



Diversidad de ascomicetes macroscópicos en Bosque Las Bayas, municipio de Pueblo Nuevo, Durango, México

Diversity of macroscopic ascomycetes in Las Bayas Forest, Municipality of Pueblo Nuevo, Durango, Mexico

Tania Raymundo^{1,2}, Raúl Díaz-Moreno³, Silvia Bautista- Hernández⁴, Elvira Aguirre-Acosta⁴ y Ricardo Valenzuela^{2✉}

¹Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Col. Vicentina 09340 México, D. F., México.

²Laboratorio de Micología, Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Prol. de Carpio y Plan de Ayala, Sto. Tomás, Delegación Miguel Hidalgo, 11340 México, D. F., México

³Laboratorio de Micología, Instituto de Silvicultura e Industria de la Madera, Universidad Juárez Estado de Durango, Boulevard Durango 501, Cd. Universitaria, 34120 Durango, Durango, México.

⁴Colección de hongos, Herbario Nacional de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Delegación Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ rvalenzg@ipn.mx

Resumen. Se presenta un listado de ascomicetes macroscópicos derivado de 4 exploraciones micológicas al Bosque Las Bayas en el municipio de Pueblo Nuevo, Durango, realizadas en los años 2007, 2008 y 2009. Se determinaron 45 especies, incluidas en 26 géneros, 13 familias, 5 órdenes y 4 clases del phylum Ascomycota. De las especies estudiadas, 19 se citan por primera vez para la entidad y *Spathulariopsis velutipes*, *Tapesia lividofusca* y *Tuber dryophilum* se describen por primera vez para México.

Palabras clave: Ascomycota, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, registros nuevos.

Abstract. A checklist of macroscopic ascomycetes, which were collected from 4 mycological explorations in 2007, 2008 and 2009 from Las Bayas Forest in the Municipality of Pueblo Nuevo, Durango, is presented. It was possible to determine 45 species, including 26 genera, 13 families, 5 orders and 4 classes of the phylum Ascomycota. Nineteen species are cited for the first time from the state and *Spathulariopsis velutipes*, *Tapesia lividofusca* and *Tuber dryophilum* are described for the first time from Mexico.

Key words: Ascomycota, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, new records.

Introducción

El Bosque Las Bayas se localiza en el municipio de Pueblo Nuevo, Durango, 100 km al sur de la capital del estado y posee una superficie total de 4 721 ha. Geográficamente se ubica entre los paralelos 23°22'15" y 23°29'50" N y los meridianos 104°48'45" y 104°53'01" O.

El predio forma parte de la región hidrológica río Presidio-río San Pedro y el tipo de vegetación es de coníferas, compuesto principalmente de *Abies durangensis* Martínez, *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, *Pinus ayacahuite* K. Ehrenb. ex Schlecht., *P. cooperii* C.E. Blanco, *P. durangensis* Martínez, *P. engelmannii* Carr., *P. leiophylla* Schlecht. et Cham., *P. lumholtzii* Rob. et Fern., *P. teocote* Schlecht. et Cham., *Cupressus arizonica* Greene, *Juniperus deppeana* Steud. y latifoliadas, como *Arbutus*, *Alnus* y *Quercus*.

Actualmente no se cuenta con trabajos específicos sobre hongos en la zona de estudio; no obstante, en algunos listados generales para Durango se citan especies de ascomicetes macroscópicos, como en los de Guzmán (1972) sobre los ejemplares mexicanos depositados en herbarios del extranjero quien mencionó a *Hypoxylon malleolus* Berk. et Ravenel; Pérez-Silva (1973, 1977) citó a *Daldinia vernicosa* (Schwein.) Ces. et De Not y *Cordyceps ophioglossoides* (Ehrh.) Link, respectivamente; Chacón y Guzmán (1983b) mencionaron a *Geoglossum glutinosum* Pers. y *Leotia lubrica* (Scop.) Pers. de la región de El Salto; Quintos et al. (1984) registran a *Cordyceps capitata* (Holmsk.) Link, *Hypomyces lactifluorum* (Schwein.) Tul. et C. Tul., *Helvella crispa* (Scop.) Fr., *Elaphomyces granulatus* Fr. y *Macropodia macropus* (Pers.) Fuckel; Rodríguez-Scherzer y Guzmán-Dávalos (1984) listan a *Hypomyces lactifluorum*, *Hypoxylon thouarsianum* (Lév.) Lloyd, *Aleuria aurantia* (Pers.) Fuckel, *Helvella crispa* y *H. lacunosa* Afzel. de la Reserva de la Biosfera de la

Michilia y Mapimí; Pérez-Silva y Aguirre-Acosta (1985) citan a *Hypomyces chrysospermus* Tul. et C. Tul., *H. lactiflorum*, *Hypoxylon thouarsianum*, *Poronia punctata* (L.) Fr., *Helvella acetabulum* (L.) Quél. y *H. infula* Schaeff.; Naranjo-Jiménez et al. (2002) registran para la región de El Salto a *Hypomyces lactiflorum*, *Gyromitra infula* (Schaeff.) Quél. y *Morchella* sp.; Medel (2002) citó a *Poronia oedipus* (Mont.) Mont. y a *Hypoxylon truncatum* (Schwein.) J. H. Mill. La aportación más reciente es el trabajo de Díaz-Moreno et al. (2005) en el que enlistan a *Hypoxylon thouarsianum*, *Cordyceps canadensis* Ellis et Everh., *Hypomyces lactiflorum*, *Spathularia flavida* Pers., *Leotia lubrica*, *Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr., *Helvella crispa*, *H. lacunosa*, *Macropodia macropus*, *Paxina acetabulum* (L.) Kuntze, *Morchella conica* Pers., *Peziza arvernensis* Boud., *P. brunneoatra* Desm. y *P. michelii* (Boud.) Dennis, de los bosques de pino y pino-encino en la entidad. Con el presente estudio se pretende contribuir al conocimiento de la diversidad fúngica de ascomicetes macroscópicos en el estado de Durango.

Materiales y métodos

En este trabajo se realizaron 4 exploraciones de campo en los años 2007, 2008 y 2009, recolectándose 135 ejemplares procedentes de 9 localidades del Bosque Las Bayas, municipio de Pueblo Nuevo, en el estado de Durango (Cuadro 1). Los ejemplares recolectados fueron caracte-

rizados en fresco, tomándose los caracteres morfológicos macroscópicos tales como forma, color, tamaño, consistencia de los ascocarpos o estromas, así como el hábito de crecimiento y su hábitat. Los ejemplares deshidratados, desinfectados y etiquetados se depositaron en la Colección de Hongos del Herbario de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB). Para la determinación de las especies se utilizó la literatura especializada de Seaver (1928, 1951), Kanouse (1948), Mains (1954, 1955), Guzmán et al. (1980), Dennis (1981), Valenzuela (1990), Abbott y Currah (1997), Medel y Chacón (2000) y Vite-Garín et al. (2006). Se incluyen fotografías *in situ* de algunas especies.

Resultados

Se identificaron 45 especies incluidas en 26 géneros, 13 familias, 5 órdenes y 4 clases del phylum Ascomycota. Pezizomycetes con 6 familias, 11 géneros y 27 especies fue la clase mejor representada, siguiéndole Leotiomyces con 3 familias, 9 géneros y 11 especies. La familia Helvellaceae con 13 especies fue la más abundante, donde el género *Helvella* presentó 10 especies determinadas. A continuación se listan las especies estudiadas; las previamente citadas para Durango (sin asterisco) únicamente se presentan con el material estudiado; las que se citan por primera vez para el estado, con un asterisco (*), incluyen observaciones sobre algunas características distintivas de

Cuadro 1. Localidades exploradas del Bosque Las Bayas, municipio de Pueblo Nuevo, Durango

Localidad	Coordenadas geográficas	Altitud m snm	Vegetación
1 km antes del Bosque Las Bayas	23° 29' 47.4" N 104° 49' 10.6" O	2 873	Bosque de <i>Pinus ayacahuite</i>
2. El Rosillo	23° 26' 50.9" N 104° 51' 37.4" O	2 850	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>
3.El Bajío Redondo	23° 26' 47.4" N 104° 49' 10.7" O	2 783	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i> y <i>Cupressus arizonica</i>
4. A 2 km de las cabañas camino a zona ecológica	23° 26' 32.9" N 104° 51' 0.7" O	2 841	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i> y <i>Cupressus arizonica</i>
5. Entrada de la zona ecológica	23° 26' 14.9" N 104° 51' 00" O	2 802	Bosque de <i>Abies durangensis</i> y <i>Pseudotsuga menziesii</i>
6. Zona ecológica	23° 26' 20.3" N 104° 50' 57.8" O	2 832	Bosque de <i>Abies durangensis</i> , <i>Pseudotsuga menziesii</i> y <i>Cupressus arizonica</i>
7. Bajío del Niño	23° 26' 28.5" N 104° 50' 51.7" O	2 810	Bosque de <i>Quercus</i>
8. Arroyo Los Otates	23° 27' 50.4" N 104° 51' 31.6" O	2 807	Bosque de <i>Pseudotsuga menziesii</i> y <i>Populus tremuloides</i>
9. Matachín	23° 27' 12.67" N 104° 52' 6.57" O	2 700	Bosque de <i>Pinus-Quercus</i>

las especies; finalmente, los nuevos registros para México, con doble asterisco (**), se describen macro y micromorfológicamente y se discute su hábitat y distribución. La clasificación adoptada en este trabajo es la de Kirk et al. (2008).

Phylum Ascomycota

Clase Eurotiomycetes

Orden Eurotiales

Familia Elaphomycetaceae

***Elaphomyces granulatus* Fr.**

Material estudiado. Loc. 9: septiembre 26, 1995. I. Uribe 150b.

Clase Leotiomycetes

Orden Helotiales

Familia Geoglossaceae

****Geoglossum glabrum* var. *americanum* Mains (Fig. 1)**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 1787, 1790.

Observaciones. Esta especie se puede confundir macroscópicamente con otras del género, pero la observación microscópica permite reconocerla con facilidad por sus ascosporas multiseptadas (hasta 7 septos) y por las paráfisis con células apicales globosas. Sólo se había registrado del Estado de México (Chio et al., 1988).

Familia *incertae sedis*

****Bisporella citrina* (Batsch) Korf et S.E. Carp (Fig. 2)**

Material estudiado. Loc. 7: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2299.

Observaciones. Especie caracterizada por presentar apotecios pequeños (hasta 3 mm), de color amarillo verdoso y se encontró en madera de encino. Registrada de Veracruz (Medel y Calonge, 2004) y Sonora (Méndez-Mayboca et al., 2007).

****Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse ex C.S. Ramamurthi, Korf et L.R. Batra (Fig. 3)**

Material estudiado. Loc. 8: julio 14, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 2855.

****Chlorociboria aeruginosa* (Oeder) Seaver ex C.S. Ramamurthi, Korf et L.R. Batra (Fig. 4)**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2271; G. Nava y G. Medrano 32.

Observaciones. Estas 2 especies aeruginosas se diferencian fácilmente por la forma y tamaño de los apotecios, así como por el tamaño de las ascas y ascosporas y el tipo de excípulo ectal. En *C. aeruginosa*, los apotecios son pequeños, hasta de 3 mm de alto, en forma de disco o de copa, mientras que en *C. aeruginascens* son hasta de 15 mm, cupuliformes, espatulados a infundibuliformes. En contraste, el tamaño de las ascas y las ascosporas son más grandes en *C. aeruginosa* ($64-85 \times 5.4-8 \mu\text{m}$ y $8.8-13.6 \times$

$2.0-3.5 \mu\text{m}$, respectivamente) que en *C. aeruginascens* ($40-60 \times 3-4 \mu\text{m}$ y $4-7 (-9) \times 1-1.5 (-2) \mu\text{m}$, respectivamente); la primera se encontró sobre *Pseudotsuga menziesii* y la segunda en *Quercus* sp. Las descripciones completas de estas 2 especies, así como su distribución en México, se encuentran en Valenzuela (1990).

**** *Tapesia lividofusca* (Fr.) Rehm, *Rabenh. Krypt.-Fl.*, Edn 2 (Leipzig) 1.3:576 (1891) [1896]**

Apotecio cupulado a discoidal, de 1-2 mm de diámetro, sésil; sobre un subículo lanoso; excípulo tomentoso, azul grisáceo cuando fresco a marrón grisáceo cuando seco; himenio blanquecino en fresco a color marfil al secarse, con el margen blanquecino. Ascosporas de $6.4-8 \times 2.4-2.8 \mu\text{m}$, cilíndricas, ligeramente curvadas, hialinas. Ascas de $60-80 \times 4-6.4 \mu\text{m}$, clavadas a cilíndricas, de pared delgada, hialinas, octosporadas, biseriadas, con el poro amiloide. Paráfisis de $2.4-3 \mu\text{m}$ de diámetro, cilíndricas, hialinas, con un septo hacia la base (Fig. 5).

Resumen taxonómico. Esta especie se encontró sobre madera de *Pseudotsuga menziesii*. Sólo se conoce de algunos países de Europa creciendo en madera de coníferas y latifoliadas (Gerhardt et al., 2000).

Material estudiado. Loc. 6: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3114, 3115.

Comentarios taxonómicos. Los apotecios discoides, sésiles, gregarios y cinéreos con margen blanquecino creciendo sobre un subículo caracterizan esta especie, la cual se encuentra siempre como saprobia sobre madera muerta. Una especie parecida es *Mollisia melaleuca* (Fr.) Sacc., pero se separa por carecer de subículo, como todas las especies del género *Mollisia*.

Orden Leotiales

Familia Cudoniaceae

****Cudonia circinans* (Pers.) Fr. (Fig. 6)**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2243, 2247; agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 21, 39, 45, T. Raymundo y R. Valenzuela 3075. Loc. 7: septiembre 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2298.

Observaciones. El apotecio con cabeza hemisférica no viscosa, de color ocráceo claro, así como el pie oscuro y aterciopelado, son caracteres que facilitan la identificación de esta especie. Ha sido citada de Michoacán (Cifuentes et al., 1990) y Tlaxcala (Ramírez-López y Villegas-Ríos, 2007).

***Spathularia flavida* Pers. (Fig. 7)**

Material estudiado. Loc. 5: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3082. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1735, 1758; agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2255; julio 12, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 2701, 2711, 2749, G. Nava y G.



Figuras 1-4. Apotecios. 1. *Geoglossum glabrum* var. *americanum*, $\times 0.5$. 2. *Bisporella citrina*, $\times 4$. 3. *Chlorociboria aeruginascens*, $\times 2$. 4. *Ch. aeruginosa*, $\times 2$. (Fotos 1,4 T. Raymundo; 2, 3 R. Valenzuela).

Medrano s/n, R. Morales s/n; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3071, 3073, 3082, G. Nava y G. Medrano 12, M. J. Salazar 262.

Observaciones. La descripción completa de esta especie se encuentra en Guzmán et al. (1980).

*****Spathulariopsis velutipes*** (Cooke et Farl. ex Cooke) Maas Geest. *Proc. K. Ned. Akad. Wet.*, Ser C, Biol. Med. Sci. 75(3):254 (1972) (Figs. 8, 9 y 10)

Apotecio espatulado, de $40-60 \times 24-38 \times 3-5 \mu\text{m}$, carnoso, gelatinoso, parte apical lisa, rugosa y ondulada con la edad, de color crema a anaranjado amarillento cuando fresco y mostaza a anaranjado en seco. Estípite de $25-40 \times 3-10 \times 2-4 \mu\text{m}$, carnoso, cartilaginoso, liso, de color anaranjado rojizo en fresco a color canela cuando seco; en ejemplares jóvenes se observa una capa blanquecina en la superficie (posiblemente por los conidios que ahí se forman). Ascosporas de $35-40 \times 1.2-1.6 \mu\text{m}$, hialinas, filiformes, ligeramente curvadas, de pared delgada, lisas e inamiloides. Ascas de $80-88 \times 6.4-8 \mu\text{m}$, clavadas, de pared delgada y lisa, hialinas, octosporadas. Paráfisis de $72-80 \mu\text{m}$, hialinas, filiformes, con el ápice curvado y septos transversales, de pared delgada y lisa.

Conidios abundantes, de $2.4-4 \times 2.4-3.2 \mu\text{m}$, hialinos, globosos, ovoides y elipsoides, de pared delgada y lisa con una gútula en el centro. Hifas de la superficie del estípite hialinas a marrón, prosenquimatosas, $4-8 \mu\text{m}$ de diámetro, de pared ligeramente gruesa; hifas del contexto hialinas a pálido amarillentas, paralelas, de $3.2-4 \mu\text{m}$ de diámetro, con septos frecuentes de $9.6-18.2 \mu\text{m}$ de espacio entre los septos.

Resumen taxonómico. Esta especie se encuentra en humus, en forma solitaria o gregaria en bosque de *Pinus-Quercus* y *Quercus*. Se ha registrado de Estados Unidos de América (Seaver, 1951).

Material revisado. Loc. 4: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2224; agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2334. Loc 7: septiembre 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2257, 2274, 2309, 2312.

Comentarios taxonómicos. *Spathulariopsis velutipes* se caracteriza por presentar apotecios espatulados con ascas clavadas y ascosporas filiformes curvadas con o sin septos. Una especie afín es *Spathularia flavida*, pero se diferencia porque los ascocarpos son de color blanquecino a pálido amarillento y microscópicamente las ascas y ascosporas

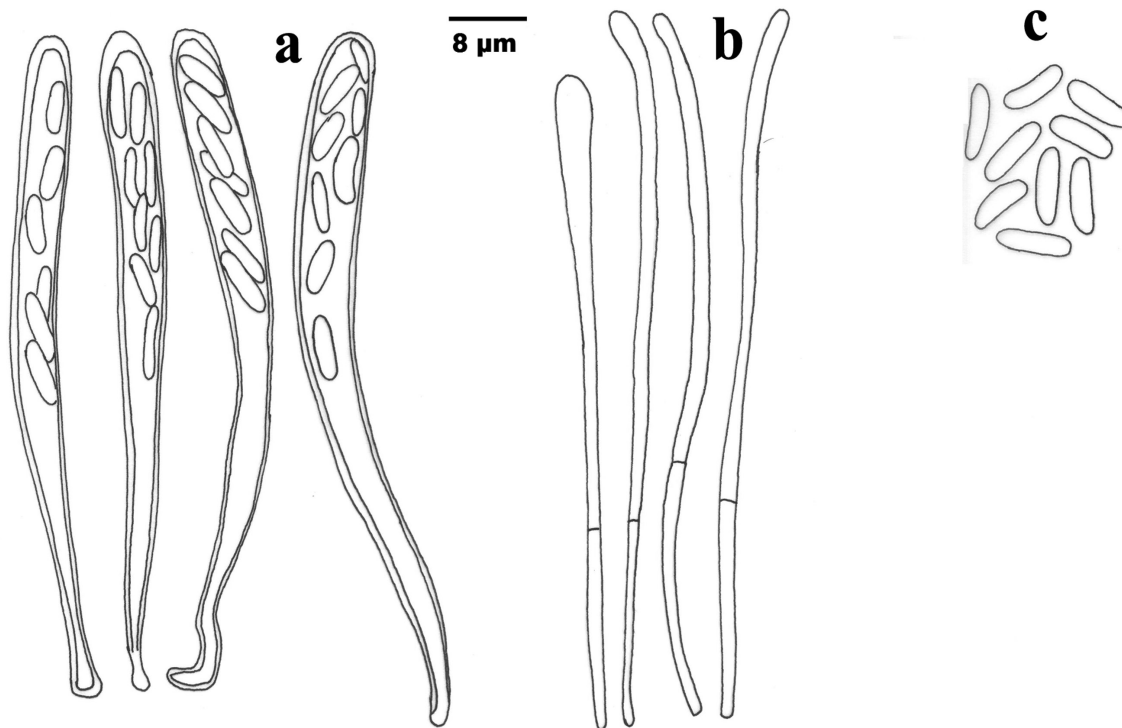


Figura 5. *Tapesia lividofusca*. a. Ascas, b. Paráfisis, c. Ascosporas.

son de mayor tamaño ($120 \times 14 \mu\text{m}$ y $40\text{-}50 \times 2\text{-}3 \mu\text{m}$, respectivamente) que en *S. velutipes*. Cabe mencionar que en esta especie se encontraron conidios abundantes en la superficie del estípite, los cuales forman una evidente capa fina, blanquecina y glutinosa. El género *Spathulariopsis* se cita por primera vez para México.

Familia Leotiaceae

**Coryne atrovirens* (Pers.) Sacc. (Fig. 11)

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1755. Loc. 9: septiembre 26, 1995. G. Salazar 253.

Observaciones. Esta especie se caracteriza por su color azul verdoso oscuro en la porción himenial y con granulaciones verde oliváceo a verde oscuro en el estípite. Una especie parecida es *Leotia lubrica*, pero se separa por su color amarillo a amarillo-verdoso en la parte himenial y porque el estípite no presenta granulaciones. Fue citada de Morelos, como *L. atrovirens* Pers. y del Estado de México por Chacón y Guzmán (1985) y Nava-Mora y Valenzuela (1997), respectivamente.

Leotia lubrica (Scop.) Pers. (Fig. 12)

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 26, 1996. M. G. Salazar 331.

**Leotia viscosa* Fr. (Fig. 13)

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1756.

Observaciones. Esta especie se caracteriza por el color verde a verde oliváceo en la parte himenial y presenta el estípite verde amarillento con granulaciones verdosas cerca del ápice; se separa fácilmente de *L. lubrica* y *C. atrovirens* por las coloraciones de los apotecios. Se registró para México en Veracruz (Chacón y Guzmán, 1983b).

Clase Pezizomycetes

Orden Pezizales

Familia Helvellaceae

**Gyromitra ambigua* (P. Karst.) Harmaja. (Fig. 14)

Material estudiado. Loc. 2: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1677. Loc. 3: septiembre 26 1995. G. Salazar 236.

Observaciones. Esta especie se caracteriza por los colores marrón rojizo oscuro con tintes violáceos oscuros de la parte himenial del apotecio, marrón naranja con tintes rosados en el estípite y las esporas apiculadas, subfusoides, de $20\text{-}32 \times 7.5\text{-}11.2 \mu\text{m}$, características que concuerdan con la descripción de Abboth y Currah (1997). Se confunde fácilmente con *G. infula*, pero se distingue porque presenta ascocarpos más grandes de color marrón amarillento a marrón anaranjado y las esporas no apiculadas, amplia-



Figuras 6-13. Apotecios. 6. *Cudonia circinans*, $\times 1.25$. 7. *Spathularia flavida*, $\times 0.5$. 8-10. *Spathulariopsis velutipes*. 8. Apotecio joven, $\times 1$. 9. Apotecio maduro, $\times 1$. 10 a. Ascas, b. Paráfisis, c. Ascosporas. 11-13. Apotecios. 11. *Coryne atrovirens*, $\times 1$. 12. *Leotia lubrica*, $\times 1$. 13. *Leotia viscosa*, $\times 1$. (Fotos 6, 7 T. Raymundo; 8, 9, 11, 12, 13 R. Valenzuela).

mente elipsoidales y más pequeñas ($17-23 \times 8-10 \mu\text{m}$). Medel (2005) la menciona para México de Michoacán y Morelos, basada en ejemplares de herbario, describe los apotecios de color rojizo anaranjado oscuro; no obstante, los ejemplares estudiados en el presente trabajo concuerdan con lo señalado por Abboth y Currah (1997), quienes indican que los ejemplares herborizados tienen una coloración marrón rojizo oscuro a marrón rojizo negruzco.

***Gyromitra esculenta* (Pers.) Fr.**

Material estudiado. Loc. 2: agosto 9, 1995. M. G. Salazar 43. Loc. 6: agosto 10, 1995, M. G. Salazar 141, septiembre 27, 1996. M. G. Salazar 436.

***Gyromitra infula* (Schaeff.) Quél. (Fig. 15)**

Material estudiado. Loc. 3: septiembre 26 1995. M. G. Salazar 207; agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2330. Loc. 6: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3124. Loc. 7: septiembre 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2281, 2315.

***Helvella acetabulum* (L.) Quél. (Fig. 16)**

Material estudiado. Loc. 1: septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1702; agosto 20, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2196. Loc. 3: agosto 10, 1995, M. G. Salazar 191 agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2323; agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2339. Loc. 6: septiembre 26, 1996, M. G. Salazar 320; agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 13, 20, T. Raymundo y R. Valenzuela 3123. Loc. 8: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1707; septiembre 26, 1995. M. G. Salazar 401.

***Helvella albella* Quél. (Fig. 17)**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3126.

***Helvella atra* J. König**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3119.

***Helvella costifera* Nannf.**

Material estudiado. Loc. 3: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2342.

***Helvella crispa* (Scop.) Fr. (Fig. 18)**

Material estudiado. Loc. 3: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1708. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1733, 1769; agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 225; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3121, 3122, 3127. Loc. 8: septiembre 26, 1995, M. G. Salazar 258.

***Helvella elastica* Bull. (Fig. 19)**

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1739, 1776, 1791; agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2249; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3117.

****Helvella ephippium* Lév. (Fig. 20)**

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1734, 1736, 1746.

Observaciones. Esta especie se reconoce fácilmente por la ornamentación vilosa del estípote y de la superficie excipular. Citada para Sonora (Pérez-Silva et al., 1996), Nuevo León (Medel y Calonge, 2004), Guerrero y Tlaxcala (Vite-Garín et al., 2006). En esta última cita se encuentra la descripción completa.

***Helvella lacunosa* Afzel. (Fig. 21)**

Material estudiado. Loc. 3: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1771, 1723; agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2344, 2349; Loc. 6: agosto 10, 1995. M. G. Salazar 265; septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1743; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3128, 3129.

****Helvella maculata* N. S. Weber**

Material estudiado. Loc. 3: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1723. Loc. 6: agosto 10, 1995. M. G. Salazar 263, 383; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3117.

Observaciones. Esta especie se caracteriza por su pileo en forma de silla de montar o irregularmente lobado, de color marrón, con la superficie inferior blanquecina y rizada; además presenta el estípote acostillado y lacunoso. Se separa fácilmente de *H. crispa* por el himenio marrón y porque presenta esporas más largas. *Helvella maculata* se ha citado de Sonora (Pérez-Silva et al., 1996).

***Helvella macropus* (Pers.) P. Karst. (Fig. 22)**

Material estudiado. Loc. 2: septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1686; agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2217. Loc. 3: septiembre 26, 1995, M. G. Salazar 213; septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1722. Loc. 4: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2237a, 2237c. Loc. 6: septiembre 27, 1996. M. G. Salazar 343; septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1757; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3118, 3120.

Familia Morchellaceae

***Morchella vulgaris* (Pers.) Boud.**

Material estudiado. Loc. 6: agosto 10, 1995, M. G. Salazar 266; septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1770.

Familia Pezizaceae

****Pachyphloeus marroninus* Healy, Bonito et G. Guevara**

Material estudiado. Loc. 9: septiembre 27, 1996, I. Uribe 136.

Observaciones. Se distingue de otros géneros hipogeos por tener ascocarpos subglobosos, de color marrón rojizo a marrón rojizo oscuro; el peridio generalmente con verru-



Figuras 14-22. Apotecios. 14. *Gyromitra ambigua*, $\times 1$. 15. *G. infula*, $\times 0.5$. 16. *Helvella acetabulum*, $\times 1$. 17. *H. albella*, $\times 1.5$. 18. *H. crispa*, $\times 0.5$. 19. *H. elastica*, $\times 1$. 20. *H. ephippium*, $\times 1$. 21. *H. lacunosa*, $\times 0.5$. 22. *H. macropus*, $\times 1$. (Fotos 14, 16, 21, 22 R. Valenzuela; 15, 17, 18, 19, 20 T. Raymundo).

gas piramidales, gleba blanca con venas blanquecinas translúcidas y ascas más o menos alargadas, con 8 esporas equinuladas. Se conoce de Nuevo León, Tamaulipas y Tlaxcala (Healy et al., 2009).

Peziza arvernensis Boud. (Fig. 23)

Material estudiado. Loc. 7: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2292. Loc. 8: septiembre 26, 1995. M. G. Salazar 244.

Peziza badia Pers. (Fig. 24)

Material estudiado. Loc. 3: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2345.

****Peziza badiocconfusa*** Korf (Fig. 25)

Material estudiado. Loc. 3: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2356.

Observaciones. Presenta apotecios cupuliformes, globosos o irregulares, pero siempre con el margen incurvado, ondulado y granuloso. Por la variabilidad en forma y color se confunde frecuentemente con *P. badia*. Esta especie se ha citado de Guerrero (Pompa-González y Cifuentes, 1991) y Sonora (Esqueda et al., 1992).

Peziza brunneoatra Desm.

Material estudiado. Loc. 6: agosto 10, 1995. M. G. Salazar 117.

Peziza michelii (Boud.) Dennis (Fig. 26)

Material estudiado. Loc. 6: agosto 10, 1995. M. G. Salazar 143. agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3081.

Tarzettia cupularis (L) Svrcek

Material estudiado. Loc. 6: agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 49.

Familia Pyronemataceae

****Humaria hemisphaerica*** (F. H. Wigg.) Fuckel (Fig. 27)

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1737, 1748, 1777.

Observaciones. Especie que se caracteriza por sus apotecios de 1-3 cm diámetro, de color marrón oscuro, cubiertos de pelos de hasta 1 mm de longitud, con la superficie del himenio de color blanco grisáceo. Generalmente se desarrolla en lugares muy húmedos y ricos en materia orgánica. Esta especie se ha citado de México para los estados de Guerrero, Michoacán, Morelos, Sonora y Tamaulipas (Bautista et al., 1986; Díaz-Barriga et al., 1988; Heredia, 1989; Pompa-González y Cifuentes, 1991; Esqueda et al., 1992) y anteriormente como *Peziza hemisphaerica*, del Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo y Morelos (Chacón y Guzmán, 1983a).

****Otidea leporina*** (Fr.) Fuckel var. *minor* (Rhem) Sacc. (Fig. 28)

Material estudiado. Loc. 3: agosto 21, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2228.

Observaciones. Los apotecios tienen forma de oreja, de color amarillo o amarillo marrón y no presentan tintes

rosados en el himenio, característica presente en *O. onotica*. El tamaño de las esporas, de $10-11 \times 5.5-6.55-6.5 \mu\text{m}$, así como las paráfisis delgadas y algunas con ápices curvados, ayudan a distinguir esta variedad de *O. leporina* var. *leporina*. Se cita del estado de Veracruz (Chacón y Medel, 1990).

Otidea onotica (Pers.) Fuckel

Material estudiado. Loc. 6: agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3076.

Scutellinia scutellata (L.) Lambotte (Fig. 29)

Material estudiado. Loc. 2: septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1696. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1752, 1782; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3113. Loc. 7: septiembre 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2301. Loc. 8: julio 14, 2009. A. Rodríguez-Salazar s/n.

Familia Sarcosomataceae

****Plectania melastoma*** (Sowerby) Fuckel (Figs. 30 y 31)

Material estudiado. Loc. 6: septiembre 19, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1793; julio 12, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 2702; agosto 3, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 3078, 3088.

Observaciones. Esta especie se distingue fácilmente por su himenio negruzco rodeado por un margen provisto de gránulos anaranjados. Crece sobre detritos de madera o raíces de árboles. Se ha citado del Estado de México y Guerrero (Pompa-González y Cifuentes, 1991).

Familia Tuberaceae

*****Tuber dryophilum*** Tul. et C. Tul. *Fungi Hypog.* 147 (1851) (Fig. 32)

Ascoma hipogeo, compacto, subgloboso o irregular y frecuentemente lobado, de 10 a 20 mm de diámetro, de color amarillo pálido a moreno amarillento o rojizo, con una superficie pruinosa a lisa en la madurez. Olor no distintivo. Peridio variable en grosor, generalmente no mayor de 400 μm , blanquecino a crema, con pelos cilíndricos en la superficie, hialinos y con el ápice obtuso, pseudoparenquimatoso, con células subglobosas a angulares, hialinas a amarillentas, de 10-20 μm de diámetro. Gleba color crema cuando joven a gris rosáceo o café púrpura en la madurez, con numerosas venas que nacen de varios puntos de la periferia. Ascas ovadas a subglobosas, de $60-90 \times 50-90 \mu\text{m}$, sésiles o con un corto estípide, de 1 a 4 esporas. Ascosporas elipsoides o ampliamente elipsoides, de $50 \times 20-30 \mu\text{m}$, reticuladas, hialinas cuando jóvenes y café amarillento o rojizo al madurar.

Resumen taxonómico. Esta especie es hipogea bajo la hojarasca en bosque de *Quercus*, a profundidad no mayor a 5 cm. Se conoce de Italia, Francia, Inglaterra, Escocia, Irlanda y Estados Unidos de América (Gilkey, 1954;



Figuras 23-32. Apotecios. 23. *Peziza arvenensis*, $\times 0.5$. 24. *Peziza badia*, $\times 1$. 25. *Peziza badioconfusa*, $\times 1$. 26. *Peziza michelii*, $\times 1$. 27. *Humaria hemisphaerica*, $\times 1$. 28. *Otidea leporina* var. *minor*, $\times 2$. 29. *Scutellinia scutellata*, $\times 1.5$. 30 y 31. *Plectania melastoma*, $\times 1$ y 1.5 . (Fotos 23, 25, 27, 29 R. Valenzuela; 24, 26, 28, 30, 31 T. Raymundo).

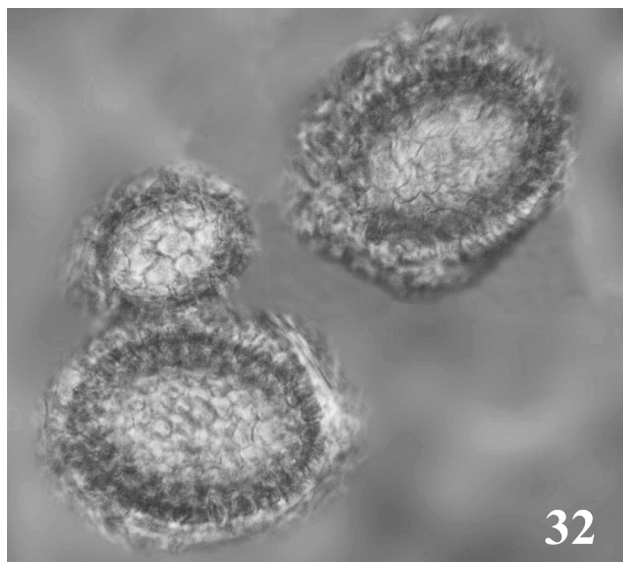


Figura 32. Ascosporas de *Tuber dryophilum*, $\times 1000$. (Foto H. Torres)

Pegler et al., 1993). En esta ocasión se registra por primera vez para México.

Material estudiado. Loc. 2: septiembre 26, 1996, I. Uribe 112, 113.

Comentarios taxonómicos. *Tuber dryophilum* se distingue por sus ascosporas notoriamente reticuladas, de 1 a 4 por asca y por presentar pelos cilíndricos y obtusos en la superficie del peridio. Una especie afín es *T. foetidum* Vittad., con ascocarpos de color marrón rojizo a oscuro, células del peridio de marrón amarillento a rojizo y de mayor diámetro (Pegler et al., 1993).

Clase Sordariomycetes

Orden Hypocreales

Familia Hypocreaceae

Hypomyces lactifluorum (Schwein.) Tul. et C. Tul.

Material estudiado. Loc. 2: agosto 9, 1995. M. G. Salazar 72; septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1693. Loc. 3: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela 2324. Loc. 6: agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 33, T. Raymundo y R. Valenzuela 3097.

**Podostroma alutaceum* (Pers.) G. F. Atk

Material estudiado. Loc. 6: julio 12, 2009. T. Raymundo y R. Valenzuela 2707; agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 38, T. Raymundo y R. Valenzuela 3074.

Observaciones. Esta especie crece en madera de *Pseudotsuga menziesii* y *Abies durangensis*, se encontró solitaria a gregaria y se caracteriza por formar estromas blanquecinos a amarillentos, coincidiendo con la descripción de Dennis (1981). Los ejemplares de esta especie, registrada por primera vez para México en el estado de

Chiapas por Medel (2002), presentan una coloración anaranjada a marrón y provienen de una selva alta perennifolia, lo que difiere significativamente con lo que registra Dennis (1981) para esta especie, quien resalta que es común en madera de bosque de coníferas. En esta ocasión se cita por primera vez para el estado de Durango.

Orden Xylariales

Familia Xylariaceae

Annulohypoxylon thouarsianum var. *thouarsianum*

(Lév.) Y. M. Ju, J. D. Rogers et H. M. Hsieh

Material estudiado. Loc. 2: agosto 9, 1995. M. G. Salazar 87. Loc. 6: agosto 3, 2009. G. Nava y G. Medrano 31. Loc. 9: septiembre 26, 1995. M. G. Salazar 255, 344.

**Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. et De Not.

Material estudiado. Loc. 1: agosto 9, 1995. M. G. Salazar 6; septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1661.

Observaciones. Especie cosmopolita, siempre sobre madera. Se caracteriza por el contexto de los estromas con zonas concéntricas y por las esporas de $12-16 \times 5.5-7.5 \mu\text{m}$. Con amplia distribución en México, habiéndose registrado de Campeche, Colima, Distrito Federal, Estado de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Pérez-Silva, 1973; Welden y Guzmán, 1978; Heredia, 1989).

Daldinia vernicosa (Schwein.) Ces. et De Not.

Material estudiado. Loc. 2: septiembre 18, 2007. T. Raymundo y R. Valenzuela 1691.

**Xylaria hypoxylon* (L.) Grev.

Material estudiado. Loc. 3: agosto 22, 2008. T. Raymundo y R. Valenzuela s/n.

Observaciones. Los estromas de esta especie son cilíndricos, delgados, ramificados, con la parte basal hirsuta. La parte apical es puntiaguda y generalmente está cubierta de conidios, lo que le da apariencia polvosa de color blanco. *Xylaria hypoxylon* es de amplia distribución en México, se ha citado de Chiapas, Distrito Federal, Estado de México, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Puebla, Sonora, Veracruz y Tabasco (Pérez-Silva, 1975; Varela y Cifuentes, 1979; Díaz-Barriga et al., 1988; Esqueda et al., 1995; Medel et al. 2010).

Discusión

En el estado de Durango se conocían 42 especies de ascomicetes macroscópicos hasta 2005 (Medel et al., 1999; Medel, 2002; Díaz-Moreno et al., 2005) y en el presente trabajo se aportan 19 nuevos registros para el estado y 3 nuevos registros para México (*Spathulariopsis velutipes*, *Tapesia lividofusca* y *Tuber dryophilum*), elevándose a 64

especies las conocidas para la entidad, equivalente a un 34.9% de lo reportado en este estudio; además, si consideramos las 45 especies que se citan para el Bosque Las Bayas, podemos decir que la zona de estudio cuenta con el 70.3% de las especies conocidas para Durango.

Por otro lado, Esqueda et al. (2010) mencionaron que para México se habían registrado 687 especies de ascomicetes, que representan el 2.1% del total mundial (32 000 especies); si consideramos a Durango con 64 especies, equivaldría al 0.2% de lo conocido para el planeta. No obstante, si lo extrapolamos a nivel nacional, dicha entidad hasta 2005 contaba con el 6.1% de las especies, pero con las aportaciones del presente estudio, esta cifra se eleva a 9.3% de las especies de ascomicetes macroscópicas de Durango (3.2% más). Cabe señalar que aún falta mucho por conocerse sobre los ascomicetes en Durango, México y el Mundo, pero este tipo de estudios son importantes aportaciones al conocimiento de la diversidad de hongos.

Con respecto a la abundancia que presentan las especies y ejemplares en la zona de estudio, la Zona ecológica (Loc. 6) es la mejor representada con 30 y 78 respectivamente, que equivalen al 66.6% de las especies estudiadas y al 57.7% de los ejemplares revisados, siguiéndole El Bajío Redondo (Loc. 3) con 12 especies (26.6%) y 19 ejemplares (14.0%), prevaleciendo en ambas localidades, bosques mixtos de *Abies durangensis*, *Pseudotsuga menziesii* y *Cupressus arizonica* y de *Pinus-Quercus* y *Cupressus arizonica*, respectivamente; en El Rosillo (Loc. 2) se hallaron 8 especies (17.7%) y 11 ejemplares (8.1%), con una vegetación predominante de Bosque de *Quercus-Pinus*. La mayor abundancia de especies (38 y 84.4%) y ejemplares (108 y 80%) la encontramos en estas 3 localidades que formaban cañadas muy húmedas y un tipo de vegetación particular. Finalmente, en las otras 6 localidades se presentó un bajo número de especies (13 con 28.8%) y ejemplares (27 con 20%) debido a la baja humedad que presentaban estas zonas de estudio, por ser terrenos planos, no en cañadas.

La familia Helvellaceae fue la de mayor distribución, al encontrarse en 7 de las 9 localidades; mayor abundancia, por tener 13 especies (28.8%) y más frecuencia, con 58 ejemplares recolectados (42.9%), a lo que se puede agregar que la Zona ecológica y El Bajío Redondo presentaron el mayor número de especies de Helvellaceae con 11 y 8, respectivamente. También es importante resaltar que el género *Helvella* fue el de distribución más amplia, ya que: se encontró en 6 de las 9 localidades estudiadas; el más abundante, por estar representado con 10 especies (22.2%) y el más frecuente, con 48 ejemplares recolectados (35.5%).

Las especies de mayor distribución y frecuencia fueron *H. macropus*, que se encontró en 4 de las 9 localidades

y con 10 ejemplares recolectados, equivalente al 7.4% de los revisados, siguiéndole *H. crispa* y *H. acetabula* en 3 localidades con 8 (5.9%) y 7 (5.1%) ejemplares, respectivamente; otras especies que se localizaron en 3 sitios de recolección pero con frecuencia menor al 4%, fueron *G. infula*, *S. scutellata*, *H. lactiflorum* y *A. thouarsianum* var. *thouarsianum*. También se encontraron especies de menor distribución (en 2 localidades), pero con una frecuencia mayor al 5%, como *S. flavida*, *H. lacunosa* y *C. circinans*. Finalmente, 27 de las especies (60%) se localizaron en un solo sitio y con 1 a 3 ejemplares recolectados.

Cabe señalar que de las especies citadas como nuevos registros para Durango, sobresalen algunas que son de distribución restringida en México, como *Geoglossum glabrum* var. *americanum* registrada sólo del Estado de México, *Bisporrella citrina* de Veracruz y Sonora, *Cudonia circinans* de Michoacán y Tlaxcala, *Coryne atrovirens* del Estado de México y Morelos y *Otidea leporina* var. *minor* de Veracruz.

Agradecimientos

Los autores agradecen a las autoridades de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Juárez del Estado de Durango las facilidades otorgadas para la realización de este trabajo; también el financiamiento otorgado a los proyectos SIP-20121207 (IPN), IN-218008 e IN-207311 (PAPIIT, UNAM). Al Biól. Samuel Aguilar Ogarrio por su asistencia técnica en la optimización de las imágenes con el programa Photoshop y en la elaboración de las láminas. Tania Raymundo agradece el apoyo para sus estudios al CONACYT y al posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana. Ricardo Valenzuela reconoce el apoyo para sus investigaciones otorgado por la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas-IPN.

Literatura citada

- Abboth, S. y R. S. Currah. 1997. The Helvellaceae systematic revision and occurrence in northern and northwestern North America. *Mycotaxon* 62:1-125.
- Bautista, N., S. Chacón y G. Guzmán. 1986. Ascomicetes poco conocidos de México. III. Especies del estado de Morelos. *Revista Mexicana de Micología* 2:85-104.
- Chacón, S. y G. Guzmán. 1983a. Especies de macromicetos citadas de México V. Ascomicetes, Parte II. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 18:103-114.
- Chacón, S. y G. Guzmán. 1983b. Ascomicetes poco conocidos en México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 18:183-218.
- Chacón, S. y G. Guzmán. 1985. Ascomicetes poco conocidos de

- México. II. Discomycetes. Revista Mexicana de Micología 1:331-334.
- Chacón, S. y R. Medel. 1990. Ascomycetes poco conocidos en México. V. Descripción de algunos Pezizales. Revista Mexicana de Micología 6:199-206.
- Chio, R. E., I. Frutis y G. Guzmán. 1988. Hongos del Estado de México. I. Especies citadas en la bibliografía, Primera parte. Ascomycetes, Tremellales y Aphyllophorales. Revista Mexicana de Micología 4:97-113.
- Cifuentes, J., M. Villegas, L. Pérez-Ramírez, M. Bulnes, V. Corona, M. R. González, I. Jiménez, A. Pompa y G. Vargas. 1990. Observaciones sobre la distribución, hábitat e importancia de los hongos de Los Azufres, Michoacán. Revista Mexicana de Micología 6:133-149.
- Dennis, R. W. G. 1981. British Ascomycetes. J. Cramer, Vaduz. 558 p.
- Díaz-Barriga, H., F. Guevara-Fefer y R. Valenzuela. 1988. Contribución al conocimiento de los macromicetos del estado de Michoacán. Acta Botanica Mexicana 2:21-24.
- Díaz-Moreno, R., R. Valenzuela y J. Marmolejo. 2005. Flora micológica de bosques de pino y pino-encino en Durango, México. Ciencia, Universidad Autónoma de Nuevo León 8:262-269.
- Esqueda, M., E. Pérez-Silva y M. Coronado-Andrade. 1992. Nuevos registros de Pezizales para Sonora. Revista Mexicana de Micología 8:43-54.
- Esqueda, M., E. Pérez-Silva, R. E. Villegas y V. Araujo. 1995. Macromicetos de zonas urbanas. II. Hermosillo, Sonora, México. Revista Mexicana de Micología 11:123-132.
- Esqueda, M., M. Coronado, A. Gutiérrez, R. Valenzuela, S. Chacón, R. L. Gilbertson, T. Herrera, M. Lizárraga, G. Moreno, E. Pérez-Silva y T. R. Van Devender. 2010. Hongos. In Diversidad biológica de Sonora, F. E. Molina Freaner y T. R. Van Devender (eds.). UNAM/ CONABIO/ Mora-Cantúa, México, D. F. p. 189-205; 461-462.
- Gerhardt, E., J. Vila y X. Llimona. 2000. Hongos de España y de Europa. Manual de identificación. Omega, Barcelona. 957 p.
- Gilkey, H. M. 1954. Tuberales. North American flora ser. II, Part 1:1-29.
- Guzmán, G. 1972. Macromicetos mexicanos en el Herbario The National Fungus Collections de E.U.A. Boletín de la Sociedad Botánica de México 32:31-55.
- Guzmán, G., R. Valenzuela y J. Castillo. 1980. El género *Spathularia* en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 14:51-59.
- Healy, R. A., G. Bonito y G. Guevara. 2009. The truffle genus *Pachyphloeus* in the U. S. and Mexico: phylogenetic analysis and a new species. Mycotaxon 107:61-71.
- Heredía, G. 1989. Estudio de los hongos de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas. Consideraciones sobre la distribución y ecología de algunas especies. Acta Botanica Mexicana 7:1-18.
- Kanouse, B. B. 1948. The genus *Plectania* and its segregates in North American. Mycologia 40:482-497.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter and J. A. Stalpers (eds.). 2008. Ainsworth et Bisby's dictionary of the fungi, décima edición. International Mycological Institute, CAB International, Wallingford. 784 p.
- Mains, E. B. 1954. North American species of *Geoglossum* and *Trichoglossum*. Mycologia 46:586-631.
- Mains, E. B. 1955. North American hyaline-spored species of the Geoglossaceae. Mycologia 47:846-877.
- Medel, R. 2002. Nuevos registros de Pyrenomycetes (Ascomycotina) en México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 70:79-85.
- Medel, R. 2005. A review of the genus *Gyromitra* in Mexico. Mycotaxon 94: 103-110.
- Medel, R. y S. Chacón. 2000. Contribución al conocimiento del género *Plectania* (Pezizales, Sarcosomataceae) en México. Acta Botanica Mexicana 50:11-19.
- Medel, R. y F. Calonge. 2004. Aportación al conocimiento de los Discomycetes de México. Con especial referencia al género *Helvella*. Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 28:151-159.
- Medel, R., G. Guzmán y S. Chacón. 1999. Especies de macromicetos citadas de México. IX. Ascomycetes, Parte 3. Acta Botanica Mexicana 46:57-72.
- Medel, R., G. Guzmán y R. Castillo. 2010. Adiciones al conocimiento de *Xylaria* (Ascomycota, Xylariales) en México. Revista Mexicana de Micología 31:9-18.
- Méndez-Mayboca, F., S. Chacón, M. Coronado y M. Esqueda. 2007. Ascomycetes de Sonora, México. II. Reserva Forestal Nacional y Refugio de Fauna Silvestre Ajos-Bavispe. Revista Mexicana de Micología 25:33-40.
- Naranjo-Jiménez, N., J. Herrera-Corral, J. A. Ávila-Reyes, N. Almaraz-Abarca, I. J. Ávila-Flores, F. Sánchez-Alvarado, A. Delgado-Alvarado y M. Quintos-Escalante. 2002. Catálogo de hongos de la región de El Salto, Pueblo Nuevo, Durango. CIIDIR Durango del IPN y Comisión Nacional Forestal, Durango. 53 p.
- Nava-Mora, R. y R. Valenzuela. 1997. Los macromicetos de la sierra de Nanchititla. Polibotánica 5:21-36.
- Pegler, D. N., B. M. Spooner y T. W. K. Young. 1993. British truffle: a revision of British hypogeous fungi. Royal Botanic Gardens, Kew. 216 p. 26 lám.
- Pérez-Silva, E. 1973. El género *Daldinia* (Pyrenomycetes) en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 7:51-58.
- Pérez-Silva, E. 1975. El género *Xylaria* (Pyrenomycetes) en México. I. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 9:31-52.
- Pérez-Silva, E. 1977. Algunas especies del género *Cordyceps* (Pyrenomycetes) en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 11:145-153.
- Pérez-Silva, E. y E. Aguirre-Acosta. 1985. Micoflora del estado de

- Durango, México. *Revista Mexicana de Micología* 1:315-329.
- Pérez-Silva, E., M. Esqueda-Valle y A. Armenta-Calderón. 1996. Ascomicetes de Sonora I: Discomycetes y Pyrenomycetes. *Revista Mexicana de Micología* 12:97-106.
- Pompa-González, A. y J. Cifuentes. 1991. Estudio taxonómico de los pezizales de los estados de Guerrero, Hidalgo, Estado de México y Michoacán. *Revista Mexicana de Micología* 7:87-112.
- Quintos, M., L. Varela y M. Valdés. 1984. Contribución al estudio de los macromicetos, principalmente los ectomicorrícicos en el estado de Durango. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 19:283-290.
- Ramírez-López, I. y M. Villegas-Ríos. 2007. El conocimiento taxonómico de Geoglossaceae *sensu lato* (Fungi: Ascomicetes) en México con énfasis en la zona centro y sur. *Revista Mexicana de Micología* 25:41-49.
- Rodríguez-Scherzer, G. y L. Guzmán-Dávalos. 1984. Los hongos macromicetos de la Reserva de la Biosfera de la Michilia y Mapimí, Estado de Durango. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 19:159-168.
- Seaver, F. J. 1928. The North American cup-fungi (Operculates). Lubrecht and Cramer, Monticello, New York. 377 p.
- Seaver, F. J. 1951. The North American cup-fungi (Inoperculates). Lubrecht and Cramer. Monticello, New York. 428 p.
- Valenzuela, R. 1990. El género *Chlorociboria* en México. *Revista Mexicana de Micología* 6:125-131.
- Varela, L. y J. Cifuentes. 1979. Distribución de algunos macromicetos en el norte del estado de Hidalgo. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 13:75-88.
- Vite-Garín, T. M., J. L. Villaruel-Ordaz y J. Cifuentes. 2006. Contribución al conocimiento del género *Helvella* (Ascomycota: Pezizales) en México: descripción de especies poco conocidas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:143-151.
- Welden, A. L. y G. Guzmán. 1978. Lista preliminar de los hongos, líquenes y mixomicetos de las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Xalapa (parte de los estados de Veracruz y Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 12:59-102.



Estudio taxonómico de hongos corticioides (Hymenomycetes: Fungi) poco conocidos en México

Study of little known corticioid fungi (Hymenomycetes: Fungi) from Mexico

María Magdalena Contreras-Pacheco^{1,2✉}, Lilia Pérez-Ramírez¹ y Joaquín Cifuentes-Blanco¹

¹Herbario FCME, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán 04510 México, D.F.

²Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán 04510 México, D.F.
✉ magctrs@yahoo.com.mx

Resumen. Se describen 9 especies como nuevos registros para México: *Dentipellis separans* (Peck) Donk 1962, *Phlebia queletti* (Bourd. et Galz.) Chirst. 1960, *Radulodon americanus* Ryvar den 1976, *Resinicium bicolor* (Alb. et Schwein.) Parmasto 1968, *Hyphodermella corrugata* (Fr.) J. Erikss. et Ryvar den 1976, *Basidioradulum radula* (Fr.) Nobles 1967, *Xylodon asperus* (Fr.) Hjortstam et Ryvar den 2009, *Steccherinum hydneum* (Rick) Maas Geest. 1974, *Steccherinum subcrinale* (Peck) Ryvar den 1978. Se amplía el conocimiento de la distribución de *Steccherinum ochraceum* (Pers.) Gray 1821 para el estado de Hidalgo.

Palabras clave: resupinado, taxonomía, distribución, corticioide-hidnoide.

Abstract. Nine species of corticioid fungi are reported and described for the first time from Mexico. These fungi have hydroid, or odontoid hymenial surface: *Dentipellis separans* (Peck) Donk 1962, *Phlebia queletti* (Bourd. et Galz.) Chirst. 1960, *Radulodon americanus* Ryvar den 1976, *Resinicium bicolor* (Alb. et Schwein.) Parmasto 1968, *Hyphodermella corrugata* (Fr.) J. Erikss. et Ryvar den 1976, *Basidioradulum radula* (Fr.) Nobles 1967, *Xylodon asperus* (Fr.) Hjortstam et Ryvar den 2009, *Steccherinum hydneum* (Rick) Maas Geest. 1974, *Steccherinum subcrinale* (Peck) Ryvar den 1978. *Steccherinum ochraceum* is reported for the first time from the state of Hidalgo.

Key words: resupinate, taxonomy, distribution, corticioid-hydroid.

Introducción

Los hongos corticioides son un grupo poco estudiado en México y su nombre no tiene estatus taxonómico. Hawksworth et al. (1995) citan 1 845 especies de hongos corticioides de todo el mundo; número conservador, ya que sólo en Canadá, Estados Unidos de América y las regiones tropicales (Ginns, 1998) hay cerca de 1 900 especies (Hjortstam et al., 1987). En México se han citado 187 especies de hongos resupinados, de las cuales 31 son hidnoides y están consideradas en 17 géneros. El término corticioide-hidnoide se refiere aquí a un basidioma resupinado con himenio dentado. Los Corticiaceae *sensu lato* son un grupo de hongos muy heterogéneo, y su taxonomía se encuentra en constante cambio, aún se describen nuevos géneros y la definición de muchas especies se encuentra bajo discusión, así como la clasificación de algunos géneros en órdenes y familias.

En México no existen trabajos taxonómicos sobre hongos corticioide y la mayoría sólo aparecen citados en listas, como las de García Romero et al. (1970), Guzmán (1973, 1975, 1981), Guzmán y Varela (1979), Welden et al. (1979), Guzmán y Villarreal (1984) y Rodríguez et al. (1994). Un trabajo importante para este grupo es el de Marmolejo et al. (1981), quienes realizaron un estudio taxonómico sobre hongos teleforoides.

El objetivo del presente trabajo es contribuir al conocimiento taxonómico de los hongos corticioides con himenio hidnoide de México y ampliar el conocimiento de distribución.

Materiales y métodos

Se revisaron hongos corticioides con himenóforo desde granular, verrugoso hasta hidnoide (*i.e.* proyecciones agudas). Los materiales revisados se encuentran depositados en los herbarios FCME de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México y en ENCB de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional. Para su

estudio se siguieron las técnicas recomendadas por Jülich y Stalpers (1980). Para el color se tomó como base la guía de Kornerup y Wanscher (1978) y para la clasificación se siguió la propuesta del *Index fungorum* (2010).

Descripciones

Dentipellis separans (Peck) Donk. Persoonia 2(2):217-238 (1962)

≡ *Hydnum separans* Peck

≡ *Odontia separans* (Peck) C. A. Brown. (Figs. 1, 11).

Basidioma resupinado, hidnoide, algodonoso-felposo, amarillo-blanquecino, olor dulce como el de algunos poliporáceos, borde liso, definido. Dientes hasta de 3.5 mm, lisos, estrechamente unidos, cónicos. Sistema hifal monomítico con hifas generativas de 2-4 µm, hialinas con pared delgada, algunas presentan incrustaciones cristalinas; otras, contenido oleífero; fibulas presentes. Gleocistidios de 42-50 × 4 µm, claviformes, en ocasiones con ligeras constricciones a lo largo, abundantes, inmersos en la trama, con bastantes gotas evidentes de color amarillo. Basidios de 21-25 × 3.75-4 µm, hialinos, claviformes, tetraspóricos con esterigmas curvos de 2.5-5 µm, de largo. Esporas de 3.5-4.5 (5) × 3-4 µm, hialinas, amiloides, globosas a subglobosas, pared delgada, lisas.

Hábitat. Lignícola, crece sobre madera no identificada en bosque de *Abies-Pinus*, causante de pudrición blanca.

Material estudiado. Estado de México: municipio de Xalatlaco, km 11 carretera Xalatlaco-Ajusco, Pompa-González 04, 17 agosto 1983 (FCME 2862).

Comentarios taxonómicos. Donk (1962) describe esta especie con una capa subicular algodonosa-membranosa y gleocistidios con gotas evidentes, lo cual coincide con el material aquí revisado. Jülich y Stalpers (1980) mencionan que esta especie se distribuye en Norteamérica, es saprófita, puede crecer tanto en madera de angiospermas como de gimnospermas y causar pudrición blanca. Esta especie representa un nuevo registro para México.

Phlebia queletti (Bourd. et Galz.) Chirst. Danks. Bot. Ark. 19(2):176 (1960)

≡ *Odontia queletti* (Bourd. et Galz.) Parm. (Figs. 2, 12).

Basidioma resupinado, hidnoide, de color naranja brillante a naranja grisáceo (4A3-4B3), blanquecino hacia el margen, de menos de 1 mm de grosor. Consistencia membranosa, gelatinosa, cerosa, fuertemente adherido al sustrato, margen adnado evanescente, fibriloso-velutinoso. Dientes de 2 mm de largo, muy separados y escasos, más o menos aplanados, fimbriados, de color naranja brillante (5A5) con los ápices blanquecinos.

Sistema hifal monomítico con hifas de 3-4 µm de ancho, opacas, pared delgada, algunas con incrustaciones, con fibulas. Lamprocistidios de 100 × 10 µm, que sobresalen del himenio, subcilíndricos, con ápice redondeado. Basidios de 23-31.5 × 3-4 µm, hialinos, claviformes, con fibula basal, con 4 esterigmas de 3-7 µm de largo, curvos. Esporas de 4-6 × 2 µm, hialinas, inamiloides, ampliamente elipsoidales, de pared gruesa, lisas, con 1 o 2 gúttulas.

Hábitat. Lignícola, sobre madera no identificada en bosque mesófilo de montaña, causante de pudrición blanca.

Material estudiado. Nayarit: municipio de Tepic, km 5 de la desviación al Cuarenteño, Reserva Cerro de San Juan, Pérez-Ramírez 2158, 20 julio 1996 (FCME 19199).

Comentarios taxonómicos. Esta especie se caracteriza por presentar textura cerosa a membranosa, por el tipo de himenio, hifas con un material, designado en las claves como amorfo. Jülich y Stalpers (1980) mencionan que se distribuye en Europa; crece como saprófita y puede crecer en madera tanto de angiospermas como de gimnospermas. Éste es un nuevo registro de la especie para México.

Radulodon americanus Ryvarden Can. J. Bot. 50:2073-2076 (1976)

≡ *Radulum casearium* Morgan. (Figs. 3, 13).

Basidioma resupinado, hidnoide, subículo de color crema, fuertemente aracnoide-bisoide, borde blanco, no definido (hirsuto). Ceroso cuando seco. Dientes de aproximadamente de 2.5 mm de longitud, de color café rojizo y consistencia cartilaginosa; los dientes se unen en pequeños grupos (*i.e.* triángulos) cuando el ejemplar está seco. Sistema hifal monomítico con hifas generativas de 2-3 µm, hialinas, pared delgada, con fibulas. Basidios de 23-33 × 4-5 µm, claviformes, hialinos, con fibula basal, con 4 esterigmas de 3-5 µm de largo. Esporas de 5-6 × 2-3.5 µm, hialinas, inamiloides, subglobosas, pared delgada, lisas.

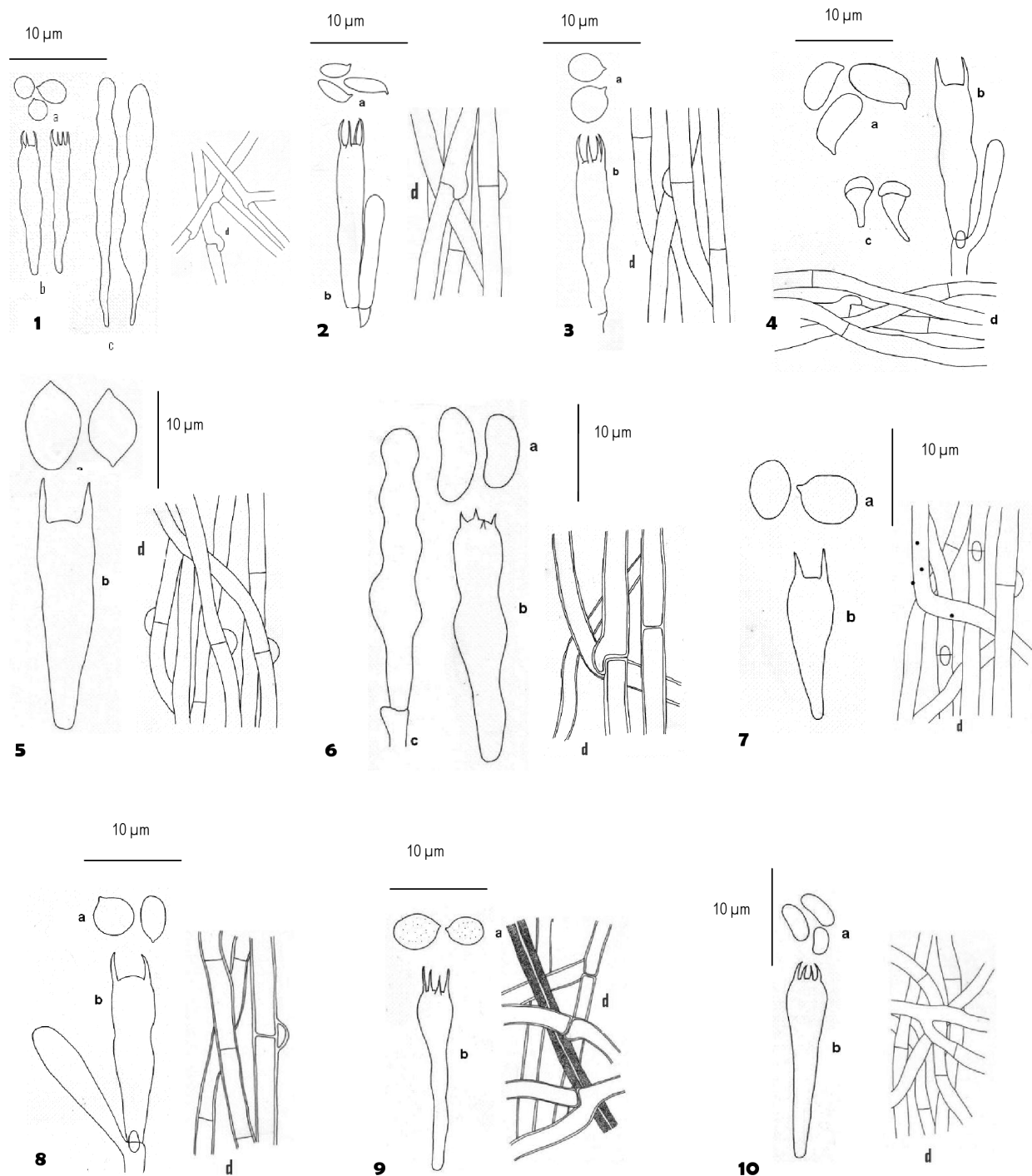
Hábitat. Lignícola creciendo debajo de un tronco muerto de dicotiledónea en un bosque de *Abies-Pinus-Quercus*.

Material estudiado. Morelos: municipio de Huitzilac, Lagunas de Zempoala (laguna principal), Guzmán 12074, 26 junio 1975 (ENCB).

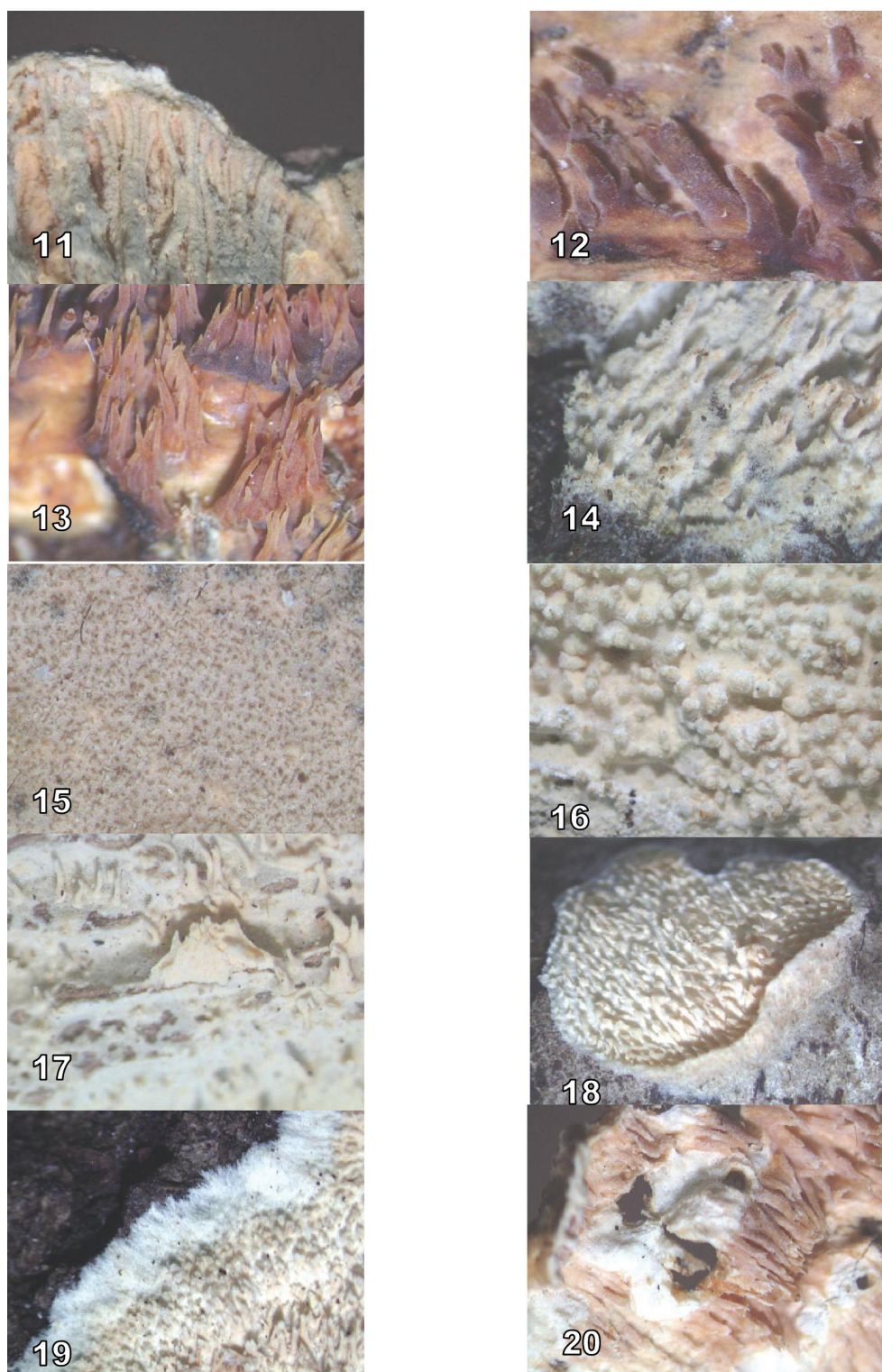
Comentarios taxonómicos. Esta especie se caracteriza por presentar basidiomas membranoso-cerosos, que se rompen fácilmente; Jülich y Stalpers (1980) y Nakasone (2001) mencionan que se distribuye en Europa y Norteamérica; crece sobre madera o corteza tanto de angiospermas como de gimnospermas. Esta especie representa un nuevo registro para México.

Resinicium bicolor (Alb. et Schwein.) Parmasto. Consp. Syst. Cort.:98(1968)

≡ *Hydnum bicolor* Fr. (Figs. 4, 14).



Figuras 1-10. 1, *Dentipellis separans*. 2, *Phlebia queletii*. 3, *Radulodon americanus*. 4, *Resinicium bicolor*. 5, *Hyphodermella corrugata*. 6, *Basidioradulum radula*. 7, *Xylodon aspera*. 8, *Steccherinum hydneum*. 9, *Steccherinum ochraceum*. 10, *Steccherinum subcrinale*. a), esporas; b), basidios; c), cistidios; d), hifas generativas, fibulas e hifas esqueléticas.



Figuras 11-20. 11, *Dentipellis separans*. 12, *Phlebia queletii*. 13, *Radulodon americanus*. 14, *Resinicium bicolor*. 15, *Hyphodermella corrugata*. 16, *Basidioradulum radula*. 17, *Xylodon aspera*. 18, *Steccherinum hydneum*. 19, *Steccherinum ochraceum*. 20, *Steccherinum subcrinale*.

Basidioma resupinado, hidnoide, 1 mm de grosor o menos, consistencia algodonosa, laxo; blanquecino. Fuertemente adherido al sustrato. Borde más o menos hipocnoide. Apariencia cerosa. Con dientes menores a 1 mm de longitud, con el ápice fimbriado y concrecentes. Sistema hifal monomítico con hifas generativas de 3-4 µm, hialinas, pared delgada, con fibulas, con ramificaciones a nivel de la fibula. Cistidios de 2 tipos: lagenocistidios de 30-36 × 3-5 µm, abundantes e inmersos en la trama; cistidios capitados de 23-5 µm, se encuentran en el himenio y no en la trama. Basidios de 19-24 × 4-4.5 µm, hialinos, claviformes con fibula basal, con 2 esterigmas de 1-2 µm de largo. Esporas de 5-8 × 3-4.5 µm, hialinas, inamiloides, ovoides a elipsoides, pared delgada, lisas.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada en bosque de *Abies*.

Material estudiado. Estado de México: municipio de Tianguistengo, km 4 carretera Santa Martha-Huitzilac, Cifuentes, 18 julio 1989 (FCME 3635).

Comentarios taxonómicos. Ellis y Ellis (1991) caracterizan esta especie por la presencia de 2 tipos de cistidios: lagenocistidios y cistidios capitados. Jülich y Stalpers (1980) mencionan que esta especie tiene una amplia distribución y que es saprófita, crece tanto en madera de angiospermas como de gimnospermas. Jülich (1981) la coloca en la familia Phlebiaceae. Es un nuevo registro de la especie para México.

Hyphodermella* cf. *corrugata (Fr.) J. Erikss. et Ryvarden. Cort. North. Europ. 4:576 (1976)

= *Grandinia corrugata* Fr.

= *Odontia corrugata* (Fr.) Bourd. et Galz. (Figs. 5, 15).

Basidioma resupinado, hidnoide (a simple vista es liso); de color crema a amarillo pálido (4A3 - 4A4). Margen efuso, fuertemente adnado, fibriloso algodonoso, blanquecino, no fácilmente separable del sustrato. Crece formando costras hasta de 20 cm de longitud y 1 mm de grosor. Al secarse se agrieta y se separa del sustrato. Con dientes de 1 mm de longitud, vistos al microscopio estereoscópico algunos tienen unas hifas que sobresalen del ápice, aunque la mayoría son lisas con ápices obtusos, de color naranja pálido (4A3-4A4); consistencia membranosa. Hifas de 2-3 µm, hialinas, de pared delgada, fuertemente entrelazadas, con fibulas escasas. Ápices de los dientes con incrustaciones. Hifas del subículo delgadas con contenido oleífero de color amarillo. Basidios de 25-37.5 × 6-9.7 µm, claviformes, con contenido oleífero amarillo, con 4 esterigmas de 5-8 µm de largo. Esporas de 10.5-12 × 6-7.5 µm, hialinas, inamiloides, pared ligeramente engrosada, lisas, ventricosas, unigutuladas, ápndice hilar en algunas muy marcado.

Hábitat. Lignícola crece sobre madera de *Sabal mexicana*, en selva mediana, causante de pudrición blanca.

Material estudiado. Tabasco: municipio Centro, CIN (Centro de Interpretación de la Naturaleza), Dos montes, Pérez-Ramírez 1522, 11 noviembre 1991 (FCME 4600).

Comentarios taxonómicos. Bourdot y Galzin (Eriksson y Ryvarden, 1976) mencionan la presencia de fibulas y el tamaño de las esporas de 12 × 7.5 µm. Jülich y Stalpers (1980) citan esta especie con esporas ligeramente menores, de 7-10(12) × 4-6(7) µm y sin fibulas. Se distribuye en Europa; crece como saprófita sobre madera de angiospermas. Esta especie es un registro nuevo para México en vegetación tropical, por lo que se considera un taxón morfológicamente *confertus* que requiere corroboración filogenética molecular.

Basidioradulum radula (Fr.) Nobles. Mycologia 2:192-211 (1967)

= *Radulum orbiculare* Fr.

≡ *Hydnum radula* (Fr.) [Fr.]

≡ *Hyphoderma radula* ([Fr.] Fr.)

≡ *Radulum radula* ([Fr.] Fr.)

≡ *Sistotrema radula* ([Fr.] Fr.) Pers.

= *Radulum hydnans* Schw.

≡ *Corticium hydnans* (Schw.) Burt

≡ *Radulum epileucum* Berk.

≡ *Radulum bennettii* Berk. et Curt.

≡ *Corticium colliculosum* Berk. et Curt.

≡ *Radulum corallinum* Berk. et Br. (Figs. 6, 16).

Basidioma resupinado, hidnoide, de 1 mm de grosor, de color crema a blanquecino (4A4). Consistencia carnosa-correosa. Borde algodonoso más o menos compacto. Con dientes de 1-2 mm de longitud. Sistema hifal monomítico con hifas generativas de 3-4 µm, hialinas, de pared delgada, algunas con incrustaciones, otras con contenido oleífero, con fibulas; subículo con hifas laxamente ordenadas. Hifas de la capa más basal con arreglo horizontal. Las hifas presentan pocos septos. Cistidios de 15-30 × 3.3-4.6 µm, hialinos, moniliformes de pared delgada, se localizan en posición terminal; gleocistidios de 11-35 × 3-4 µm, cilíndricos, con pared delgada. Basidios de 27-29 × 4.5-5 µm, hialinos, cilíndricos, con fibula basal, pared delgada, con 4 esterigmas de 1-5 µm de largo. Esporas de (7)8-10(11) × 4-5 µm, hialinas, inamiloides, alantoides, pared delgada, lisas, con una gútula.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada en bosque de *Pinus-Quercus*.

Material estudiado. Estado De México: municipio de Avándaro, km 4 circ. Manantiales, Villarruel-Ordaz y Pérez- Ramírez 1127, 8 octubre 1989 (FCME 2093).

Comentarios taxonómicos. Nobles (1967) menciona la presencia de células moniliformes terminales en el micelio vegetativo y Jülich (1974), que este género tiene la superficie himenial lisa al iniciarse su desarrollo, y después se cubre de dientes de forma variable, desde cilíndricos o cónicos hasta formar placas. Se menciona su amplia distribución, y crece como saprófito tanto en madera o en corteza de angiospermas como de gimnospermas (Jülich y Stalpers, 1980). Este es un nuevo registro de la especie para México.

Xylodon asperus (Fr.) Hjortstam et Ryvarden Syn. Fung 26:34, 2009

= *Grandinia aspera* Fr. (Figs. 7, 17).

Basidioma resupinado, hidnoide, algodonoso, color crema, de 1 mm de grosor; borde evanescente, laxo, fibriloso, fácilmente separable del substrato cuando está seco. Dientes de 1-2 mm de largo aplanados y concrecentes o cilíndricos e individuales, con puntas agudas de apariencia ccrea. Hifas del himenio de 3-4 μm , hialinas, incrustadas, pocas fibulas presentes, pared delgada, septos frecuentes. Hifas del subículo de 1.5-2 μm , hialinas, fibuladas, con pared delgada, con incrustaciones abundantes, muy mezcladas. Leptocistidios capitados 18-20 \times 4 μm . Basidios de 15 \times 4 μm , hialinos claviformes, con 4 esterigmas de 1-3 μm de largo, ligeramente curvados. Esporas de 6 \times 4-5 μm , hialinas, inamiloides, pared delgada, lisas, una gútula, elipsoides a subglobosas.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada.

Material estudiado. Hidalgo: municipio Mineral del Chico, El Chico, Vilchis, 5 agosto 1978 (FCME 76).

Comentarios taxonómicos. Esta especie se caracteriza por la presencia de leptocistidios capitados (Jülich y Stalpers, 1980). Jülich (1981) menciona que se distribuye en Europa como saprófita; crece sobre madera o corteza tanto de angiospermas como de gimnospermas. El registro de la especie representa uno nuevo para México.

Steccherinum hydneum (Rick) Maas Geest. Persoonia 7(4):443-581 (1974)

= *Irpex hydneus* Rick (Figs. 8, 18).

Basidioma resupinado, orbicular, hidnoide. Consistencia cartilaginosa o correosa; margen blanquecino, fácilmente separable del substrato. Algunos llegan a formar píleo, el cual es tomentoso (algodonoso); de color naranja pálido (5A2), más pálido hacia el margen; al madurar, color naranja brillante (5A4), se mancha de café rojizo al maltratarse; reacción con KOH negativa. Basidioma de hasta 10 mm de diámetro. Dientes de 1-1.5 mm, con ápices agudos, blanquecinos, fimbriados, poco

abundantes, no fusionados. Sistema hifal dimítico con hifas generativas de 2-3.5 μm , hialinas con pared delgada, con fibulas escasas; algunas hifas del himenio fuertemente incrustadas. Hifas de la trama de 3-4.5 μm de ancho, con pared gruesa (esqueléticas). Lamprocistidios de 70-6 μm , abundantes, proceden de la trama y sobresalen del himenio, distribuidos a todo lo largo del diente, ápice obtuso. Basidios de 10-20 \times 4-5 μm , hialinos, con pared delgada, utriformes, con fibula basal, con 4 esterigmas de 1-3 μm . Esporas de 4-5 \times 3-4 μm , hialinas, inamiloides, globosas a elipsoides, pared delgada, lisas, unigutuladas.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada en bosque mesófilo de montaña.

Material estudiado. Nayarit: municipio de Tepic, La Capilla, cerro San Juan, Pérez-Ramírez 2149, 18 julio 1996 (FCME 19200).

Comentarios taxonómicos. Esta especie se caracteriza por presentar un basidioma fácilmente separable del substrato y su margen bisoide-fimbriado, no bien definido. Jülich (1981) la coloca en la familia Steccherinaceae, dentro de la cual existe una gran variabilidad morfológica dependiendo de la edad, condiciones ambientales, y a veces posición relativa sobre el substrato (Maas-Geesteranus, 1974). la especie tiene una distribución amplia y crece como saprófita tanto en madera o corteza de angiospermas como de gimnospermas (Jülich y Stalpers, 1980). Su registro, representa uno nuevo para México.

Steccherinum ochraceum (Pers.) Gray. Nat. Arrang. Br. Pl. 1:651(1821).

= *Hydnum microdon* Pers.: Fr.

= *H. rhois* Schw.

= *H. denticulatum* Pers.

= *H. dichroum* Pers.

= *H. pudorinum* Fr.

= *H. flabelliforme* Berk.

= *H. decurrens* Berk. et Curt

= *H. plumarium* Berk. et Curt. *apud* Berk.

= *H. alnicola* Velen

= *H. reflexum* Burt.

= *Mycoleptodon gracilis* Pilát

= *Steccherinum resupinatum* G. H. Cunn (Figs. 9, 19).

Basidioma resupinado, fibriloso, margen velutinoso. No fácilmente separable del substrato. Dientes menores o igual a 1 mm, abundantes, no fusionados, fimbriados, blanquecinos. Hifas generativas del himenio de 2-4 μm , hialinas, de pared delgada, algunas presentan incrustaciones, con fibulas y septos frecuentes. Hifas del subículo de 4-6 μm , con pared gruesa, se observan algunas hifas con pocos septos simples. Lamprocistidios de 100 \times 7-10 μm , cilíndricos, ápice obtuso, sobresalen del himenio.

Basidios de $18-21(30) \times 5-4 \mu\text{m}$, hialinos, tubulares a suburniformes, se encuentran en grupos, con 4 esterigmas de $2 \mu\text{m}$. Esporas de $4-4.5 \times 2-3 \mu\text{m}$, hialinas, inamiloides, elipsoides, pared delgada, lisas, con gúttulas.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada en bosque de *Quercus-Abies*.

Material estudiado. Hidalgo: municipio de Mineral del Chico, El Chico, Guzmán 10833, 26 mayo 1983 (ENCB).

Comentarios taxonómicos. Se caracteriza por su margen estéril y velutinoso, espinas de al menos 0.5 mm de longitud (Maas Geesteranus, 1974). Rattan (1977) la reconoce por su superficie himenial color café-rosado, margen blanco y regular bien delimitado (sin dientes), espinas subuladas, forma del basidioma muy variable. Jülich y Stalpers (1980) la consideran de distribución amplia y mencionan que crece tanto sobre angiospermas como en gimnospermas. Welden et al. (1979) la citan de Oaxaca, por lo que aquí se cita como un nuevo registro para México en el estado de Hidalgo.

Steccherinum subcrinale (Peck) Ryvarden. A study of *Hydnum subcrinale* and *Odontia* taxa, *In* Norw. J. Bot. 25:293-296 (1978)

≡ *Mycoleptodon kavinae* Pilát (Figs. 10, 20).

Basidioma resupinado, hidnoide con consistencia membranosa. Margen liso adelgazado, blanco. Masa costrosa de 30 cm aproximadamente, fácilmente separable del sustrato. Con dientes de 1-2 mm, de color naranja blanquecino (4A2), céreos, en hileras densamente agrupadas, en ocasiones concrecentes y aplanados. Subículo color crema, céreo. Sistema hifal monomítico. Hifas del himenio de $3 \mu\text{m}$, pared delgada, hialinas, algunas con incrustaciones, con fíbulas escasas. Hifas del subículo hasta $6.5 \mu\text{m}$ con paredes de $1 \mu\text{m}$ de grueso, hialinas, sin fíbulas. Cistidios de $7-10 \mu\text{m}$ de ancho presentes sólo en los dientes, de paredes muy incrustadas, algunos sobresalen pero la mayoría están embebidos (con un aumento de $10\times$ en el microscopio compuesto se ven de color café). Basidios de $17-27 \times 3.4-4 \mu\text{m}$, hialinos, clavados, con 4 esterigmas de $1-3.5 \mu\text{m}$ de largo. Esporas de $3-4.5 \times 2-3 \mu\text{m}$, hialinas, inamiloides, cilíndrico-alantoides, pared delgada, lisas.

Hábitat. Lignícola; crece sobre madera no identificada en bosque mesófilo de montaña.

Material estudiado. Estado de México: municipio de Valle de Bravo, km 21 de la desviación a Valle de Bravo, carretera Toluca-Temascaltepec, Alegre-González M., 21 julio 1989 (FCME 2486).

Comentarios taxonómicos. Según Jülich y Stalpers (1980), esta especie se caracteriza por una superficie himenial de color café-naranja frecuentemente verrugosa y por las

hifas sin fíbulas; Maas-Geesteranus (1974) menciona que todas las especies de *Steccherinum* presentan fíbulas; en el ejemplar estudiado se presentan fíbulas escasas y las características mencionadas por Jülich y Stalpers (1980), quienes también mencionan que se distribuye en Europa y Norte América, donde crece como saprófita tanto sobre madera o corteza de angiospermas como de gimnospermas. Este es un nuevo registro de la especie para México.

Discusión

Mediante el uso de las claves [Donk (1964), Eriksson y Ryvarden (1973), Jülich y Stalpers (1980), Jülich (1981), Telleria (1980), Ellis y Ellis (1991)] se observó que los autores no siempre coinciden en la descripción de muchas especies; otras no se mencionan en todas las claves y otras más presentan amplias descripciones, pero no están claramente delimitadas, lo cual dificulta el trabajo y existe también un gran número de especies insuficientemente descritas que no pueden asignarse apropiadamente a un género definido (Donk, 1964); todo esto sin contar el gran número de especies que no han sido descritas. Los hongos estudiados en este trabajo se encuentran distribuidos principalmente en bosques templados.

Agradecimientos

El trabajo fue financiado por PAPIIT IN-20690, IN-209605, IN-218008 e IN-207311. Se agradece al Dr. Sigfrido Sierra Galván, por las fotografías, y a la M. en C. Silvia Bautista Hernández, por la realización de los dibujos.

Literatura citada

- Donk, M. 1962. Notes on resupinate hymenomycetes. IV. *Persoonia* 2:217-238.
- Donk, M. 1964. A conspectus of the families of Aphyllophorales. *Persoonia* 3:199-324.
- Ellis, M. y J. Ellis. 1991. *Fungi without gills (Hymenomycetes and Gasteromycetes)* Chapman and Hall, London. 329 p.
- Eriksson, J. y L. Ryvarden. 1973. The corticiaceae of North Europe, vol. 2. *Aleurodiscus – Confertobasidium*. *Fungiflora*, Oslo. p. 61-285.
- Eriksson, J. y L. Ryvarden. 1976. The Corticiaceae of North Europe, vol. 4. *Hyphodermella – Mycoacia*. *Fungiflora*, Oslo. p. 549-884.
- García-Romero, L., G. Guzmán y T. Herrera. 1970. Especies de macromicetos citadas de México, I. Ascomycetes, Tremellales y Aphyllophorales. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 4:54-76.
- Guzmán, G. 1973. Hongos mexicanos (macromicetos) en los

- herbarios del extranjero, II. Especies del Herbario de Farlow, de la Universidad de Harvard, E.U.A. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 7:121-127.
- Guzmán, G. 1975. Hongos mexicanos (macromicetos) en los herbarios del extranjero. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 9:85-102.
- Guzmán, G. 1981. Hongos mexicanos en herbarios del extranjero. IV. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 16:29-33.
- Guzmán, G. y L. Varela. 1979. Hongos del Herbario de W. B. Cooke (E.U.A.) depositados en la E.N.C.B. y discusiones sobre su distribución en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13:63-73.
- Guzmán, G. y L. Villarreal. 1984. Estudio sobre los hongos, líquenes y mixomicetos del Cofre del Perote, Veracruz. I. Introducción a la micobiota de la región. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 19:107-124.
- Hjortstam, K. y L. Ryvarde. 2009. A checklist of names in *Hyphodontia* sensu stricto-sensu lato. Synopsis Fungorum 26:33-55.
- Index fungorum. 2010. www.indexfungorum.org/names/names.asp; última consulta: 16.XII.2010.
- Jülich, W. 1974. The genera of the Hyphodermoidae (Corticaceae). Persoonia 8:59-97.
- Jülich, W. 1981. Higher taxa of Basidiomycetes. Bibliotheca Mycologica 55:1-845.
- Jülich, W. y A. Stalpers. 1980. The resupinate non-poroid Aphyllophorales of the temperate northern hemisphere. Verhandelingen der Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 74:1-335.
- Maas-Geesteranus, R. A. 1974. Studies in the genera *Irpex* and *Steccherinum*. Persoonia 7:443-581.
- Marmolejo, G., J. Castillo y G. Guzmán. 1981. Descripción de especies de teleforáceos poco conocidas en México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 15:9-66.
- Nakasone, K. 2001. Taxonomy of the genus *Radulodon*. Harvard Papers in Botany 6:163-177.
- Nobles, M. K. 1967. Conspecificity of *Basidioradulum* (*Radulum*) *radula* and *Corticium hydnans*. Mycologia 2:192-211.
- Rattan, S. 1977. The resupinate Aphyllophorales of the North Western Himalayas. Bibliotheca Mycologica 60. Ed. J. Cramer, Vaduz. 427 p.
- Rodríguez, O., M. Garza y L. Guzmán-Dávalos. 1994. Inventario preliminar de los hongos del volcán de Tequila, estado de Jalisco, México. Revista Mexicana de Micología 10:103-111.
- Telleria, M. T. 1980. Contribución al estudio de los Aphyllophorales españoles. Bibliotheca Mycologica 74. Ed. J. Cramer, Vaduz. 464 p.
- Welden, A. L. Dávalos y G. Guzmán. 1979. Segunda lista de los hongos, líquenes y mixomicetos en las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Xalapa. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13:151-161.



Hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de la Reserva de la Biosfera de Calakmul, Campeche, México

Tremelloid fungi (Heterobasidiomycetes) from Calakmul Biosphere Reserve, Campeche, Mexico

Sigfrido Sierra^{1✉}, Ibeth Rodríguez-Gutiérrez¹, Laura Adriana Izquierdo-San Agustín¹, Sandra Castro-Santiuste¹, Joaquín Cifuentes^{2,3} y Lilia Pérez-Ramírez³

¹Laboratorio de Taxonomía de Hongos Tremeloides, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Apartado postal 70181, 04510 México, D. F., México.

²Laboratorio de Biodiversidad y Biogeografía Ecológica de Hongos, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Apartado postal 70181, 04510 México, D. F., México.

³Herbario FCME, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Apartado postal 70181, 04510 México, D. F., México.

✉ ssg@fciencias.unam.mx

Resumen. Se registran 7 especies de hongos tremeloides de la Reserva de la Biosfera de Calakmul: *Auricularia cornea* Ehrenb., *A. delicata* (Fr.) Henn., *A. mesenterica* (Dicks.) Pers., *Dacryopinax elegans* (Berk. et M.A. Curtis) G.W. Martin, *D. spathularia* (Schwein.) G.W. Martin, *Tremella wrightii* Berk. et M.A. Curtis y *Tremelloscypha gelatinosa* (Murrill) Oberw. et K. Wells. Todas son registros nuevos para la reserva. *Auricularia cornea* y *T. gelatinosa* son nuevos registros para el estado de Campeche.

Palabras clave: biodiversidad, macromicetos, selva tropical.

Abstract. Seven species of tremelloid fungi are recorded from Calakmul Biosphere Reserve: *Auricularia cornea* Ehrenb., *A. delicata* (Fr.) Henn., *A. mesenterica* (Dicks.) Pers., *Dacryopinax elegans* (Berk. et M.A. Curtis) G.W. Martin, *D. spathularia* (Schwein.) G.W. Martin, *Tremella wrightii* Berk. et M.A. Curtis and *Tremelloscypha gelatinosa* (Murrill) Oberw. et K. Wells. All are new records for the reserve. *Auricularia cornea* and *T. gelatinosa* are new records for Campeche state.

Key words: biodiversity, macrofungi, tropical forest.

Introducción

Los hongos son uno de los grupos de organismos con mayor diversidad; se calcula que en el mundo debe de haber por lo menos un millón y medio de especies (Hawksworth, 1991; 1997; Hawksworth et al., 1995). La posición biogeográfica de México ha propiciado que posea una de las biotas más ricas, donde los hongos no son la excepción. Sin embargo, el conocimiento de la micobiota en este país, al igual que en el resto de los países, es insuficiente (Cifuentes, 1996; Guzmán, 1998), sólo se conoce en parte y se limita principalmente a ciertas regiones en los estados del centro. Aunque cada día se incrementan los estudios fungísticos de otras zonas, éstos son parciales y más aún los que se refieren a las zonas tropicales.

Pocos son los trabajos micológicos para la península de Yucatán en general (Chio y Guzmán, 1982; Guzmán, 1983, 2003, 2004; Pérez-Silva et al., 1992a) y en menor medida los que estudian el estado de Campeche (Guzmán y Madrigal, 1967; Herrera et al., 2005). Para esa entidad se han registrado 81 especies de macromicetos y 5 de líquenes, de las cuales sólo 8 se citan para la Reserva de la Biosfera de Calakmul (RBC).

Respecto a los hongos tremeloides, también es escaso el conocimiento que de ellos se tiene. Entre los estudios enfocados a éstos, están los de Lowy (1965), García-Romero et al. (1970), Lowy y Guzmán (1979), Pérez-Silva et al. (1992a), Sierra y Cifuentes (1993; 1998; 2005) y Sierra et al. (2008). Dentro del uso que se les da a algunos representantes de este grupo se registra su comestibilidad, como así lo citan Ruán-Soto et al. (2007, 2009) y Sierra et al. (2008). De la península de Yucatán se han registrado 16 hongos tremeloides (Guzmán y Madrigal, 1967; Chio y Guzmán, 1982; Guzmán, 1983,

2003, 2004; Pérez-Silva et al. 1992; Sierra y Cifuentes, 2009) y Roberts (2008) describe 28 especies de Heterobasidiomycetes de Belice.

La zona de la RBC, en el estado de Campeche, es un importante corredor biológico que permite el desplazamiento de los organismos en ambas direcciones, entre las regiones subxéricas del norte de la península de Yucatán y las zonas de clima subhúmedo y húmedo del sur. Se localiza al sureste del estado en el municipio de Calakmul, limitando al este con el estado de Quintana Roo y al sur con la República de Guatemala. Las coordenadas extremas en que se ubica la RBC son 19°15' y 17°45' N y 90°10' y 89°15' O (INE, 1999). Comprende una extensión total de 723 185 ha, con 2 zonas núcleo, que en su conjunto comprenden un área total de 248 260 ha y una zona de amortiguamiento de 474 924 hectáreas. La cruzan 2 ejes carreteros; el primero, oriente-poniente, corresponde a la carretera federal Escárcega-Chetumal que la divide en 2 fracciones y el segundo eje se divide en 2 tramos; uno es la carretera estatal Dzibalchen-X'pujil, que corre de norte a sur y atraviesa las zonas núcleo y de amortiguamiento de la porción norte, y el otro va de X'pujil hacia Arroyo Negro, bordeando la RBC (INE, 1999). La de Calakmul es la mayor reserva de bosque tropical en México, con características climatológicas, edafológicas y de vegetación muy particulares. Es una mezcla de selvas altas y medianas con selvas bajas temporalmente inundables y vegetación acuática. La fauna de la zona es relevante por su representación de mamíferos. Aunque no cuenta con vertebrados endémicos, contiene un número alto de especies consideradas raras, amenazadas o en peligro de extinción (INE, 1999). Aunado a esto, en la reserva se localiza uno de los agrupamientos de zonas arqueológicas de la cultura maya más sobresalientes del país (INE, 1999).

Materiales y métodos

Durante los años 2001 a 2006, se recolectaron 22 ejemplares de hongos tremeloides provenientes de 9 localidades de Calakmul, Campeche, todas pertenecientes a la RBC, que se numeran y especifican a continuación; todas son del municipio de Calakmul. De la localidad 3 a la 9, el kilometraje es de la desviación a Calakmul, carretera Escárcega-Chetumal.

1. Cerca de la Zona Arqueológica de Calakmul, 18°06'35" N y 89°48'17" O. 2. Km. 6-7 de la desviación a la comunidad 20 de Junio, carr. Dzibalchen-X'pujil, 19°37'15" N y 89°21'54" O. 3. Km. 21, 18°20'04" N y 89°52'10" O. 4. Km. 24, 18°18'42" N y 89°51'16" O. 5. Km. 25.5, 18°18'02" N y 89°50'47" O. 6. Km. 26, 18°17'48" N y 89°50'37" O. 7. Km. 27, 18°17'20" N y 89°50'19" O.

8. Km. 28, 18°16'57" N y 89°49'53" O. 9. Km. 39, 18°14'08" N y 89°47'49" O.

El material se encuentra depositado en el Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME) de la UNAM. Los ejemplares se estudiaron siguiendo las técnicas micológicas propuestas por Martin (1952), Lowy (1971), Cifuentes et al. (1986) y Sierra (1992). Se utilizaron las guías de colores de Munsell (Munsell Color Co., 1975), Methuen (Kornerup y Wanscher, 1978) y Küppers (1979).

Descripciones

En el presente estudio se registran 7 especies de hongos tremeloides, como resultado de las exploraciones realizadas en la RBC. Se citan por primera vez para el estado de Campeche *A. cornea* y *T. gelatinosa* y todas son registros nuevos para la reserva.

Tremella wrightii Berk. et M. A. Curtis, J. Linn. Soc. Bot. 10:341 (1868) (Fig. 1A)

Basidioma hasta 40 mm de ancho y 30 mm de alto; globoso-lobulado, lóbulos aplanados en la parte superior; gelatinoso-cartilaginoso, superficie húmeda-viscosa; de color café-rojizo (Küppers A90 M99 C80), se oscurece al secarse. Hifas de 2-3 µm de ancho en el contexto e irregularmente infladas en el subhimenio, de hasta 5-6 µm; con fíbulas. Anastomosis presente en las hifas sub-basidiales del himenio. Basidios de 10-12 µm de ancho, de 4 células, subglobosos a elipsoides, con septos verticales. Basidiosporas de 5-7 × 4-6 µm, elipsoides, lisas, hialinas, apéndice hilar conspicuo

Resumen taxonómico.

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 4, Vite-Garín 37, 10-sep-2004 (FCME 20862).

Comentarios taxonómicos. Esta especie es similar a *Tremella foliacea* Pers. pero *T. wrightii* presenta hifas más anchas e irregularmente infladas, así como anastomosis en las hifas sub-basidiales, no observadas en *T. foliacea*. Los lóbulos foliáceos o esparasoides de *T. foliacea* son también distintos a los lóbulos inflados de *T. wrightii* (Lowy, 1971). Lowy (1971) y Guzmán (2003) mencionaron que en *T. wrightii*, los lóbulos además de ser huecos son aplanados en la parte superior. Roberts y de Meijer (1997) describieron basidiomas de color más claro y con protuberancias digitiformes que no se observaron en el material de Campeche. Se ha registrado de los estados de Campeche y Quintana Roo (Chio y Guzmán, 1982; Guzmán, 2003).

Tremelloscypha gelatinosa (Murrill) Oberw. et K. Wells, in Wells et Oberwinkler, Mycologia 74(2):325 (1982) (Fig. 1B)

Basidiomas flabelados a infundibuliformes; de consistencia esponjosa. Píleo de 15-80 mm en diámetro; fibriloso-algodonoso; amarillo pálido a gris (Munsell 2.5Y8/4 a 8/3, Methuen 8B1). Estípite pobremente desarrollado, crece alrededor de la parte basal de tallos de plantas; superficie algodonosa; amarillo pálido a blanco (2.5Y8/4). Contexto esponjoso, amarillo pálido (2.5Y8/3). Himenio liso; color café oscuro (7.5YR3/3 a 3/4), café rojizo (7E8), hasta café vináceo (9F7), o blanco a rosado (8A1 a 8B3). Basidios de $16.5\text{--}18.5 \times 10\text{--}11.5 \mu\text{m}$, subglobosos, cruciado-septados; esterigmas hasta de $4 \mu\text{m}$ de ancho. Basidiosporas de $10\text{--}12 \times 8\text{--}9 \mu\text{m}$, elipsoides a ovadas, lisas, hialinas, gutuladas, apéndice hilar conspicuo.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; crece sobre tallos de plantas herbáceas no identificadas, solitario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 2, Cappello 1009, 31-oct-2001 (FCME 18769); Loc. 7, Cappello 1194, 20-sep-2003 (FCME 20149); s/l, Valenzuela 10435, s/f (FCME 19229); Loc. 9, Sierra 1044, 29-oct-2002 (FCME 19537); Loc. 6, Cappello 1021, 01-nov-2001 (FCME 18752).

Comentarios taxonómicos. El género *Tremelloscypha* D. A. Reid fue colocado dentro de la familia Sebacinaceae K. Wells y Oberw. (Wells y Oberwinkler, 1982) junto con *Sebacina* Tul. y *Tremellodendron* G.F. Atk. (Kisimova-Horovitz et al., 2000). Hasta el momento, sólo 2 especies se han descrito en el mundo: *T. australiensis* D. A. Reid y *T. gelatinosa*. Se les puede diferenciar por el tipo de sustrato en el que crecen, la talla de los basidiomas y el tamaño y forma de las basidiosporas, así como por su distribución. *Tremelloscypha australiensis* presenta basidiomas de $0.7\text{--}2 \times 0.8\text{--}1.2 \text{ mm}$, basidiosporas de $10.5\text{--}13 \times 5\text{--}5.5 \mu\text{m}$ de cilíndricas a alantoides. *T. gelatinosa* ha sido citada para México de los estados de Quintana Roo y Yucatán (Guzmán, 2003; Guzmán, 2004). Es registro nuevo para el estado de Campeche.

Dacryopinax elegans (Berk. et M. A. Curtis) G. W. Martin, Lloydia 11:116 (1948) (Fig. 1C)

Basidioma de 10-36 mm de altura; pileado-estipitado; cartilaginoso-correoso, quebradizo en seco. Píleo de 7-22 mm de diámetro; cifeoide a campanulado, coleariforme-flabeliforme, ejemplares maduros con el margen ondulado; color canela (6D6) a coñac-café óxido (6E7-8), hasta café rojizo (8E5-6). Estípite hasta de 1-4 mm de grosor; excéntrico, cilíndrico a aplanado; tomentoso; blanquecino a color canela (6D6) a café rojizo (8E5). Contexto menor a 1 mm de grosor. Himenio unilateral localizado en la parte interna de la copa; liso; color canela (6D6) a café oscuro (8E-F8). Probasidios y metabasidios

de $48\text{--}55 \times 4\text{--}5 \mu\text{m}$; cilíndricos, tendiendo a bifurcarse al madurar; esterigmas de $17\text{--}20 \times 3 \mu\text{m}$, atenuados en el ápice. Basidiosporas de $13\text{--}16 \times 4\text{--}6 \mu\text{m}$, curvado-cilíndricas, aseptadas a triseptadas, septos muy engrosados, pared gruesa, lisas, hialinas, germinan produciendo conidios. Hifas del subhimenio con fibulas. Pelos abhimeniales cilíndricos, septados, hialinos a amarillentos, de paredes muy gruesas, su contenido se tiñe con floxina.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 6, Sierra 984, 1-nov-2001 (FCME 18734); Loc. 7, Sierra 1151, 6-sep-2004 (FCME 20847); Loc. 8, Sierra 1167, 7-sep-2004 (FCME 20803).

Comentarios taxonómicos. Esta especie se distingue fácilmente por la coloración marrón-rojiza de los basidiomas y el contexto delgado, así como por la forma que presentan algunos ejemplares inmaduros (orbiculares o cocleariformes) y la septación (3) de las esporas. Sierra y Cifuentes (1993) describieron erróneamente como *D. elegans* una especie que actualmente es conocida como *D. lowyi* S. Sierra et Cifuentes (Sierra y Cifuentes, 2005), la cual presenta esporomas con el contexto más grueso, una zona de vesículas globosas o células en cadena en el subhimenio y su distribución es en zonas templadas a diferencia de *D. elegans* que principalmente es de regiones tropicales. Se ha registrado de los estados de Campeche, Morelos, Oaxaca, Puebla, Tabasco y Veracruz (Mendiola y Guzmán, 1973; Sierra, 1995, 2000).

Dacryopinax spathularia (Schwein.) G. W. Martin, Lloydia 11:116 (1948).

Basidioma de 8-10 mm de altura; cilíndrico a ligeramente capitado cuando joven a espatulado-flabeliforme o en forma de medio embudo cuando maduro; gelatinoso-cartilaginoso, no quebradizo; de color amarillo chabacano (5B6) en el ápice y café chocolate (6E6) hacia la base. Píleo 2-8 mm de ancho; estriado, piloso. Himenio unilateral, restringido a la zona superior no pilosa; liso o con estrías; anaranjado-grisáceo (5B5) a amarillo-oro (5B7) los más claros y obscureciéndose hacia anaranjado-café (6C6-6C8). Estípite de 1-2 mm de grosor; piloso; no quebradizo; la parte de unión al sustrato es blanquecina por la presencia de pelos. Probasidios de $25\text{--}27 \times 3 \mu\text{m}$, cilíndricos a subcilíndricos, hialinos, gutulados. Los metabasidios son de $24\text{--}29 \times 3\text{--}4 \mu\text{m}$, de cilíndricos a subclavados, bifurcados, hialinos, gutulados; esterigmas de $10\text{--}15 \times 2\text{--}4 \mu\text{m}$, cilíndricos, atenuados hacia el ápice, hialinos, gutulados. Basidiosporas de $9\text{--}11 \times 4\text{--}6 \mu\text{m}$, faseoliformes, hialinas a amarillentas, lisas, gutuladas, no septadas a uniseptadas transversalmente. Pelos abhi-

meniales, mayores de $100 \times 3\text{--}5 \mu\text{m}$, septados de paredes muy gruesas, hialinos a amarillentos, su contenido se tiñe con floxina. Hifas sin fibulas.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 1, Sierra 991, 2-nov-2001 (FCME 18815).

Comentarios taxonómicos. Este ejemplar presenta forma flabelada por lo que inicialmente se pensó que podría tratarse de otra especie; sin embargo al hacer la revisión micromorfológica se llegó a la conclusión de que coincide con las descripciones de *D. spathularia* de Martin (1952), McNabb (1965), Lowy (1971) y Courtecuisse y Lowy (1990). Lowy (1971) mencionó que las variaciones morfológicas (flabeliforme vs. clavado) se presentan en las recolectas de zonas templadas (las primeras) o tropicales (las segundas), lo que ocasiona que los basidiomas presenten diferentes estados de los caracteres macroscópicos. Las características microscópicas son muy homogéneas, ya que las basidiosporas presentan solamente un septo y su zona abhimenial tiene pelos alargados, cilíndricos, de pared gruesa y septados. Se ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Estado de México, Jalisco, Morelos, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Quintana Roo, Veracruz y Valle de México (Chio y Guzmán, 1982; Sierra, 1995, 2000; Guzmán, 2003).

Auricularia cornea Ehrenb., Horae Phys. Berol.:91 (1820) (Fig. 1D)

Basidioma de hasta 60 mm de largo y 45 mm de alto; campanulado a ligeramente extendido, irregularmente lobulado; sésil; gelatinoso-cartilaginoso cuando fresco. Abhimenio hirsuto; de color rojizo (6C4), café piel o cognac (6E7-6), a gris casi blanco. Himenio liso; gris pardusco (6D2) a marrón oscuro (7F6). Contexto de 1 a 2 mm de grosor; en 2 capas desprendibles; de color café-rojizo. Médula presente; de $413\text{--}498 \mu\text{m}$ de grosor, hifas de $3.1 \text{ a } 4.2 \mu\text{m}$, localizada en la parte central del contexto, arreglo hifal laxo. Hifas de $1.1 \text{ a } 5.2 \mu\text{m}$ de grosor dependiendo de la zona del contexto; presenta hifas anastomosadas y otras formando nudos; con fibulas y septos globosos. Probasidios cilíndricos a subcilíndricos, hialinos; basidios de $55.1\text{--}69 \times 4.2\text{--}5.5 \mu\text{m}$ con 3 septos transversales; esterigmas cilíndricos, lisos, hialinos. Dicariofisis, lisas, hialinas, a veces más grandes que los basidios. De una sola base surgen dicariofisis y basidios en una proporción 2:1. Basidiosporas de $14.8\text{--}16.9 \times 5.5\text{--}6.3 \mu\text{m}$ alantoides, lisas, hialinas, germinación por repetición. Pelos abhimeniales de $80\text{--}400 \times 5.5\text{--}8.5 \mu\text{m}$, rectos, ápice agudo, hialinos; base de los pelos hasta

de $48 \mu\text{m}$ de largo, radicante y simple, lisa, presenta una coloración marrón.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 1, Sierra 1172, 09-sep-2004 (FCME 20740).

Comentarios taxonómicos. Puede confundirse con *A. polytricha* (Mont.) Sacc. la cual presenta una médula compacta y bien definida; el tamaño de los pelos de hasta $1000 \mu\text{m}$ de largo y la base radicante de los mismos, de hasta $84 \mu\text{m}$, son mucho mayores que los de *A. cornea*. Vistas de manera macromorfológica son muy parecidas y no es sino hasta la revisión micromorfológica cuando se delimitan las especies. Wong y Wells (1987) sostienen que son una misma especie, cuyo nombre más antiguo sería *A. cornea*. En el presente estudio a *A. cornea* y *A. polytricha* se consideran especies diferentes, con base principalmente en las características micromorfológicas de los ejemplares estudiados. Lowy (1951, 1952) describió la estructura de los basidiomas en las especies de este género, el cual es un carácter muy utilizado para la delimitación específica. Se ha registrado en los estados de Chiapas, Quintana Roo y Veracruz (Guzmán, 2003; Chanona-Gómez et al., 2007; Ruán-Soto et al., 2007). Es registro nuevo para el estado de Campeche.

Auricularia delicata (Mont.) Henn., Bot. Jb. 17:492 (1893) (Fig. 1E)

Basidioma de 20 a 145 mm de diámetro; pileado-sésil a subestipitado; gelatinoso-cartilaginoso cuando fresco; de tonos color marrón (6E6 y D5D). Píleo auriculiforme, ejemplares maduros con el margen ondulado; liso a poco sulcado, superficie velutinoso a viloso. Himenio poroide-reticulado. Contexto de 1 a 3 mm de grosor; en una sola capa, de color marrón claro. Médula presente. Hifas de $1 \text{ a } 8.4 \mu\text{m}$ de grosor, dependiendo de la zona del contexto; presenta hifas anastomosadas y otras formando nudos; con fibulas, septos globosos y simples. Probasidios de $34.7\text{--}73.5 \times 4.2\text{--}5.3 \mu\text{m}$, cilíndricos, lisos, hialinos, generalmente gutulados. Metabasidios de $(34.7) 42\text{--}73.5 \times 3.2\text{--}5.3 \mu\text{m}$, con 3 septos transversales, cilíndricos, lisos, hialinos; esterigmas de $15.8\text{--}73.5 \times 2.1\text{--}3.2 \mu\text{m}$, cilíndricos, lisos, hialinos. Basidiosporas de $11.6\text{--}13.7 \times 4.2\text{--}6.3 \mu\text{m}$, alantoides a elipsoides, lisas, hialinas, generalmente gutuladas, germinación por repetición. Pelos del abhimenio de $26.3\text{--}157.5 \times 3.2\text{--}6.3 \mu\text{m}$, rectos, ápice agudo, lisos, hialinos, base inflada a elongada con ramificación simple.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 1, Sierra 1038, 28-oct-2002 (FCME 19516); Loc. 9, Villegas R. M. 2305, 29-oct-2002 (FCME 19447); Loc. 5, Villegas R. M. 2410, 22-sep-2003 (FCME 20184).

Comentarios taxonómicos. Esta especie es fácilmente distinguible por la presencia de retículo en la zona del himenio, el cual se observa tanto en ejemplares frescos como herborizados.

De manera macromorfológica, todos los ejemplares son casi homogéneos, con diferencia en cuanto a la cantidad de pelos del pileo; sin embargo, el carácter diagnóstico de esta especie (himenio reticulado) es homogéneo en cada uno de los ejemplares. Esto concuerda con las descripciones de Lowy (1951; 1952; 1962; 1971) y Kobayasi (1981). Se ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Puebla, Sonora, Tabasco y Veracruz (Lowy, 1971, 1984; Pérez-Silva, 1971; Guzmán y García-Saucedo, 1973; Guzmán y Johnson, 1974; Frutis y Guzmán, 1983; Martínez-Alfaro et al., 1983; Portugal-Portugal et al., 1985; Pérez-Silva et al., 1992a; Herrera-Fonseca et al., 2002; Ruán-Soto et al., 2004, 2006, 2007; Cappello, 2006).

Auricularia mesenterica (Dicks.) Pers., Mycol. eur. (Erlanga) 1:97 (1822) (Fig. 1F)

Basidioma resupinado a efuso reflejo, con lóbulos libres, margen ondulado, cartilaginoso-correoso cuando fresco. Abhimenio tomentoso con zonas concéntricas alternadas distintivas. Himenio venoso; de color marrón medio a oscuro (5F5, 6E5, 7F3, 8F2, 8F5). Contexto de >1 a 1 mm de grosor; en 2 capas desprendibles; transparente. Sin médula. Hifas de 1.1 a 6.4 µm de grosor dependiendo de la zona del contexto; presentan hifas anastomosadas y otras formando nudos; con fíbulas y septos globosos. Metabasidios de 45-55 × 3.2-4.5 µm, con 3 septos transversales, cilíndricos, hialinos, lisos; esterigmas no observados. Basidiosporas de 12-16.5 × 5.5-6.4 µm, alantoides, lisas, hialinas, germinación por repetición. Pelos abhimeniales de 375-870 × 2.5-3.5 µm, rectos, ápice trunco, lisos, hialinos, se agrupan en mechones densos.

Resumen taxonómico

Hábitat y hábito. Lignícola; sobre restos de madera no identificada, gregario.

Material estudiado. CAMPECHE: Loc. 1, Sierra 1039, 28-oct-2002 (FCME 19526); Cappello 2056, 25-sep-2003 (FCME 20174); González-Ávila 39, 9-nov-2005 (FCME 22021); Loc. 3, Sierra 1026, 26-oct-2002 (FCME 19496); Loc. 5, Villegas R. M. 2278, 25-oct-2002 (FCME 19430); Sierra 1035, 27-oct-2002 (FCME 19470); Loc. 6, Sierra 983, 1-nov-2001 (FCME 18812).

Comentarios taxonómicos. Esta especie es fácil de distinguir por el tipo de crecimiento resupinado a efuso-reflejo, así como por la presencia de zonas concéntricas en el

abhimenio formadas por los pelos. Por la forma resupinada del basidioma de *A. mesenterica*, se confunde con el grupo de los teleforoides; sin embargo, los caracteres micromorfológicos son diferentes. Se ha registrado en los estados de Campeche, Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Oaxaca, Querétaro, Sonora, Tabasco y Veracruz (Lowy, 1971, 1980, 1984; Guzmán y García-Saucedo, 1973; Frutis y Guzmán, 1983; Pérez-Silva et al., 1992a; Herrera-Fonseca et al., 2002; Díaz-Moreno, 2005; Cappello, 2006; Landeros et al., 2006; Chanona-Gómez et al., 2007).

Discusión

El conocimiento taxonómico de los hongos gelatinosos es escaso en todo el mundo debido, entre otras razones, a los pocos investigadores que han centrado sus estudios en este grupo y lo esporádicamente que ha sido incluido en listados o micobiotas. Si se toma como referencia a Kirk et al. (2008), para la clase Tremellomycetes hay 377 especies citadas a escala mundial. Respecto al número de especies citadas para el país y como se menciona en la Introducción, son pocos los trabajos enfocados en este grupo y es necesaria una revisión exhaustiva de los ejemplares para corroborar su determinación. El presente trabajo aporta un incremento en la distribución de los hongos tremeloides, 2 nuevos registros para el estado de Campeche y el registro para la RBC de las 7 que se encontraron, aumentando así de 8 a 15 el número de especies fúngicas citadas hasta ahora para la reserva. Por otra parte, a pesar de que la RBC es la más grande de las áreas forestales protegidas del trópico mexicano y una de las 3 mayores de Mesoamérica, el estudio de la diversidad de la mayor parte de grupos de hongos todavía se encuentra en niveles muy bajos con respecto a extensiones más reducidas, como es el caso de las reservas de El Edén y Sian Ka'an. Haciendo un comparativo con respecto al número de especies presentes en la zona y en general para la península, Roberts (2008) cita, tan sólo de hongos Heterobasidiomycetes, 28 especies para Belice. Esto da un indicativo de la importancia de llevar a cabo un mayor número de proyectos y apoyar la elaboración de un inventario completo de la biodiversidad existente en la reserva y así poder rediseñar planes para su uso, manejo y conservación.

Agradecimientos

A los 2 revisores del manuscrito por sus atinadas observaciones y recomendaciones. El trabajo fue financiado por la UNAM-DGAPA IN-209605, IN-218008 e IN-207311.

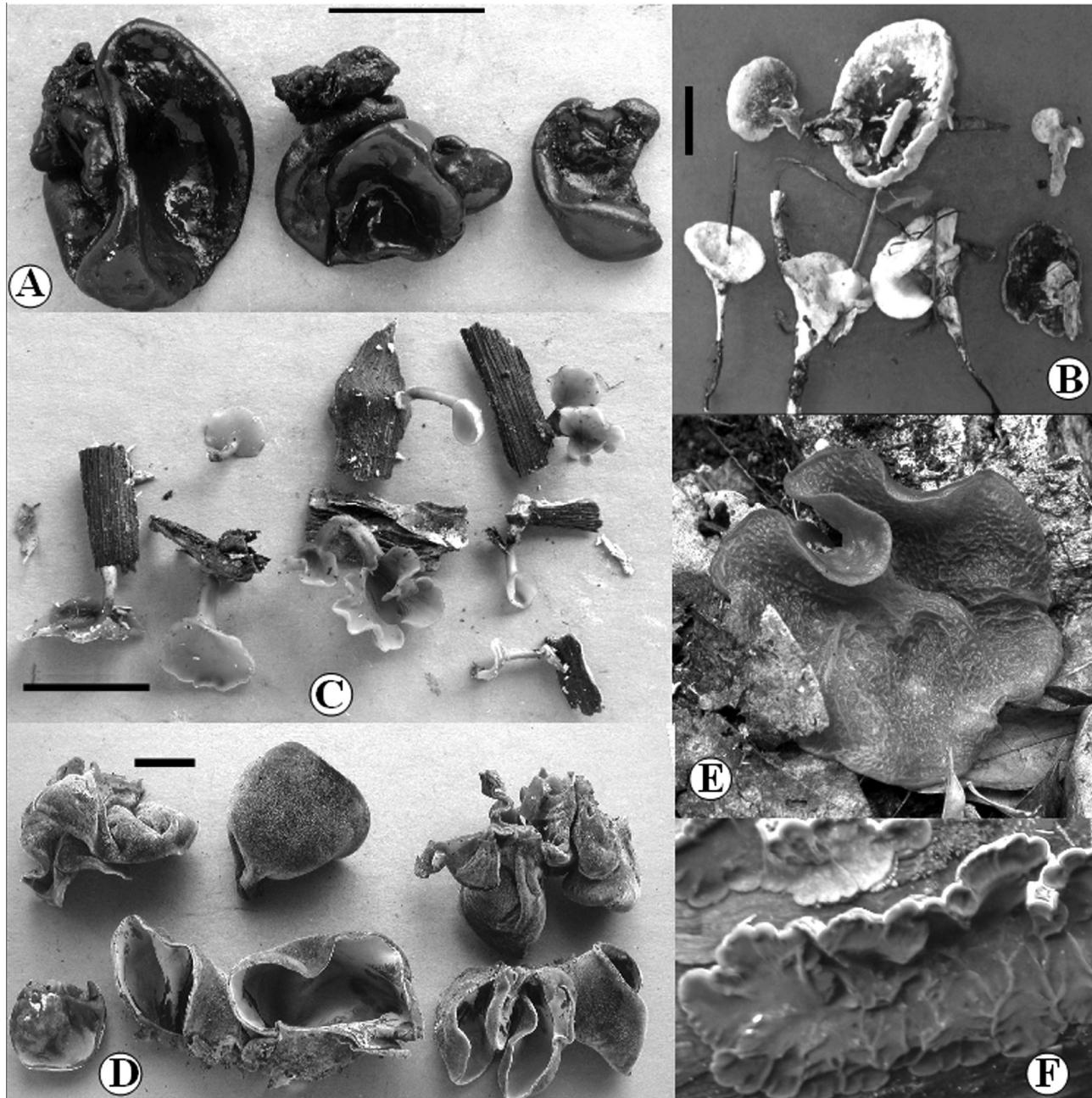


Figura 1. Basidiomas. A, *Tremella wrightii*; B, *Tremelloscypha gelatinosa*; C, *Dacryopinax elegans*; D, *Auricularia cornea*; E, *Auricularia delicata*; F, *Auricularia mesenterica*. Barras de referencia= 2 cm.

Literatura citada

- Cappello, G. S. 2006. Hongos del Yumka⁷. Guía ilustrada. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco/ Secretaría de Desarrollo Social y Protección al Medio Ambiente, Gobierno del Estado de Tabasco, Villahermosa, Tabasco. 105 p.
- Chanona-Gómez F., R. Andrade, J. Castellanos y J. E. Sánchez. 2007. Macromicetos del Parque Laguna Bélgica, Municipio de Ocozucua de Espinoza, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:369-381.
- Chio, R. E. y G. Guzmán. 1982. Los hongos de la península de Yucatán. I. Las especies de macromicetos conocidas. *Biotica* 7:385-400.
- Cifuentes, J. 1996. Estudio taxonómico de los géneros hidnoides estipitados (Fungi: Aphyllophorales) en México. Tesis, doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 289 p.
- Cifuentes, J., M. Villegas y L. Pérez-Ramírez. 1986. Hongos. *In* Manual de herbario, A. Lot y F. Chiang (eds.). Consejo Nacional de la Flora de México, México, D. F. p. 55-64.
- Courtecuisse, R. y B. Lowy. 1990. Elements for a mycological inventory of the vicinity of Saut Pararé (Arataye River) and Nouragues Inselberg (French Guiana). III. Heterobasidiomycetidae. *Mycotaxon* 39:329-344.
- Díaz, R., J. Marmolejo y R. Valenzuela. 2005. Flora micológica de bosques de pino y pino-encino en Durango, México. *Ciencia UANL* 8:362-369.
- Frutis, I. y G. Guzmán, 1983. Contribución al conocimiento de los hongos del estado de Hidalgo. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 18:219-265.
- García-Romero, L., G. Guzmán y T. Herrera. 1970. Especies de macromicetos citadas de México. I. Ascomycetes, Tremellales y Aphyllophorales. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 4:54-76.
- Guzmán, G. 1983. Los hongos de la península de Yucatán. II. Nuevas exploraciones y adiciones micológicas. *Biotica* 8:71-100.
- Guzmán, G. 1998. Inventorying the fungi in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 7:369-384.
- Guzmán, G. 2003. Los hongos de El Edén, Quintana Roo. Introducción a la micobiota tropical de México. CONABIO/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 316 p.
- Guzmán, G. 2004. Los hongos de la Península de Yucatán (México). V. Nuevas observaciones y nuevos registros. *Revista Mexicana de Micología* 18:7-12.
- Guzmán, G. y X. Madrigal. 1967. Notas sobre algunos hongos superiores de Escárcega, Campeche. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 28:23-38.
- Guzmán, G. y D. A. García-Saucedo. 1973. Macromicetos del estado de Jalisco. I. Consideraciones generales y distribución de las especies conocidas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 7:129-143.
- Guzmán, G. y P. D. Johnson. 1974. Registros y especies nuevas de los hongos de Palenque, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 8:73-105.
- Hawksworth, D. L. 1991. The fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. *Mycological Research* 95:641-655.
- Hawksworth, D. L. 1997. Fungi and international biodiversity initiatives. *Biodiversity and Conservation* 6:661-668.
- Hawksworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton y D. N. Pegler. 1995. *Dictionary of the Fungi*. International Mycological Institute, CAB International, Wallingford. 650 p.
- Herrera-Fonseca, M. J., L. Guzmán-Dávalos y O. Rodríguez. 2002. Contribución al conocimiento de la micobiota de la región de San Sebastián del Oeste, Jalisco, México. *Acta Botanica Mexicana* 58:19-50.
- Herrera, T., E. Pérez-Silva, M. Esqueda y V. H. Valenzuela. 2005. Algunos gasteromicetos de Calakmul, Campeche, México. *Revista Mexicana de Micología* 21:23-27.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 1999. Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Calakmul, México, D. F. 272 p.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers. 2008. *Dictionary of the fungi*, décima edición. CAB International, Wallingford. 784 p.
- Kisimova-Horovitz, L., F. Oberwinkler y L. D. Gómez. 2000. Basidiomicetos resupinados de Costa Rica. Myxariaceae Jülich, Sebacinaceae Wells & Oberw., y Tremellodendropsidaceae Jülich. *Revista de Biología Tropical* 48:519-538.
- Kobayasi, Y. 1981. The genus *Auricularia*. *Bulletin of the National Science Museum, Tokyo, Series B* 7:41-67.
- Kornerup, A. y J. H. Wanscher. 1978. *Methuen handbook of colour*. Eyre, London. 252 p.
- Küppers, H. 1979. *Atlas de los colores*. Blume, Barcelona. 161 p.
- Landeros, F., J. Castillo, G. Guzmán y J. Cifuentes. 2006. Los hongos (macromicetos) conocidos en el cerro el Zamorano (Querétaro-Guanajuato), México. *Revista Mexicana de Micología* 22:25-31.
- Lowy, B. 1951. A morphological basis for classifying the species of *Auricularia*. *Mycologia* 43:351-358.
- Lowy, B. 1952. The genus *Auricularia*. *Mycologia* 44:656-692.
- Lowy, B. 1962. Contribución al estudio de los Tremellales de la Argentina. *Lilloa* 31:212-228.
- Lowy, B. 1965. Estudio sobre algunos Tremellales de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 29:19-33.
- Lowy, B. 1971. *Flora Neotropica, Monograph* 6. Tremellales. Hafner, Nueva York. 153 p.
- Lowy, B. 1980. Tremellales. *Flora Neotropica* 6 (Suppl.):1-18.
- Lowy, B. y G. Guzmán. 1979. Nuevos registros de Tremellales de México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 13:211-214.
- Martin, G. W. 1952. Revision of the North Central Tremellales. *J. Cramer, Lehre*. 122 p.

- Martínez-Alfaro, M. A., E. Pérez-Silva y E. Aguirre-Acosta. 1983. Etnomicología y exploraciones micológicas en la sierra Norte de Puebla. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 18:51-63.
- Munsell Color. 1975. Munsell soil color chart. United States Department of Agriculture, Kollmorgen, Maryland. 34 p.
- McNabb, R. F. R. 1965. Taxonomic studies in the Dacrymycetaceae. III. *Dacryopinax*. *New Zealand Journal of Botany* 3:59-72.
- Mendiola, G. y G. Guzmán. 1973. Las especies de Tremellales conocidas en México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 7:89-97.
- Pérez-Silva, E. 1971. Algunos macromicetos de Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología* 5:23-35.
- Pérez-Silva, E., T. Herrera Suárez y R. Valenzuela. 1992. Hongos (Macromicetos) de la península de Yucatán. In *Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*, volumen II. D. Navarro y E. Suárez-Morales (eds.). CIQRO/ SEDESOL, Chetumal, Quintana Roo. p. 13-22.
- Pérez-Silva, E., T. Herrera y M. Esqueda-Valle. 1992a. First records of jelly fungi (Dacrymycetaceae, Auriculariaceae, Tremellaceae) from Sonora, Mexico. *Mycotaxon* 44:475-483.
- Portugal, D., E. Montiel, L. López-Eustaquio y V. Mora. 1985. Contribución al conocimiento de los hongos que crecen en la región de El Texcal, estado de Morelos. *Revista Mexicana de Micología* 1:401-412.
- Roberts, P. 2008. Heterobasidiomycetes from Belize. *Kew Bulletin* 63:87-99.
- Roberts, P. y A. de Meijer. 1997. Macromycetes from Paraná State, Brazil 7: Sirobasidiaceae and Tremellaceae. *Mycotaxon* 64:261-284.
- Ruan-Soto, F., R. Garibay-Orijel y J. Cifuentes. 2004. Conocimiento micológico tradicional en la planicie costera del Golfo de México. *Revista Mexicana de Micología* 19:57-70.
- Ruan-Soto, F., R. Garibay-Orijel y J. Cifuentes. 2006. Process and dynamics of traditional selling wild edible mushrooms in tropical Mexico. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 2:1-13.
- Ruán-Soto, F., R. Mariaca, J. Cifuentes, F. Limón, L. Pérez-Ramírez y S. Sierra. 2007. Nomenclatura, clasificación y percepciones locales acerca de los hongos en dos comunidades de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Etnobiología* 5:1-20.
- Ruán-Soto, F., J. Cifuentes, R. Mariaca, F. Limón, L. Pérez-Ramírez y S. Sierra. 2009. Uso y manejo de hongos silvestres en dos comunidades de la selva lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Micología* 29:61-72.
- Sierra, S. 1992. Contribución al estudio taxonómico de algunos hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) del centro y sur de México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 104 p.
- Sierra, S. 1995. Taxonomía y ultraestructura de algunas especies de la familia Dacrymycetaceae en México. Tesis, maestría. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 110 p.
- Sierra, S. 2000. Estudio taxonómico y monográfico del orden Dacrymycetales (Fungi) en México. Tesis, doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 144 p.
- Sierra, S. y J. Cifuentes. 1993. Contribución al estudio taxonómico de los hongos tremeloides (Heterobasidiomycetes) de México. *Revista Mexicana de Micología* 9:119-137.
- Sierra, S. y J. Cifuentes. 1998. A new species of *Phyllogloea* from Mexico. *Mycotaxon* 66:501-508.
- Sierra, S. y J. Cifuentes. 2005. A new species of *Dacryopinax* from Mexico. *Mycotaxon* 92: 243-250.
- Sierra, S. y J. Cifuentes. 2009. Primer registro del género *Cerinomyces* (Fungi: Dacrymycetales) en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:853-855.
- Sierra, S., J. Cifuentes, F. Ruán-Soto y R. Mariaca. 2008. A white form of *Auricularia fuscusuccinea* from Lacandonia tropical forest, Chiapas, Mexico. *Mycotaxon* 105:415-419.
- Wells, K. y F. Oberwinkler. 1982. *Tremelloscypha gelatinosa*, a species of a new family Sebacinaceae. *Mycologia* 74:325-331.



Helminth parasites of *Ctenosciaena gracilicirrhus* (Perciformes: Sciaenidae) from the coast of Angra dos Reis, Rio de Janeiro State, Brazil

Helmintos parásitos de *Ctenosciaena gracilicirrhus* (Perciformes: Sciaenidae) de la costa de Angra dos Reis, del estado de Rio de Janeiro, Brasil

Melissa Q. Cárdenas¹✉, Berenice M. M. Fernandes¹, Márcia C. N. Justo¹, Antônia L. dos Santos² and Simone C. Cohen¹

¹Laboratório de Helminthos Parasitos de Peixes, Instituto Oswaldo Cruz, Fiocruz, Av. Brasil 4365, 21045-900, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

²Laboratório de Bioquímica de Proteínas e Peptídeos, Instituto Oswaldo Cruz, Fiocruz, Av. Brasil 4365, 21045-900, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

✉ melissaq@ioc.fiocruz.br

Abstract. During a survey of the helminth parasites of *Ctenosciaena gracilicirrhus* from the Atlantic Ocean, off Angra dos Reis, Rio de Janeiro State, Brazil, 10 species of metazoan parasites were collected: 1 species of Monogenea (*Choricotyle rohdei*); 3 species of Nematoda (*Hysterothylacium* sp. third stage larvae, *Raphidascaris* sp. third stage larvae, and *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pereirai* third and fourth stages larvae and adults); 6 species of Digenea (*Opecoeloides pedicathedrae*, *Opecoeloides melanopteri*, *Diplomonorchis leiostomi*, *Aponurus laguncula*, *Parahemiurus merus* and *Manteriella* sp.). *Choricotyle rohdei* and *Hysterothylacium* sp. had the highest prevalence, mean intensity and abundance and an aggregated pattern of distribution was observed in both species. A positive correlation between the standard length of hosts and the parasitic abundance of *Hysterothylacium* sp. and *C. rohdei* was observed. The prevalence of *C. rohdei* was positively correlated with standard length of the host, while in *Hysterothylacium* sp. there was no correlation. *Ctenosciaena gracilicirrhus* represents a new host record to all species of Nematoda and Digenea presented herein. The genus *Manteriella* is reported for the first time in South America.

Key words: Digenea, Monogenea, Nematoda, fishes, South America.

Resumen. Durante un estudio de los helmintos de *Ctenosciaena gracilicirrhus* de la zona costera de Angra dos Reis, Rio de Janeiro, Brasil, 10 especies de parásitos metazoos fueron recolectados: 1 especie de Monogenea (*Choricotyle rohdei*); 6 de Digenea (*Opecoeloides pedicathedrae*, *Opecoeloides melanopteri*, *Diplomonorchis leiostomi*, *Aponurus laguncula*, *Parahemiurus merus* y *Manteriella* sp.); 3 nemátodos (*Hysterothylacium* sp. y *Raphidascaris* sp., ambas larvas de tercer estadio y *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pereira*, larvas de tercer y cuarto estadios y adultos). *Choricotyle rohdei* y *Hysterothylacium* sp. presentaron la mayor prevalencia, intensidad media y abundancia, así como un patrón agregado de distribución. Se observó una correlación positiva entre la longitud estándar de los hospederos y la abundancia parasitaria de *Hysterothylacium* sp. y *C. rohdei*. La prevalencia de *Choricotyle rohdei* se relaciona positivamente con la longitud estándar del huésped, mientras que en *Hysterothylacium* sp., no hubo correlación. *Ctenosciaena gracilicirrhus* representa un nuevo registro de huésped para todas las especies de Digenea y Nematoda registrados en este trabajo. El género *Manteriella* se registra por primera vez en América del Sur.

Palabras clave: Digenea, Monogenea, Nematoda, peces, América del Sur.

Introduction

The study of helminth fauna of marine fishes is very important to understand biological and ecological aspects and the host-parasite relationship. Besides this, the status of a marine environment can be studied directly by using water quality parameters, or indirectly by using bioindicators such as fish parasites (Palm and Rückert, 2009).

Considering that most fish species are economically important, the presence of these helminths depreciates their commercial value, and some nematode, cestode and trematode larvae have a zoonotic potential.

Ctenosciaena gracilicirrhus (Metzelaar, 1919) inhabits coastal waters, usually over sandy mud bottoms, and is distributed in Nicaragua along the Caribbean coast and Atlantic coasts of South America to southern Brazil. It feeds mainly on shrimps (Froese and Pauly, 2011).

Recently, some studies have focused on characteristics of the community ecology of the metazoan parasites from the coastal zone of Angra dos Reis, State of Rio de Janeiro,

Brazil (Tavares et al., 2004; Tavares and Luque, 2004a, b; Bicudo et al. 2005; Tavares and Luque, 2008). However, the helminth fauna of *C. gracilicirrhus* is being studied for the first time contributing to the knowledge of the biodiversity of the region.

Materials and Methods

From August 2007 to February 2009, 203 specimens of *Ctenosciaena gracilicirrhus* from the coast of Angra dos Reis, Rio de Janeiro State, Brazil (23°00'24" S, 44°19'05" W) were collected in order to determine the helminth fauna of this host. For taxonomic studies the nematodes were rinsed in 0.7% NaCl solution, fixed in hot AFA (2% glacial acetic acid, 3% formaldehyde, and 95% of 70% alcohol) and clarified in phenol 50%. The gill archs were separated and the monogeneans collected were cold fixed in 5% formaldehyde, with or without light cover glass pressure. The digeneans were cold fixed in AFA with slight compression under cover glass. Specimens of Monogenea and Digenea were stained with Langeron's alcoholic acid carmine, dehydrated in an ethyl-alcohol series, cleared in beechwood creosote and mounted in Canada balsam as permanent slides. Vouchers specimens were deposited in the "Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz" (CHIOC), Rio de Janeiro, Brazil. Calculations of the parameters of infection, related to prevalence, mean intensity, mean abundance were based on Bush et al. (1997). The quotient between variance and mean of parasite abundance (index of dispersion) was used to determine possible distribution patterns and was tested by the d statistical index (Ludwig and Reynolds, 1988). Spearman's rank correlation coefficient (r_s) was used to determine possible correlations between the standard length of hosts and parasites abundances of each species of parasite. To test correlations between the standard length and the prevalence of infection of each species of parasite, Pearson's correlation coefficient (r) was used, with angular processing of prevalence data (arc sine \sqrt{x}) (Zar, 1996) and partition of host samples into twenty 0.7 cm length intervals. Statistical analyses were applied to parasite species with over 10% prevalence and the results considered significant when $p \geq 0.05$.

Results

Two hundred and three specimens of *Ctenosciaena gracilicirrhus* were analysed, with standard length that ranged from 3 to 17 cm (10 ± 2.1 cm). Ten species of helminth parasites were collected: 1 of Monogenea (*Choricotyle rohdei* Cohen, Cárdenas, Fernandes and Kohn, 2011); 6 of Digenea (*Opecoeloides pedicathedrae* Travassos, Freitas

and Bührnheim, 1966, *Opecoeloides melanopteri* Amato, 1983, *Diplomonorchis leiostomi* Hopkins, 1941, *Aponurus laguncula* Looss, 1907, *Parahemiurus merus* (Linton, 1910) Manter, 1940 and *Manteriella* sp.), and 3 species of Nematoda (*Hysterothylacium* sp. third stage larvae, *Raphidascaris* sp. third stage larvae, and *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pereirai* Annereaux, 1946 (third stage larvae, fourth stage larvae and adults).

Choricotyle rohdei and *Hysterothylacium* sp. had the highest prevalence, mean intensity and abundance (Table 1). Although Digenea was the group that showed a high diversity of species, they presented a low prevalence and mean intensity (Table 1).

C. rohdei and *Hysterothylacium* sp. showed a typical aggregated distribution pattern presenting an index of dispersion ($DI = 12.6$, $d = 52.2$ and $DI = 30.8$, $d = 92.4$), respectively.

Spearman's rank correlation coefficient indicated a positive correlation between the standard length of hosts and the parasitic abundance of *Hysterothylacium* sp. and *C. rohdei*. Pearson's correlation coefficient showed that the prevalence of *C. rohdei* was positively correlated with standard length of the host, while in *Hysterothylacium* sp. there was no correlation (Table 2).

The host sex does not influence the prevalence and abundance of infection, (*Choricotyle* $Z_c = -0.18$, $P = 0.78$ and *Hysterothylacium* $Z_c = -0.11$, $P = 0.99$).

Discussion

Previous studies on helminth parasites from *C. gracilicirrhus* were published by Pereira and Boeger (2005) with a proposition of a new species of trypanorhynch, *Heteronybelinia annakohnae*, collected from Rio Grande and also reported *Progyllotia dollfusi* Carvajal and Rego, 1983 from Rio de Janeiro, both in Brazil. Recently, a new monogenean species, *Choricotyle rohdei* was described from this host (Cohen et al., 2011). In the present paper, *C. gracilicirrhus* is referred to as a new host for all species of Nematoda and Digenea, and the detection of the genus *Manteriella* Yamaguti, 1958 represents the first report of the genus in South America.

The presence of distinct larval helminths suggests the possibility that *C. gracilicirrhus* occupies an intermediate level in the marine food web. Nematodes of the Ascaridoidea (families Anisakidae and Raphidascarididae) naturally parasitize fishes, cephalopods, marine mammals and piscivorous birds, and humans can also become accidental hosts by ingestion of infected fish. The presence of anisakid larvae on the viscera and flesh may have an impact upon visual aesthetics and the market value, and parasite removal only adds to the product cost whilst

Table 1. Prevalence (P), mean intensity (MI), mean abundance (MA) and site of infection of the parasites from *Ctenosciaena gracilicirrhus* from the coastal zone of Angra dos Reis, Rio de Janeiro State, Brazil

Parasites	P %	IR	I/MI (SD)	MA (SD)	Site of Infection
MONOGENEA					
<i>Choricotyle rohdei</i> (CHIOC 37.473-37.491)	25.1	1 - 19	1.96 ± 2.56	0.49 ± 1.55	Gills
DIGENEA					
<i>Aponurus laguncula</i> (CHIOC 37.535)	0.50	-	2*	-	Intestine
<i>Diplomonorchis leiostomi</i> (CHIOC 37.534)	0.50	-	1*	-	Intestine
<i>Manteriella</i> sp. (CHIOC 37.539)	0.50	-	1*	-	Intestine
<i>Opcoeloides melanopteri</i> (CHIOC 37.537)	2.50	-	1.00	0.02 ± 0.15	Stomach
<i>Opcoeloides pedicathedrae</i> (CHIOC 37.536)	7.40	1 - 2	1.13 ± 0.35	0.08 ± 0.31	Intestine
<i>Parahemiurus merus</i>	0.50	-	1*	-	Intestine
Immature specimen (CHIOC 37.538)					
NEMATODA					
<i>Hysterothylacium</i> sp. (larvae) (CHIOC 35.772)	10.30	1 - 12	1.81 ± 2.4	0.19 ± 0.9	Body Cavity Stomach
<i>Procamallanus</i> (S.) <i>pereirai</i> (adults and larvae) (CHIOC 35.773, 35.775, 35.776)	7.40	1 - 2	1.07 ± 0.22	0.08 ± 0.30	Intestine
<i>Raphidascaris</i> sp. (larva) (CHIOC 35.774)	0.50	-	1*	-	Intestine

(SD)= Standard deviation, * only one specimen parasitized.

Table 2. Values of Spearman's rank correlation coefficient (r_s) and Pearson's correlation coefficient (r) obtained in relations between standard length of host, abundance and prevalence of *Choricotyle rohdei* and *Hysterothylacium* sp.

Parasite species	r_s	p	r	p
<i>Choricotyle rohdei</i>	0.754*	<0.0001	0.599*	0.0052
<i>Hysterothylacium</i> sp.	0.535*	<0.0001	0.416	0.0679

 p = level of significance, (*) significant values.

further reducing its attraction to consumers (Doupé et al. 2003).

The present work provides a new host record for third stage larvae of *Hysterothylacium* sp. and *Raphidascaris* sp. Only a single individual of *Raphidascaris* sp. was found in the intestine, which may indicate that *C. gracilicirrhus* is an accidental host for this species. However, *Hysterothylacium* sp. had a high prevalence indicating that *C. gracilicirrhus* is an important host for this alogenous endohelminth species.

Camallanids are considered a health problem for fishes when maintained in a closed ecosystem in the presence of suitable intermediate hosts (Rychlinski and Deardorff, 1982). Most species of *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) are parasites of freshwater and marine hosts in South America. The larval stages of *P. (S.) pereirai* have been reported in 3 marine fish species of the family Sciaenidae: *Nebris microps* Cuvier, 1830, *Paralichthys brasiliensis* (Steindachner, 1875), *Macrodon ancylodon* (Bloch and Schneider, 1801) and *Stellifer brasiliensis* (Schulz, 1945), and 1 more of the family Cyanoglossidae: *Symphurus*

tesselatus (Quoy and Gaimard, 1824), from Rio de Janeiro State (Santos et al., 1999).

Choricotyle rohdei and *Hysterothylacium* sp. showed the typical aggregated pattern of distribution observed in many parasite systems. According to Holmes (1990), the aggregated distribution may increase the reproductive efficiency in some adult species, since it enhances mating opportunities. Besides, this distribution pattern improves the opportunity to infect the host (Dobson, 1990).

The high abundance of *C. rohdei* might be related to the population density increase of *C. gracilicirrhus* in offshore reproductive grounds, which might facilitate transmission of ectoparasites with a direct life cycle, similar to that suggested by Venerus et al. (2005) in *Pseudopercis semifasciata* off Patagonia.

A positive correlation between the standard length of hosts and the parasitic abundance of *C. rohdei* and *Hysterothylacium* sp. indicates that the number of specimens of parasites is greater as the standard length of fishes increases. The same occurs between the standard length of host and the prevalence of *C. rohdei*. In *Hysterothylacium* sp., however, no correlation was observed between the prevalence of parasites and the standard length of the host.

In our results we observed that host sex does not influence the prevalence and abundance of infection. According to Luque et al. (1996) and Alves et al. (2002) the absence of correlations in parasite prevalence and abundance with the sex of the host fish is a widely documented pattern, and interpreted as a consequence of absence of sexual differences in some biological aspects of the fish.

As mentioned by Polyanski (1961), quantitative and qualitative changes in parasitism are expected as the fish grows. Saad-Fares and Combes (1992) related that ontogenetical changes in the feeding behavior might have an influence on parasite prevalence and abundance in the host size classes. However, this pattern cannot be generalized because in many host-parasite species systems the correlation is positive but weak and non-significant (Saad-Fares and Combes, 1992; Poulin, 2000).

The present study increases the data on the biodiversity and enhances the knowledge of the helminthes with regard to public health importance, such as the nematodes of family Anisakidae. However, more information about host biology is needed to improve the interpretation of these parasitological patterns, in an ecological framework incorporating pertinent environmental and biological information, as recommended by Marcogliese (2001).

Acknowledgments

The authors are grateful to Dr Pedro José Diniz de Figueiredo from “Central Nuclear Almirante Álvaro Alberto, Eletrobrás, Eletronuclear, Angra dos Reis” and Dr Aderval Ferrari Vaz de Almeida from “Laboratório de Monitoração Ambiental, Eletronuclear, Angra dos Reis”, for the facilities and infrastructure offered to examine the fishes, and by the classification of the hosts.

Literature cited

- Alves, D. R., J. L. Luque and A. R. Paraguassú. 2002. Community ecology of the metazoan parasites of Pink Cusk-eel, *Genypterus brasiliensis* (Osteichthyes: Ophidiidae) from the coastal zone of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97:683-689.
- Bicudo, J. A., L. E. R. Tavares and J. L. Luque. 2005. Larvas de Anisakidae (Nematoda: Ascaridoidea) parasitas da cabrinha *Prionotus punctatus* (Bloch, 1793) (Osteichthyes: Triglidae) do litoral do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 14:109-118.
- 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* 83:575-83.
- Cohen, S. C., M. Q. Cárdenas, B. M. M. Fernandes and A. Kohn. 2011. On a new species of *Choricotyle* (Monogenea, Diclidophoridae) a parasite of a marine fish from the littoral of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Comparative Parasitology* 78:261-264.
- Dobson, A. P. 1990. Models of multi-species parasites-host communities. In *Parasite communities: patterns and process*, G. W. Esch, A. O. Bush and J. Aho (eds.). Chapman and Hall, New York. p. 261-287.
- Doupé, R. G., A. J. Lymbery, S. Wong and R. P. Hobbs. 2003. Larval anisakid infections of some tropical fish species from north-west Australia. *Journal of Helminthology* 77:363-365.
- Froese, R. and D. Pauly (Eds.) 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org; last access: 01.II.2011.
- Holmes, J. C. 1990. Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 65:69-72.
- Ludwig, J. A. and J. F. Reynolds. 1988. *Statistical Ecology: A primer methods and computing*. Wiley-Interscience Publications, New York. 337 p.
- Luque, J. L., J. F. R. Amato and R. M. Takemoto. 1996. Comparative analysis of the communities of metazoan parasites of *Orthopristis ruber* and *Haemulon steindachneri* (Osteichthyes: Haemulidae) from the southeastern Brazilian littoral: I. Structure and influence of the size and sex of hosts. *Revista Brasileira de Biologia* 56:279-292.
- Marcogliese, D. J. 2001. Pursuing parasites up the food chain: implications of food web structure and function on parasite communities in aquatic systems. *Acta Parasitologica* 46:82-93.
- Palm, H. W. and S. Rückert. 2009. A new approach to visualize ecosystem health by using parasites. *Parasitology Research* 105:539-53.
- Pereira, J. Jr. and W. A. Boeger. 2005. Larval tapeworms (Platyhelminthes, Cestoda) from sciaenid fishes of the southern coast of Brazil. *Zoosystema* 27:5-25.
- Polyanski, Y. I. 1961. Ecology of parasites of marine fishes. In *Parasitology of Fishes*, V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski and Y. I. Polyanski. Oliver and Boyd (eds.). Oliver & Boyd. Edinburgh and London. p. 47.
- Poulin, R. 2000. Variation in the intraspecific relationship between fish length and intensity of parasitic infection: biological and statistical causes. *Journal of Fish Biology* 56:123-137.
- Rychlinski, R. A. and T. L. Deardorff. 1982. Disease prevention and control. *Spirocamallanus*: a potential fish health problem. *Freshwater and Marine Aquarium* 5:79-83.
- Saad-Fares, A. and C. Combes. 1992. Abundance/host size relationships in a fish trematode community. *Journal of Helminthology* 66:187-192.
- Santos, C. P., M. Q. Cárdenas and H. Lent. 1999. Studies on *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *pereirai* Annereaux, 1946 (Nematoda: Camallanidae), with new host records and new morphological data on the larval stages. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94:635-40.
- Tavares, L. E. R., A. J. A. Bicudo and J. L. Luque. 2004. Metazoan parasites of needlefish *Tylosurus acus* (Lacépède, 1803) (Osteichthyes: Belonidae) from the coastal zone of the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 13:36-40.

- Tavares, L. E. and J. L. Luque. 2004a. Community ecology of metazoan parasites of the later juvenile common snook *Centropomus undecimalis* (Osteichthyes: Centropomidae) from the coastal zone of the state of Rio de Janeiro, Brazil. Brazilian Journal Biology 64:523-529.
- Tavares, L. E. and J. L. Luque. 2004b. Community ecology of the metazoan parasites of white sea catfish, *Netuma barba* (Osteichthyes: Ariidae), from the coastal zone of the state of Rio de Janeiro, Brazil. Brazilian Journal of Biology 64:169-76.
- Tavares, L. E. R. and J. L. Luque. 2008. Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish species from Brazil. Journal of Parasitology 94:985-989.
- Venerus, L. A., L. Machinandiarena, M. D. Ehrlich and A. M. Parma. 2005. Early life history of the Argentine sandperch *Pseudoperca semifasciata* (Pinguipedidae) off northern Patagonia. Fishery Bulletin 103:195-206.
- Zar, J. H. 1996. Biostatistical analysis. 3rd ed., Prentice-Hall Inc., New Jersey, Upper Saddle River. 662 p.



Helmintos gastrointestinales en aves acuáticas de la subcuenca alta del río Lerma, México

Gastrointestinal helminth in waterfowl of the upper Lerma river sub-basin, Mexico

Marcela Martínez-Haro¹✉, Petra Sánchez-Nava¹, Guillermo Salgado-Maldonado² y Felipe de Jesús Rodríguez-Romero¹

¹Centro de Investigación en Recursos Bióticos, Facultad de Ciencias, campus El Cerrillo, Universidad Autónoma del Estado de México. Carretera Toluca-Atlacomulco Km. 14.5, 50200 Toluca, México.

²Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México D. F.

✉ arbolblue@yahoo.com.mx

Resumen. Se realizó un inventario y se calcularon los parámetros de infección de los helmintos gastrointestinales de 36 ejemplares de aves acuáticas pertenecientes a las familias Anatidae, Rallidae y Threskiornithidae, procedentes de la subcuenca alta del río Lerma, Estado de México, identificándose 20 especies: 9 tremátodos, 8 céstodos, 2 nemátodos y 1 acantocéfalo. De las 8 especies de céstodos, 6 son registros nuevos para el país y *Pseudocorynosoma constrictum* se registra por primera vez en *Anas crecca*, *Anas discors*, *Oxyura jamaicensis* y *Fulica americana*. Los helmintos que presentaron las prevalencias más altas fueron los céstodos *Hymenolepis megalops* y *Sobolevicanthus krabbeella* en *Anas acuta*, *Anas clypeata*, *Anas cyanoptera* y *Anas crecca*.

Palabras clave: aves acuáticas, Cestoda, Digenea, Nematoda, Acantocephala, prevalencia, abundancia.

Abstract. A survey of helminth parasites in 36 waterfowl species from the upper Lerma River, in central Mexico was conducted. A total of 20 helminth species were recorded, including 9 trematodes, 8 cestodes, 2 nematodes and 1 acanthocephalan. Six of the cestode species are recorded for the first time from Mexican birds; the acanthocephalan *Pseudocorynosoma constrictum* is reported for the first time in *Anas crecca*, *A. discors*, *Oxyura jamaicensis* and *Fulica americana*. The highest prevalences were recorded for the cestodes *Hymenolepis megalops* and *Sobolevicanthus krabbeella* in *Anas acuta*, *A. clypeata*, *A. cyanoptera* and *A. crecca*.

Key words: aquatic birds, Cestoda, Digenea, Nematoda, Acantocephala, prevalence, abundance.

Introducción

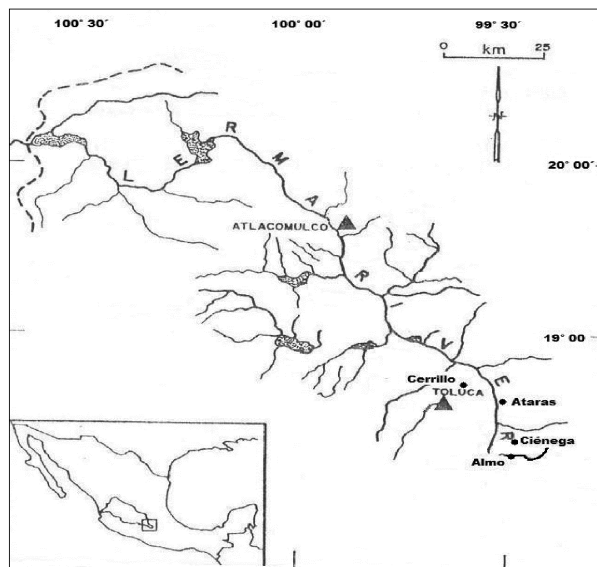
Los humedales que conforman la subcuenca alta del río Lerma proporcionan alimento, refugio y un hábitat adecuado para un considerable número de especies de flora y fauna silvestre, algunas de las cuales son endémicas y se encuentran dentro de alguna categoría de riesgo (RAMSAR, 2010). Asimismo, estos sitios son apropiados para albergar tanto aves residentes como migratorias; entre otras, los miembros de las familias Anatidae, Rallidae y Threskiornithidae. En general, se tienen pocos datos sobre los helmintos que parasitan las aves en México; los digéneos son el grupo mejor documentado (Pérez-Ponce de León et al., 2007), seguidos por los acantocéfalos (García-Prieto et al., 2010); para otros helmintos, como céstodos y nemátodos, existen inventarios helmintológicos más puntuales (Fariás y Canaris, 1986; Canaris y Lei-Ching, 1989; Scholz et al., 2002; Ortega-

Olivares et al., 2008; Gladden y Canaris, 2009). El objetivo principal del presente estudio fue realizar un inventario de los helmintos gastrointestinales de algunas aves acuáticas de la subcuenca alta del río Lerma en el Estado de México y calcular sus parámetros de infección.

Materiales y métodos

Las aves acuáticas fueron obtenidas por donación de cazadores en la zona, durante las temporadas cinegéticas de noviembre 2008-febrero 2009, junio-julio 2009 y noviembre 2009-febrero 2010, en 4 localidades a lo largo de la subcuenca alta del río Lerma (Fig. 1): laguna de Almoloya (Alm, 19°11'20" N; 99°29'30" O), ciénega de Lerma (Cie, 19°14'31.0" N; 99°28'53.9" O), laguna de Atarasquillo (Atar, 19°18'34.0" N; 99°29'50.8" O) y estanque El Cerrillo (Cer, 19°24'35" N; 99°41'27" O), todas pertenecientes al Estado de México (Fig. 1).

Las aves se determinaron taxonómicamente con la ayuda de la guía de campo de Howell y Webb (1995).



Todos los helmintos fueron extraídos del aparato gastrointestinal y contados *in situ*; tremátodos, acantocéfalos y céstodos se fijaron en formol al 4% caliente, mientras que los nemátodos en alcohol salino al 4% caliente; finalmente, todos los gusanos se conservaron en alcohol 70%. Platelminfos y acantocéfalos se tiñeron con paracarmin de Meyer o hematoxilina de Delafield y se montaron en preparaciones permanentes en bálsamo de Canadá; los nemátodos se aclararon y montaron temporalmente con mezclas de glicerina y agua destilada en concentraciones de 1:20, 1:15, 1:10, 1:5, 1:1 (Salgado-Maldonado, 1979). Algunos escólices se fijaron con una mezcla de glicerina-picrato de amonio para estudiar los ganchos del rostelo (Scholz et al., 2002; Ortega-Olivares et al., 2008). La identificación de los helmintos se realizó utilizando las claves de Gibson et al. (2002), Jones et al. (2005), Czaplinzki y Vaucher (1994), Jones (1994), McDonald (1988) y Anderson (1986). Los parámetros de infección, prevalencia y abundancia se calcularon de acuerdo con los criterios de Margolis et al. (1982). Examinamos la similitud entre la composición de las comunidades de helmintos de las distintas especies de hospederos mediante el cálculo del índice de Sorensen (Krebs, 1999). Los ejemplares se depositaron en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE 7548-7557 y CNHE 8056-8061).

El grupo taxonómico con mayor número de especies en este estudio fue el de los tremátodos, lo que difiere de los datos referidos por Farias y Canaris (1986), Canaris y Lei-Ching (1989) y Gladden y Canaris (2009) quienes registraron menor número de digéneos en muestreos de

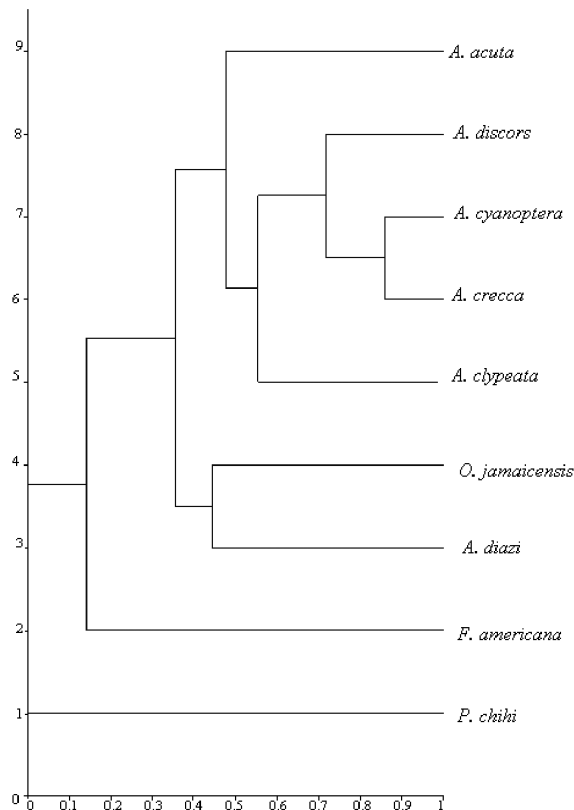


Figura 2. Cluster del índice de Sorensen, que agrupa a los hospederos de acuerdo con la composición taxonómica de las comunidades de helmintos gastrointestinales.

anátidos en el norte de México. Mas aún, consideramos que el número de especies de tremátodos registrados en esta investigación puede aumentar al resolver los problemas que plantea la diferenciación de las distintas especies de *Notocotylus* que aún estamos estudiando.

El presente estudio registra por primera vez para México los digéneos *Echinoparyphium recurvatum* en *A. acuta*, *A. crecca*, *A. cyanoptera* y *A. discors*; *Echinostoma revolutum* y *Australapatemon minor* en *A. discors*; el estrigéido *Cotylurus brevis* en *A. acuta*, *A. crecca*, *A. cyanoptera* y *O. jamaicensis*, así como *C. cornutus* en *A. cyanoptera*.

Los céstodos de la familia Hymenolepididae, parásitos comunes del grupo de las aves, no habían sido estudiados en México, probablemente debido a la complejidad de su manejo, ya que muchos de ellos son pequeños y delicados, por lo cual se fragmentan fácilmente impidiendo su adecuada determinación taxonómica (Czaplinski y Vaucher, 1994). En este estudio se identificaron 7 especies de la familia Hymenolepididae, 6 de las cuales (*S. kra-beella*, *D. americana*, *Diorchis* sp., *Microsomacanthus*

sp. 1, *Microsomacanthus* sp. 2 y *Fimbriaria fasciolaris*) representan registros nuevos para el país. La séptima especie, *H. megalops* se considera generalista y con amplia distribución geográfica; los Anseriformes constituyen los hospederos preferenciales de esta especie, en Galliformes, Gruiformes y Ciconiformes se ha registrado en pocas ocasiones (Digiani, 2000); algunos estudios previos señalan prevalencias altas para este céstodo en América del Norte (Broderick et al., 1977; Wilkinson et al., 1977; Shaw y Kocan, 1980; Canaris et al., 1981); sin embargo, investigaciones realizadas en el norte del país registran prevalencias bajas a medias (Farias y Canaris, 1986; Canaris y Lei-Ching, 1989; Gladden y Canaris 2009), mientras que en el presente estudio se registran prevalencias altas, como en otros sitios de Norteamérica. Las especies *A. crecca*, *A. discors*, *O. jamaicensis* y *F. americana* son nuevos registros de hospedero para *Pseudocorynosoma constrictum*.

El análisis de similitud de la composición de las comunidades de helmintos entre las especies de hospederos examinadas permitió distinguir 3 grupos. La dieta, la conducta y la vagilidad de los hospederos son factores que influyen sobre la estructura de las comunidades de los helmintos (Fedynich et al., 1996; Poulin, 2007). La dieta de los patos se basa principalmente en vegetales y tubérculos (Colón-Quezada, 2009); sin embargo, *O. jamaicensis* es una especie buceadora, en tanto que *A. diazi* es filtrador y de talla grande, conductas que explican su separación en un subgrupo distinto al de los otros anátidos, ya que adquieren su alimento a mayor profundidad. Por su parte, *A. crecca*, *A. cyanoptera* y *A. discors* son aves pequeñas, no buceadoras, que se alimentan a poca profundidad, razón por la cual presentan mayor semejanza en la composición de sus comunidades de helmintos. Haukos y Neaville (2003) enfatizan que los patos de superficie, comparados con los patos buceadores, son más propensos a altas infecciones por *H. megalops* debido a su dieta generalista, lo que explica su presencia en éstos y su ausencia en *O. jamaicensis*.

Fedynich y Pence (1994) señalaron que la comunidad de helmintos se ve influenciada por su distribución estacional y abundancia en los hospederos migratorios, cuya vagilidad facilita el intercambio de los parásitos; sin embargo, Gladden y Canaris (2009) sugieren que los helmintos se pierden durante la ruta migratoria y su reemplazo se lleva a cabo en las áreas de invierno. En la zona de estudio que abarca este trabajo, Barragán-Sáenz et al. (2009) registraron cercarias de *Notocotylus* sp., y metacercarias de *C. cornutus*, *E. revolutum* y *E. recurvatum* en caracoles de agua dulce, mientras que Sánchez-Nava et al. (2004) registraron metacéstodos de *Cyclastera ralli* en *Girardinichthys multiradiatus*. El hallazgo previo de estas fases

larvarias así como la obtención de helmintos inmaduros en los muestreos sugiere que éstos se adquirieron localmente a través del alimento en el área de estudio y al encontrar abundancias bajas, se dedujo que probablemente muchos sí se perdieron durante la ruta migratoria, pero de igual forma tanto la simpatria como la vagilidad de las aves migratorias y residentes permite ampliar la distribución geográfica y la recombinación genética de los helmintos. Otros factores que pueden influenciar la estructura de la comunidad de la helmintofauna gastrointestinal aviar, los cuales no fueron considerados en este estudio, son la eutroficación del ecosistema acuático y la existencia y tamaño poblacional de todos los hospederos que intervienen en los ciclos de vida de estos parásitos (Poulin, 2007).

Agradecimientos

A los señores Lucio Franco, Jorge Mercado, Ricardo Padilla, Alberto Guerrero y Gustavo Tovar, por la donación de las aves. A Sandra Hidalgo, Laura Patricia Becerril, Liliana Aranda y Joel Cruz, por su ayuda durante el examen helmintológico. Al Dr. Marcelo Silva Briano por las facilidades brindadas en el laboratorio de ecología de la Universidad Autónoma de Aguascalientes.

Literatura citada

- Anderson, R., A. Chabaud y S. Willmott. 1986. Keys to the nematode parasites of vertebrates. Oxford University Press, New York. 480 p.
- Barragán-Sáenz, F. A., P. Sánchez-Nava, O. Hernández-Gallegos y G. Salgado-Maldonado. 2009. Larval stages of trematodes in gastropods from lake Chicahuapan, State of Mexico, Mexico. *Parasitology Research* 105:1163-1167.
- Broderson, D., A. G. Canaris y J. R. Bristol. 1977. Parasites of waterfowl from Southwest Texas: II. The shoveler, *Anas clypeata*. *Journal of Wildlife Diseases* 13:435-438.
- Canaris, A. G., A. C. Mena y J. R. Bristol. 1981. Parasites of waterfowl from Southwest Texas: III. The Green-winged Teal, *Anas crecca*. *Journal of Wildlife Diseases* 17:57-64.
- Canaris, A. G. y H. Lei-Ching. 1989. *Levinseniella yucatanensis* n. sp. (Digenea: Microphallidae) and other parasites from the Blue-winged Teal, *Anas discors*, from Yucatan, Mexico. *Journal Parasitology* 75:669-672.
- Colón-Quezada, D. 2009. Composición de la dieta de otoño del pato mexicano (*Anas diazi*) en el vaso sur de las ciénegas del Lerma, Estado de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:193-202.
- Czaplinski, B. y 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.) Commonwealth Agriculture Bureaux International, Wallingford. p. 595-663.
- Digiani, M. C. 2000. Digeneans and cestodes parasiti in the withe-faced ibis *Plegadis chihi* (Aves: Threskiornithidae) from Argentina. *Folia Parasitologica* 47:195-204.
- Farias, J. D. y A. G. Canaris. 1986. Gastrointestinal helminths of the mexican duck *Anas platyrhynchos diazi* ridgway, from north central Mexico and southwestern United States. *Journal of Wildlife Diseases* 22:51-54.
- Fedynich, A. M. y D. B. Pence. 1994. Helminth community structure and pattern in a migratory host (*Anas platyrhynchos*). *Canadian Journal of Zoology* 72:496-505.
- Fedynich, A. M., D. B. Pence y J. F. Bergan. 1996. Helminth community structure and pattern in sympatric populations of black-bellied and fulvous whistling-ducks. *Canadian Journal of Zoology* 74:2219-2225.
- García-Prieto, L., M. García-Varela, B. Mendoza-Garfias y G. Pérez-Ponce de León. 2010. Checklist of the Acanthocephala in wildlife vertebrates of Mexico. *Zootaxa* 2419:1-50.
- Gibson, I. D., A. Jones y R. A. Bray. 2002. Keys to the Trematoda, vol 1. CABI/ The Natural History Museum, London. 521 p.
- Gladden, B. W. y A. G. Canaris. 2009. Helminth parasites of the Bufflehead duck, *Bucephala albeola*, wintering in the Chihuahua desert with a checklist of helminth parasites reported from this host. *Journal Parasitology* 95:129-136.
- Haukos, D. A. y J. Neaville. 2003. Spatial and temporal changes in prevalence of a cloacal cestode in wintering waterfowl along y the Gulf Coast Texas. *Journal of Wildlife Diseases* 39:153-160.
- 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.
- Jones, A. 1994. Family Dilepididae Railliet y Henry, 1909. In Keys to the cestode parasites of vertebrates, L. F. Khalil, A. Jones y R. A. Bray (eds.). Commonwealth Agriculture Bureaux International, Wallingford. p. 443-554.
- Jones, A., R. A. Bray y D. I. Gibson. 2005. Keys to the Trematoda, vol 745. CABI/ The Natural History Museum, London. 521 p.
- Krebs, C. J. 1999. Ecological methodology, segunda edición. Addison Wesley Longman, Reading, CA. 620 p.
- Margolis, L., G. W. Esch, J. C. Holmes, A. M. Kuris y G. A. Schad. 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists). *Journal Parasitology* 68:131-133.
- McDonald, M. E. 1988. Key to Acanthocephala reported in waterfowl. US Department of the Interior Fish and Wildlife Service, Washington, D. C. 23 p.
- Ortega-Olivares, M. P., A. O. Barrera-Guzmán, I. Haasova, G. Salgado-Maldonado, S. Guillén-Hernández y T. Scholz. 2008. Tapeworms (Cestoda: Gryporhynchidae) of fish-eating birds (Ciconiformes) from Mexico: new host and geographical records. *Comparative Parasitology* 75:182-195.
- Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfias.

2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. *Zootaxa* 1534:1-247.
- Poulin, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Second edition. Princeton University Press, New Jersey. 332 p.
- RAMSAR. 2010. The List of Wetlands of International Importance. Convención relativa a los humedales a los humedales de importancia internacional; http://www.ramsar.org/cda/es/ramsar-pubs-annolist-annotated-ramsar-16517_/main/ramsar/1-30-168%5E16517_4000_2_; última consulta 15.XL.2010.
- Salgado-Maldonado, G. 1979. Procedimientos y técnicas generales empleados en los estudios helmintológicos. Departamento de Pesca, Dirección General de Acuicultura, SAGARPA, México, D.F. 53 p.
- Sánchez-Nava, P. 2004. Helmintos parásitos de *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces: Goodeidae) en la subcuenca alta del Lerma. Tesis Doctorado Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 135 p.
- Sánchez-Nava, P., G. Salgado-Maldonado, E. Soto-Galera y B. Jaimes-Cruz. 2004. Helminth parasites of *Girardinichthys multiradiatus* (Pises: Goodeidae) in the upper Lerma River sub-basin, Mexico. *Parasitology Research* 93:396-402.
- Scholz, T., R. Kutch y G. Salgado-Maldonado. 2002. Cestodes of the family Dilepididae (Cestoda: Cyclophyllidea) from fish-eating birds in Mexico: a survey of species. *Systematic Parasitology* 52:171-182.
- Shaw, M. G. y A. Kocan. 1980. Helminth fauna of waterfowl in Central Oklahoma. *Journal of Wildlife Diseases* 16:59-64.
- Watson, J. J. y A.W. Pike. 1993. Variation in the morphology of adult *Apatemon gracilis* Rudolphi, 1819 (Digenea: Strigeidae) reared in different avian hosts. *Systematic Parasitology* 26:33-38.
- Wilkinson, J. N., A. G. Canaris y D. Broderon. 1977. Parasites of waterfowl from southwest Texas: I. The Northern Cinnamon Teal, *Anas cyanoptera septentrionalium*. *Journal of Wildlife Diseases* 13:62-63.




Variación morfológica del camarón café (*Farfantepenaeus californiensis*) en el Pacífico mexicano

Morphological variation of brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in Mexican Pacific

María de Lourdes Barbosa-Saldaña , Píndaro Díaz-Jaimes y Manuel Uribe-Alcocer

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305. Circuito exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

 lulubs_12@yahoo.com.mx

Resumen. El análisis multivariado de datos morfométricos se ha utilizado ampliamente en especies comerciales para definir unidades de pesca independientes. En la presente investigación se analizó la diferenciación del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) del Pacífico mexicano mediante el análisis morfométrico de 171 individuos recolectados en 4 localidades y se comparó con la subdivisión geográfica que el Instituto Nacional de la Pesca estableció para el monitoreo de sus poblaciones. La variación morfológica de cada muestra se estimó mediante el (CV%) promedio de 18 medidas. Se realizó un análisis discriminante utilizando proporciones estandarizadas de algunas de estas medidas y se calcularon las distancias de Manhattan entre las muestras; con éstas se obtuvo un dendrograma por el método UPGMA en el cual la agrupación de las localidades mostró una diferenciación morfológica clinal, relacionada con un gradiente geográfico. La baja variabilidad morfológica estimada al interior de las muestras permitió inferir que cada localidad conforma un grupo fenotípicamente homogéneo, aunque con claras diferencias entre sí, que podrían estar relacionadas con las características ambientales de cada localidad y con posibles variaciones genéticas entre las poblaciones. La diferenciación morfológica del camarón café del Pacífico mexicano que se encontró en esta investigación aporta elementos adicionales para sustentar la división geográfica que el Instituto Nacional de la Pesca ha establecido para el estudio de la pesquería del camarón.

Palabras clave: *stock*, pesquerías, subdivisión poblacional, análisis discriminante, zonas geográficas, variación clinal, cefalotórax, segmento abdominal.

Abstract. Multivariate analyses of morphometric data have been widely used to define independent fishing units for exploited species. In this study we analyzed the morphometric variability of 4 brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) locations from the Mexican Pacific to assess whether differentiation agrees with the geographical subdivision established by the Instituto Nacional de la Pesca to monitoring the brown shrimp populations. The morphologic variation of each sample was estimated through the variation coefficient (CV%) averaged over 18 measurements. A discriminant analysis was made using the standardized ratios for some of the measurements. Manhattan distances among samples were calculated to obtain a dendrogram with the UPGMA method where localities grouping showed a clinal pattern of morphological differentiation related to a geographical gradient. The low estimated morphologic variability within samples allowed us to conclude that each sampled locality conforms a phenotypically homogeneous group, with clear differences to the others. These differences could be explained on basis of the environmental characteristics of each locality in addition to possible genetic variations between populations. Thus, the morphological differentiation of the brown shrimp populations of the Mexican Pacific detected in this study provides additional elements to sustain the geographical division that the Instituto Nacional de la Pesca established to survey the shrimp fishery.

Key words: stock, fisheries, population subdivision, discriminant analysis, geographic zones, clinal variation, cephalotorax, abdominal segment.

Introducción

Uno de los aspectos fundamentales para el manejo de una pesquería es la identificación de las unidades de pesca,

también conocidas como *stocks* (Begg et al., 1999). Un *stock* representa una entidad discreta ubicada en un mismo espacio y tiempo con parámetros biológicos únicos, tales como tasa de crecimiento, distribución, mortalidad, fecundidad y diversidad genética, entre otros (Carvalho y Hauser, 1994). El manejo sustentable de una pesquería se alcanza cuando con base en todas estas características se obtiene un

equilibrio entre las capturas y el reclutamiento (Allendorf et al., 1987; Wallace y Fletcher, 2001). Lograr dicho equilibrio resulta difícil cuando no está considerado el número de unidades posibles de manejo que conforman el recurso. La administración de una pesquería en ausencia de información acerca de la delimitación de *stocks* puede derivar en el uso inadecuado de la misma, que incluso podría poner en riesgo de colapso poblaciones genéticamente diferenciadas (Mustafa y Rahman, 1999; Ward, 2006).

Es frecuente que factores físicos como la temperatura, el patrón de corrientes o la misma topografía del área delimiten geográficamente un *stock* (Slatkin, 1993). Sin embargo, los *stocks* también presentan características propias, que contribuyen en gran medida a definir su amplitud espacial (Hedgecock, 1994).

De ahí que se implanten técnicas que retoman diversos aspectos de la biología de las poblaciones para su delimitación, tales como el marcaje y recaptura, los análisis de composición bioquímica de tejidos y partes duras (Kumpf et al., 1987), la variación genética evaluada a partir de diferentes marcadores moleculares (De la Rosa-Vélez et al., 2000; Díaz-Jaimes et al., 2006), o la variación morfológica (Cadrin y Friedland, 1999; Tzeng et al., 2001; Turan et al., 2006; Ferrito et al., 2007; Konan et al., 2010).

Los análisis morfométricos constituyen una técnica accesible y de muy bajo costo que ha mostrado su eficacia para diferenciar *stocks*. Por otra parte, la expresión fenotípica de los caracteres está en función tanto de las características del ambiente en el que un individuo se desarrolla como de la información contenida en sus genes (Ferrito et al., 2007; Konan et al., 2010), por lo que la delimitación de los *stocks* que utiliza este tipo de información proporciona una visión integral que abarca el componente ambiental y el evolutivo de las especies.

Es por ello que esta metodología se ha aplicado exitosamente para la identificación y discriminación de *stocks* en numerosas pesquerías (Cadrin y Friedland, 1999); por ejemplo, la proporción del tamaño de las quelas se ha utilizado para estudiar la variación geográfica en relación con la variación en talla y la madurez en algunos decápodos, como el cangrejo curtidor (*Chionoecetes bairdi* y *C. opilio*; Somerton, 1981) y el cangrejo rey dorado (*Lithodes aequis-pina*; Somerton y Otto, 1986). Asimismo, Díaz et al. (1995) relacionaron poblaciones de *Penaeus schmitti*, *P. vannamei* y *P. stylirostris*, utilizando la información tanto de caracteres morfométricos como de datos genéticos.

La pesquería del camarón en el Pacífico mexicano comprende desde la zona del alto golfo de California, en el delta del río Colorado, hasta la frontera con Guatemala; incluye la costa occidental de Baja California Sur y prácticamente todos los sistemas lagunares (Dore y Frimodt, 1987).

Para fines del monitoreo de las poblaciones, esta pesquería se ha dividido en zonas que a su vez se dividen en subzonas que están evaluadas por los diferentes centros regionales de investigación pesquera: zona 10 (alto golfo, costas de Baja California y Sonora); zona 50 (bahía Magdalena y costa occidental de Baja California); zona 20 (costa de Sonora); zonas 30, 40 y 60 (costa de Sinaloa); zona 70 (costas de Jalisco, Colima y Michoacán); zona 80 (costas de Guerrero y Oaxaca) y zona 90 (golfo de Tehuantepec) (SAGARPA, 2009).

La pesquería del Pacífico mexicano sustenta aproximadamente el 60% de la producción global por pesca de camarón, y aunque dicha producción se encuentra conformada por 5 especies: *F. californiensis*, *Litopenaeus stylirostris*, *L. vannamei*, *F. brevirostris* y *L. occidentalis* (Martínez, 1993); el camarón café aporta el 40% de esta producción, seguido por *L. stylirostris* (40%) y *L. vannamei* (17%) (SEMARNAP, 2006). Sin embargo, mientras que estas 2 últimas especies tienen una producción extra por cultivo, la producción del camarón café está restringida exclusivamente a la pesca (Martínez, 1993).

La delimitación de las unidades de pesca de camarón en el Pacífico mexicano se basa principalmente en la geografía de la zona (SAGARPA, 2009), y considera la producción en conjunto de todas las especies que la constituyen. No obstante, algunos estudios genéticos con diferente cobertura realizados en las áreas de estudio, revelaron la existencia de poblaciones genéticamente discretas. En un estudio de la variación genética del camarón café mediante aloenzimas, Díaz-Jaimes et al. (2006) separan las poblaciones de la zona norte, representadas por las costas de Sinaloa, de las del sur, representadas por las costas de Oaxaca. Por su parte, De la Rosa-Vélez et al. (2000), quienes analizaron camarones de la misma especie en el golfo de California, señalan una tendencia a diferenciar genéticamente las poblaciones del alto golfo, de las poblaciones de la zona centro y sur del golfo de California.

No se ha corroborado si la división de las zonas delimitadas por la SAGARPA corresponde con posibles diferencias morfológicas que permitan establecer métodos accesibles que contribuyan al desarrollo de estrategias integrales para el manejo del recurso. La presente investigación tiene como objetivo evaluar si la demarcación de las unidades de pesca de camarón café, comparada con otras metodologías, corresponde a la diferenciación de algunos de los *stocks* de esta especie, definidos a partir de 18 variables morfométricas.

Materiales y métodos

Se recolectaron muestras de camarón café *F. californiensis* de una talla superior a 134.5 mm, para asegurarse que estuvieran en la fase adulta (Romero-Sedano et al., 2004;

Aragón-Noriega y Alcántara-Razo, 2005), en 4 localidades del Pacífico mexicano: Puerto San Carlos, Baja California Sur (n= 64); Mazatlán, Sinaloa (n= 50), Salina Cruz, Oaxaca (n= 32) y Puerto Madero, Chiapas (n= 31) (Cuadro 1). Dichas localidades coinciden con 4 de las zonas (50, 40, 80 y 90) delimitadas por la Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). Los organismos se obtuvieron mediante arrastres a una profundidad de 13.5 brazas en las campañas de observación en la época de veda correspondientes a 2007 y 2008 que realizó el Instituto Nacional de la Pesca, SAGARPA (Cuadro 1). En cada muestreo fueron seleccionados ejemplares completos, sin ninguna preferencia de sexo, y sólo se verificó la presencia de características diagnósticas de la especie para su identificación, tales como la carina gastro-frontal bien definida y la carina gastro-orbital con longitud al menos de 4/5 de la distancia entre la espina hepática y el margen orbital (Pérez-Farfante, 1988). Los individuos seleccionados fueron colocados individualmente en bolsas de plástico para proteger en lo posible las estructuras; se congelaron y transportaron al laboratorio de genética en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Las muestras de Puerto San Carlos fueron recolectadas directamente con los pescadores de pesca ribereña, que utilizan embarcaciones menores.

En cada organismo se registraron las medidas morfométricas empleadas en otros estudios con camarones peneidos (Díaz et al., 1995) y se incluyeron otras medidas que se consideraron similares a las registradas por dichos autores (Fig. 1); éstas fueron: longitud del rostro (LR); longitud del cefalotórax (LC); longitud entre el diente epigástrico y el primer diente rostral (LD); longitud de pedipalpos (LP); ancho del cefalotórax (AnC); longitud del primer segmento abdominal (LS1); altura del tercer segmento abdominal (AIS3); ancho del tercer segmento abdominal (AnS3); longitud del quinto segmento abdominal (flexionado) (LS5); altura del sexto segmento abdominal (AIS6); longitud del

Cuadro 1. Recolecciones del camarón café (*F. californiensis*) realizadas en el Pacífico mexicano

Localidad	n	Fecha	Coordenadas
P. San Carlos (Baja California)	64	3.X.2007	24°52' N, 111°52' O
Mazatlán (Sinaloa)	50	5.III.2008	23°59' N, 107°17' O
Salina Cruz (Oaxaca)	32	15.V.2007	15°52' N, 94°12' O
P. Madero (Chiapas)	31	15.V.2007	15°14' N, 93°16' O

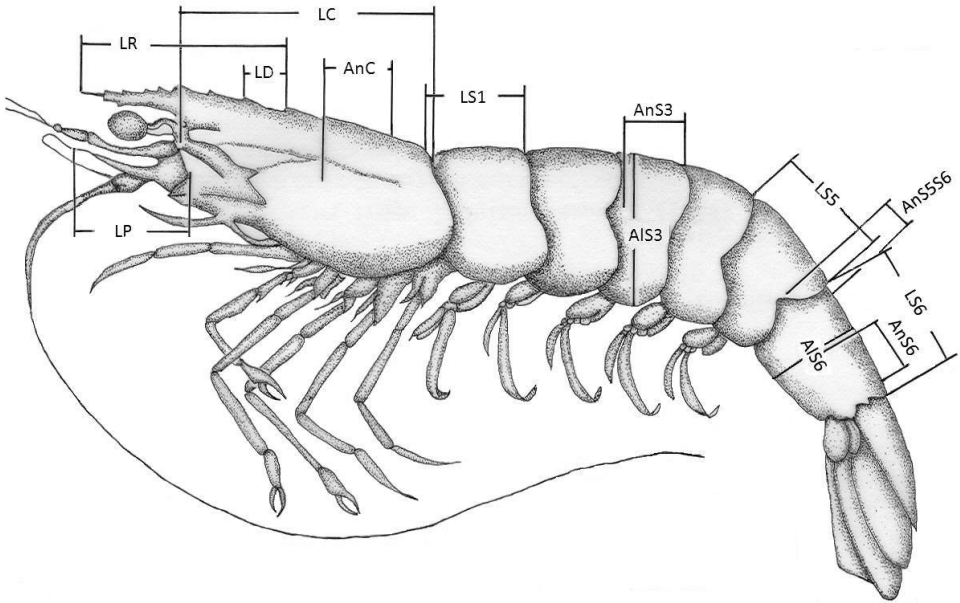


Figura 1. Medidas morfométricas registradas para el camarón café del Pacífico mexicano. Longitud del rostro (LR); longitud del cefalotórax (LC); longitud entre el diente epigástrico y el primer diente rostral (LD); longitud del pedipalpo (LP); ancho del cefalotórax (AnC); longitud del primer segmento abdominal (LS1); altura del tercer segmento abdominal (AIS3); ancho del tercer abdominal (AnS3); longitud del quinto segmento abdominal (LS5); altura del sexto segmento abdominal (AIS6); ancho del sexto segmento abdominal (AnS6) longitud del sexto segmento abdominal (LS6); ancho entre el quinto y sexto segmento abdominal (AnS5S6); longitud del rostro al telson (L); longitud de la espina antenal al último segmento abdominal (LV).

sexto segmento abdominal (LS6); ancho del sexto segmento abdominal (AnS6); ancho entre el quinto y el sexto segmento abdominal (AnS5S6); longitud del rostro al telson (L); longitud verdadera, de la espina antenal, al último segmento abdominal (LV); dientes dorsales (DD) y dientes ventrales (DV). Para las medidas se utilizó un vernier (± 0.005 cm), fueron tomadas por una sola persona y se siguió siempre un mismo criterio; el peso de los organismos se registró mediante una balanza granataria Sartorius (± 0.05 g).

Debido al traslado, algunos organismos presentaron ruptura del rostro, telson o pereópodos, por lo que no fueron considerados para la discriminación entre localidades, pero para la estimación de la variación morfológica sí fueron incluidos todos los organismos recolectados. Del mismo modo, para la muestra de Puerto San Carlos no fue posible registrar las medidas de peso y peso del abdomen; por ello, estas medidas sólo se consideraron para estimar la variación morfológica de cada localidad.

Análisis de datos. Se estimó la media, la desviación estándar y el coeficiente de variación para cada medición de las muestras respectivas; la estimación de la variación morfológica se realizó a partir del coeficiente de variación promedio (CV%) de todas las medidas por localidad y la confiabilidad de las estimaciones se verificó mediante la desviación estándar y la precisión.

A pesar de que sólo se consideraron organismos adultos, se realizaron análisis de ANOVA, utilizándose la LC y la L como variables de respuesta para comparar las tallas de los organismos en las diferentes muestras. Debido a que las tallas difirieron de manera significativa ($p < 0.05$), se emplearon proporciones de las distintas medidas corporales: LC/AnC; L/LC; LR/LC; LC/LP; LR/LD; LR/LP; AIS3/AnS3; AIS3/LS1; LS5/AnS5S6; LS6/AnS5S6, LS6/AIS6 y L/LV. Estas proporciones se estandarizaron con la media y la desviación estándar de todos los datos (Freund y Walpole, 1990).

Para descartar que la diferenciación de las muestras se viera influida por las diferencias entre los sexos y/o tamaño de los organismos, únicamente se consideraron aquellas proporciones para las cuales no existieron diferencias significativas entre sexos; para ello, se realizó una prueba de *t* para cada una de las proporciones y sólo se consideraron aquellas proporciones que no presentaran una correlación (*r*), relevante con la longitud total (L) (Turan et al., 2006). Las variables de DD y DV se incluyeron al análisis sólo estandarizadas.

Dado que las variables fueron transformadas, sólo se consideró relevante la correlación con la talla cuando el coeficiente de correlación mostró un valor mayor a 0.33, debido al énfasis que Pearson (1897) y Kronmal (1993) ponen en que 2 variables que son independientes entre sí pueden presentar un valor de correlación alto porque

cada una de ellas presenta una relación significativa con una tercera variable, lo que al parecer, pudo presentarse en este caso, pues tanto la talla, como el valor de la proporción tienen relación con la variable que se utiliza como el denominador de la proporción. Por otro lado, las correlaciones espurias también pueden presentarse cuando 2 o más grupos de observaciones que relacionan 2 variables independientes se analizan simultáneamente. Para estimar el coeficiente de correlación en el análisis que aquí se presenta, se tomaron en cuenta las 4 localidades, las cuales mostraron tamaños significativamente diferentes.

Empleando las proporciones previamente seleccionadas se realizó un análisis discriminante para evaluar el grado de diferenciación entre las distintas localidades. A partir de este análisis, también se determinaron las variables que tuvieron mayor contribución en la separación de los sitios geográficos. Las diferencias estadísticas fueron revisadas mediante un MANOVA (Hair et al., 1989). Cada organismo fue asignado a un grupo determinado cuyo centroide se encontrara a una menor distancia. Los porcentajes correctos de clasificación fueron calculados para evaluar la eficiencia del análisis discriminante.

Para verificar que el uso de las proporciones seleccionadas en el análisis discriminante no presentase algún problema de correlación con las diferencias de talla entre las localidades, se realizó un análisis de componentes principales utilizando las 16 variables originales, y con dichas componentes, que tienen la ventaja de ser ortogonales, se realizó otro análisis discriminante. Tanto el análisis de las proporciones, descrito inicialmente, como el de los componentes principales tuvieron los mismos resultados; sin embargo, se optó por presentar los resultados del análisis empleando las proporciones, dado que al utilizarlas la interpretación de las variables que más contribuyen a la diferenciación entre localidades es más directa.

Puesto que las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero exhibieron tamaños de muestra menores, para descartar que ello pudiera influir en el incremento de los errores en la reclasificación, primero se realizó el mismo análisis, sustrayendo la localidad de Salina Cruz, y posteriormente un tercer análisis en el que se excluyó la de Puerto Madero.

Las componentes canónicas producidas por el análisis discriminante de las proporciones (Hair et al., 1989) se utilizaron para identificar las variables con mayor contribución a la diferenciación entre las 4 localidades. Las distancias de Manhattan entre los centroides de las muestra se calcularon con los valores de estas componentes canónicas. A partir de las distancias de Manhattan entre pares de muestras se construyó un dendrograma mediante el método de agrupamiento UPGMA (Tzeng et al., 2001). Todos los análisis fueron realizados con el software JMP versión 7.0.

Resultados

La talla promedio de los organismos difirió de manera significativa ($p < 0.05$) entre localidades. Los organismos con la menor longitud correspondieron a la localidad de Salina Cruz ($L = 14.78 \text{ cm} \pm 0.53 \text{ cm}$; $LC = 3.78 \text{ cm} \pm 0.12 \text{ cm}$), seguidos de los de Puerto Madero ($L = 15.05 \text{ cm} \pm 0.60 \text{ cm}$; $LC = 3.86 \text{ cm} \pm 0.15 \text{ cm}$) y Mazatlán ($L = 16.05 \text{ cm} \pm 2.5 \text{ cm}$; $LC = 4.03 \text{ cm} \pm 0.42 \text{ cm}$) y los de mayor talla se encontraron en Puerto San Carlos ($L = 16.10 \text{ cm} \pm 1.42 \text{ cm}$; $LC = 4.04 \text{ cm} \pm 0.49 \text{ cm}$).

La localidad de Mazatlán mostró la mayor variación morfológica, con un coeficiente de variación promedio de 12.18% (desviación estándar (S) = 5.79; precisión (δ) = 1.60) seguida de la localidad de Puerto San Carlos con un coeficientes de variación promedio de 10.31% ($S = 2.13$; $\delta = 0.52$). Las localidades del sureste, Salina Cruz y Puerto Madero, fueron las muestras más homogéneas, presentando los más bajos valores en sus coeficientes de variación promedio (promedio = 5.43%; $S = 2.86$; $\delta = 0.99$ y promedio = 5.19%; $S = 2.61$; $\delta = 0.92$, respectivamente).

De todas las proporciones ensayadas únicamente 7 cumplieron con las condiciones de no presentar diferencias significativas entre los sexos y no presentar una alta correlación con la talla de los organismos: LC/AnC ($p = 0.1630$, $r = 0.32$); LR/LD ($p = 0.1836$, $r = 0.03$); LR/LP ($p = 0.2898$, $r = 0.19$); $AlS3/AnS3$ ($p = 0.8558$, $r = 0.18$); $AlS3/LS1$ ($p = 0.9484$, $r = 0.02$); $LS6/AnS5S6$ ($p = 0.1008$, $r = 0.07$) y L/LV ($p = 0.108$, $r = 0.04$), además del DD ($p = 0.1008$, $r = 0.11$) y DV ($p = 0.7118$, $r = 0.06$).

Las proporciones $AlS3/LS1$, $AlS3/AnS3$, LR/LD y LC/AnC fueron las variables que más contribuyeron a la discriminación entre las 4 localidades, mostrando en las funciones discriminantes los coeficientes con mayores valores (Cuadro 2). Las 2 primeras corresponden a características de la forma del abdomen, dado que consideran la longitud, el ancho y el largo de los segmentos abdominales tercero y primero, mientras que las segundas, corresponden a la forma del cefalotórax, dado que consideran la longitud con respecto al ancho del cefalotórax y la longitud total del rostro con respecto a la distancia entre los últimos 2 dientes.

Las diferencias estadísticas entre los grupos fueron sustentadas por un MANOVA ($p < 0.0001$).

En el análisis de las 4 localidades, la matriz de clasificación correcta mostró un porcentaje correcto de clasificación global superior al 70%. Las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero presentaron los menores valores (58 y 68% respectivamente); Mazatlán, un valor moderado de (70%), mientras que Puerto San Carlos presentó el más alto (83%; Cuadro 3). Cuando la muestra de Salina Cruz se excluyó del análisis, 2 de los 25 organismos

Cuadro 2. Coeficientes de las funciones discriminantes para las proporciones de medidas morfométricas de 4 recolecciones del camarón café del Pacífico mexicano

Variable	Puerto San Carlos	Mazatlán	Salina Cruz	Puerto Madero
Constante	5.3114	2.3097	1.4101	2.6659
DD	0.9642	0.3231	-1.2819	-1.3689
DV	0.1708	-0.3621	0.6795	0.2961
LC/AnC	-1.9863	2.0831	0.0901	0.3086
LR/LD	0.3838	1.2818	2.6139	4.1237
LR/LP	-0.1283	-0.8206	-0.8974	-2.0266
AlS3/AnS3	4.6950	-0.5070	2.5868	2.6306
AlS3/LS1	11.6096	2.0066	2.9605	5.9832
LS6/AnS5S6	0.1695	2.5173	0.0407	-0.1351
L/LV	-0.2511	0.2579	-0.3799	-0.7362

de Puerto Madero fueron clasificados erróneamente en Puerto San Carlos y 2 en Mazatlán. Puerto Madero tuvo un porcentaje correcto de reclasificación de 84%, Puerto San Carlos de 82.7% y Mazatlán de 75%. Mientras que al excluir Puerto Madero del análisis, de los 26 organismos de Salina Cruz, 2 fueron clasificados incorrectamente en Puerto San Carlos y 1 en Mazatlán. Salina Cruz tuvo un porcentaje correcto de reclasificación de 88.5%, Puerto San Carlos de 86.5% y Mazatlán de 77.5%.

La primera componente canónica para el análisis discriminante con las 4 localidades contabilizó 52% de la variación total de los datos y permitió diferenciar las localidades de Puerto San Carlos y Mazatlán, mientras que las localidades ubicadas en el golfo de Tehuantepec, Salina Cruz y Puerto Madero no se diferenciaron. La segunda componente canónica contabilizó el 34% de la variación total de los datos y únicamente hizo la diferenciación de las localidades en 2 grupos, uno formado por Puerto San Carlos y Mazatlán y otro por Salina Cruz y Puerto Madero (Fig. 2).

La localidad de Puerto San Carlos se caracterizó por presentar altos valores para la proporción LC/AnC y bajos valores para las proporciones $AlS3/AnS3$ y $AlS3/LS1$. Mientras que la localidad de Mazatlán se caracterizó por presentar el patrón inverso, bajos valores para la proporción LC/AnC y altos valores para las proporciones $AlS3/AnS3$ y $AlS3/LS1$. Las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero no se pudieron diferenciar, ambas presentan altos valores para las proporciones LR/LP , L/LV y $LS6/AnS5S6$ y bajos valores para la proporción LR/LD (Fig. 2).

El dendrograma mostró que las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero forman un grupo morfológico más similar con respecto a los otros sitios. La localidad de Mazatlán que se agrupa en seguida sería la más cercana a este grupo y la localidad de Puerto San Carlos sería una localidad más distinta (Fig. 3).

Cuadro 3. Clasificación de los individuos en cada localidad a partir del análisis discriminante. Individuos correctamente clasificados en la diagonal

	<i>PSC</i>	<i>Mzt</i>	<i>SC</i>	<i>PM</i>	<i>Total clasificados</i>	<i>Clasificados correctamente</i>
Puerto San Carlos	43 (89.6%)	2 (4.2%)	2 (4.2%)	1 (2.1%)	48	43 (89.6%)
Mazatlán	1 (3.2%)	28 (90.3%)	1 (3.2%)	1 (3.2%)	31	28 (90.3%)
Salina Cruz	5 (15.6%)	6 (18.8%)	15 (46.9%)	6 (18.8%)	32	15 (46.9%)
Puerto Madero	3 (9.4%)	4 (12.5%)	8 (25%)	17 (53.1%)	32	17 (53.1%)
Total					143	103 (72.03%)

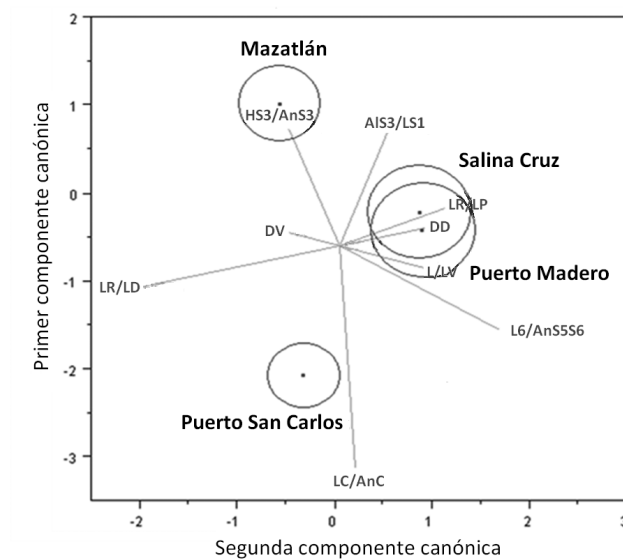


Figura 2. Primera y segunda componentes canónicas del análisis discriminante de la morfometría del camarón café de 4 localidades en el Pacífico mexicano.

Discusión

En estudios previos se ha sugerido que los bajos valores de variación morfológica intrapoblacional son indicadores de grupos fenotípicamente homogéneos (Ferrito et al., 2007; Konan et al., 2010). Esto coincide con los resultados del presente estudio, donde los coeficientes de variación promedio para todos los grupos registraron valores menores de 13% y el análisis discriminante apoyó que los organismos que integran una muestra corresponden a un grupo morfológicamente homogéneo. Dichos grupos podrían estar asociados a distintos *stocks*, aunque las localidades de Puerto Madero y Salina Cruz podrían albergar individuos provenientes de una misma unidad, dada su similitud morfológica.

Las funciones canónicas del análisis discriminante mostraron que la localidad de Mazatlán se caracterizó por presentar altos valores para las proporciones AIS3/AnS3 y AIS3/LS1, lo que sugiere que los camarones en esta área presentan una mayor masa muscular. El litoral de Sinaloa,

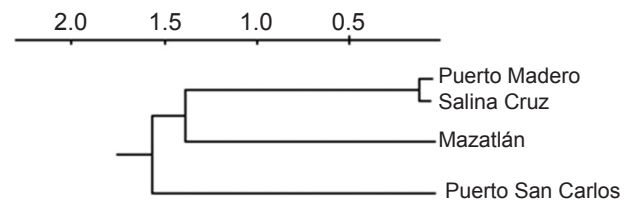


Figura 3. Patrones de similitud morfo métrica entre camarones de 4 localidades del Océano Pacífico (distancias de Manhattan, método UPGMA).

donde se ubica la localidad de Mazatlán, se caracteriza por la presencia de zonas importantes de afloramiento. Lo anterior se debe a que la termoclina se ubica a muy baja profundidad y permite que los nutrientes provenientes de la descomposición de materia orgánica suban a la superficie y al ser utilizados por el fitoplancton, éste incrementa su presencia de manera considerable (Alfaro y Lizano, 2001). El fitoplancton constituye el primer eslabón en las cadenas alimenticias de los ecosistemas acuáticos y su incremento repercute directamente en los siguientes niveles tróficos. Esta es la razón de que muchas pesquerías, incluso la del camarón, alcancen los mayores valores de producción en dicha área (SEMARNAP, 2006). En las costas de Pacífico mexicano se presenta este fenómeno en 2 regiones; una es precisamente la costa frente a Mazatlán y la otra es el golfo de Tehuantepec, donde se presenta con menor intensidad (Alfaro y Lizano, 2001). Probablemente los camarones en las costas de Mazatlán exhiben mayor masa muscular debido a que habitan una región altamente productiva.

La localidad de Puerto San Carlos se caracterizó por presentar los valores más altos para la proporción LC/AnC, la cual está relacionada con la forma del cefalotórax. En contraste, la localidad de Mazatlán mostró los valores más bajos para la proporción LC/AnC. Se sabe que la forma del cefalotórax representa un fuerte componente filogenético, con valores constantes para cada especie (Pérez-Farfante, 1988); por ello, se puede suponer que esta característica se encuentre ligada a la expresión de características genéticas en los camarones. De manera similar las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero, que fueron caracterizadas por pre-

sentar bajos valores para la proporción LR/LD relacionada con la longitud del rostro, podrían estar diferenciándose de las otras por un componente genético, dado que la longitud del rostro es también una característica diagnóstica utilizada para la diferenciación entre especies de camarones (Pérez-Farfante, 1988).

Estos resultados aportan evidencia en el sentido de que la variación morfológica en los camarones podrían presentar un componente tanto ambiental como genético, lo cual también ha sido evidenciado en otros estudios basados en la variación morfológica de *Aphanius fasciatus* (Ferritro et al., 2007) y *Macrobrachium vollenhovenii* (Konan et al., 2010).

La diferenciación entre las localidades fue corroborada por los altos valores de correcta reclasificación obtenidos con el análisis discriminante para las localidades de Puerto San Carlos y Mazatlán, no siendo así para las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero, las cuales mostraron porcentajes bajos de reclasificación correcta.

Los errores de clasificación en el análisis discriminante pueden atribuirse a 3 causas: 1), la exclusión de variables explicativas para la discriminación de los grupos; 2), la alta variación de los grupos y 3), la cercanía entre los centroides de grupos diferentes (Hair et al., 1989). En este estudio, para la discriminación de todas las localidades, fueron empleadas las mismas proporciones; si se hubiese excluido información importante para esta diferenciación se esperarían que todas ellas presentaran porcentajes de error de clasificación similares (Rawlings, 1988) y solamente Salina Cruz y Puerto Madero mostraron altos porcentajes de error en la clasificación. Por otro lado, la variación promedio de los puntos con respecto al centroide fue muy similar para todas las localidades, incluso Salina Cruz y Puerto Madero presentaron la menor variación morfológica, a pesar de tener los tamaños de muestra más pequeños; de hecho, en los análisis donde se excluyeron estas localidades, se pudo corroborar que con estos mismos tamaños de muestra las funciones discriminantes presentaban en la reclasificación una eficiencia mayor que Puerto San Carlos y Mazatlán que contaron con tamaños de muestra mayores; por lo cual, se pudo inferir que la causa de los errores de reclasificación no puede ser el tamaño de muestra ni la variación.

El punto más importante a considerar para este análisis es la distancia entre los centroides de los grupos. Si los centroides de 2 grupos son muy cercanos uno del otro, los datos sobre a cuál grupo pertenecen realmente pueden confundirse y, en tal caso, los errores de reclasificación se incrementan (Reyment et al., 1984; Hair et al., 1989). Es posible incluso, que no se trate de grupos diferentes, sino de un único grupo con un centroide intermedio. Por esta razón, en los análisis donde se excluyen los datos de Salina Cruz y Puerto Madero las funciones discriminantes de las poblaciones se realizan de manera muy eficaz, no sucediendo así cuando

las 4 localidades aparecen juntas. En el caso de Salina Cruz los porcentajes correctos de reclasificación descienden de 88.5% a 58%; y en el caso de Puerto Madero de 84.0% a 68%. Lo que hace que los errores de reclasificación para la muestra de Salina Cruz se incrementen es la presencia de la muestra de Puerto Madero, y lo mismo sucede con esta última, sus errores de reclasificación se incrementan por la presencia de la muestra de Salina Cruz, lo cual se debe a que son muestras morfológicamente muy parecidas. Puerto San Carlos y Mazatlán presentaron baja dispersión y sus centroides se localizaron alejados; por ello los valores correctos de reclasificación fueron altos (Reyment et al., 1984).

En especies con limitada capacidad de dispersión y rangos amplios de distribución, como el camarón café (Martínez, 1993), la distancia puede constituir una barrera para el flujo genético entre las poblaciones (Slatkin, 1993). Así el agrupamiento por el método UPGMA agrupó a las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero con una distancia mínima entre la distancia de sus centroides, evaluados a partir de las variables canónicas, y también una distancia geográfica mínima entre ellas. En seguida fue agrupada la localidad de Mazatlán como la localidad morfológicamente más similar a las anteriores y finalmente la localidad de Puerto San Carlos, que resultó la localidad que más diferencias morfológicas mostró respecto del resto, y es además, la más distante geográficamente. Esto nos aporta evidencia de la presencia de una variación morfológica en función de la distancia geográfica (Turan et al., 2006; Konan et al., 2010).

La similitud morfológica entre las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero está relacionada con su proximidad geográfica, de ahí que se sugiera que ambas localidades podrían pertenecer a un mismo *stock*, mientras que Puerto San Carlos y Mazatlán, al exhibir altos porcentajes correctos de reclasificación de sus individuos, podrían constituir unidades de pesca independientes.

La subdivisión morfológica de las localidades del camarón café, encontrada en este estudio, corresponde con la que registran Díaz-Jaimes et al. (2006), quienes con base en análisis genéticos diferenciaron las poblaciones de la costa de Oaxaca y de la costa de Sinaloa, y atribuyen al patrón de corrientes y a la existencia de lagunas costeras la causa principal de dicha diferenciación. Asimismo, las diferencias genéticas registradas por De la Rosa-Vélez et al. (2000) parecen obedecer a los patrones de circulación predominantes en el golfo de California, los cuales incluyen la presencia de una serie de giros en la zona de islas del golfo (Lavín et al., 1997).

También la diferenciación morfológica de *F. californiensis* encontrada en el Pacífico mexicano coincide con la división geográfica que el Instituto Nacional de la Pesca ha establecido para el estudio de la pesquería del camarón. Puerto San Carlos corresponde a la zona 50, la localidad

de Mazatlán corresponde a la zona 30 y las localidades de Salina Cruz y Puerto Madero corresponden a la zona 80.

Agradecimientos

Al Biol. Oswaldo Morales director del CRIP de Salina Cruz y al Dr. Juan Madrid del CRIP de Mazatlán por proporcionar los organismos. A Rosendo Martínez, dibujante de la Facultad de Ciencias, UNAM, por el esquema del camarón. Este proyecto es parte del proyecto de doctorado de María de Lourdes Barbosa-Saldaña apoyado por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT; asimismo, se recibió apoyo adicional de los proyectos PAPIT IN208408 y IN221910.

Literatura citada

- Alfaro, E. J. y O. G. Lizano. 2001. Algunas relaciones entre las zonas de surgencia del Pacífico Centroamericano y los Océanos Pacífico y Atlántico Tropical. *Revista de Biología Tropical* 49 Supl. 2:85-193.
- Allendorf, F. W., N. Ryman y F. M. Utter. 1987. Genetics and fishery management: past, present and future. *In* Population genetics and fishery management, N. Ryman y F. M. Utter (eds.). University of Washington Press, Seattle. p. 1-19.
- Aragón-Noriega, E. A. y E. Alcántara-Razo. 2005. Influence of sea surface temperature on reproductive period and size at maturity of brown shrimp (*Farfantepenaeus californiensis*) in the Gulf of California. *Marine Biology* 146:373-379.
- Begg, G. A., K. D. Friedland y J. B. Pearce. 1999. Stock identification and its role in stock assessment and fisheries management: an overview. *Fisheries Research* 43:1-8.
- Cadrin, S. X. y K. D. Friedland. 1999. The utility of image processing technique for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research* 43:129-139.
- Carvalho, G. R. y L. Hauser. 1994. Molecular genetics and the stock concept in fisheries. *Reviews of Fish Biology and Fisheries* 4:326-350.
- De la Rosa-Vélez, J., R. Escobar-Fernández, F. Correa, M. Maqueda-Cornejo y J. De la Torre-Cueto. 2000. Genetic structure of two commercial penaeids (*Penaeus californiensis* and *P. stylirostris*) from the Gulf of California, as revealed by allozyme variation. *Fishery Bulletin* 98:674-683.
- Díaz-Jaimes, P., M. L. Barbosa-Saldaña y M. Uribe-Alcocer. 2006. Allozyme variation in Eastern Pacific brown shrimp *Farfantepenaeus californiensis* populations. *Fisheries Science* 72:696-698.
- Díaz, R., M. E. Márquez, G. Espinosa y V. Berovides. 1995. Estudio morfométrico y electroforético de tres especies de camarones penaeidos comerciales en cultivo. *Revista de Investigaciones Marinas* 16:83-88.
- Dore, I y C. Frimodt. 1987. An illustrated guide to shrimp of the world. Van Nostrand Reinhold, New York. 229 p.
- Ferrito, V., M. C. Mannino, A. M. Pappalardo y C. Tigano. 2007. Morphological variation among populations of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Teleostei, Cyprinodontidae) from the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 70:1-20.
- Freund, J. E. y R. E. Walpole. 1990. Estadística matemática con aplicaciones. Prentice Hall, México, D. F. 622 p.
- Hair, J. E., R. E. Anderson, R. L. Tatham y W. C. Black. 1989. Multivariate data analysis. Prentice Hall, New Jersey. 730 p.
- Hedgecock, D. 1994. Temporal and spatial genetics structure of marine animal populations in the California current. *CalCOFI Reports* 35:73-81.
- Konana, K. M., A. B. Adépo-Gourène, A. Ouattara, W. D. Nyingy y G. Gourène. 2010. Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers. *Fisheries Research* 103:1-8.
- Kronmal, R. 1993. Spurious correlation and the fallacy of the standard ratio revisited. *Journal of the Royal Statistical Society* 156:379-392.
- Kumpf, H. E., R. N. Vaught, C. B. Grimes, A. G. Johnston y E. L. Nakamura. 1987. Proceedings of the stock identification workshop. NOAA Technical Memorandum NMFS-SEFC-199. US Department of Commerce, Washington, D.C. 228 p.
- Martínez, C. L. R. 1993. Camaronicultura. AGT, México, D. F. 233 p.
- Lavín, M. F., E. Beber y A. Badan 1997. Estructura hidrográfica y circulación del golfo de California: escalas estacional e interanual. Contribuciones a la oceanografía física en México, Monografía 3. Unión Geofísica Mexicana, México, D. F. 141-171 p.
- Mustafa, S. y R. A. Rahman. 1999. Marine genetic resources and sustainable fisheries management. *In* Genetics in sustainable fisheries management, S. Mustafa (ed.). Fishing News, Oxford. p. 75-98.
- Pearson, K. 1897. Mathematical contributions to the theory of evolution – on the form of spurious correlation which may arise when indices are used in the measurements of organs. *Proceedings of the Royal Society of London* 60:268-286.
- Pérez-Farfante, I. 1988. Illustrated key to penaeid shrimps of commerce in the Americas. NOAA Technical report NMFS 64, US Department of Commerce, Washington, D.C. 32 p.
- Rawlings, J. O. 1988. Applied regression analysis: a research tool. Wadsworth & Brooks/ Cole Advanced Books & Software, Pacific Grove, California. 553 p.
- Reyment, R. A., R. E. Blackith y N. A. Campbell. 1984. Multivariate morphometrics. Academic, New York. 233 p.
- Romero-Sedano, J. C., E. A. Aragón-Noriega, M. M. Manzano-Sarabia, C. A. Salinas-Zavala y A. R. García-Juárez. 2004. Periodo reproductivo del camarón café *Farfantepenaeus californiensis* (Holmes, 1900) en la laguna costera de Agiabampo, Sonora/Sinaloa, México. *Ciencias Marinas*

- 30:465-475.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2009. Resultados del análisis de las poblaciones de camarón del litoral del Pacífico para implementar la veda durante el 2009. Informe de investigación. Dirección General de Investigación Pesquera en el Pacífico Norte, SAGARPA, México, D. F. 46 p.
- SEMARNAP (Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca). 2006. Anuario estadístico de pesca 2006. México, D. F. 265 p.
- Slatkin, M. 1993. Isolation by distance in equilibrium and non-equilibrium populations. *Evolution* 47:264-279.
- Somerton, D. A. 1981. Regional variation in the size of maturity of two species of tanner crab (*Chionoecetes bairdi* and *C. opilio*) in the eastern Bering Sea, and its use in defining management subareas. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:163-174.
- Somerton, D. A. y R. S. Otto. 1986. Distribution and reproductive biology of the golden king crab, *Lithodes aequispina* in the eastern Bering Sea. *Fishery Bulletin* 84:571-584.
- Turan, C., M. Oral, B. Öztürk y E. Düzgünes. 2006. Morphometric and meristic variation between stocks of Bluefish (*Pomatomus saltatrix*) in the Black, Marmara, Aegean and northeastern Mediterranean Seas. *Fisheries Research* 79:139-147.
- Tzeng-D, D., C. S. Chiu y S. Y. Yeh. 2001. Morphometric variation in red-spot prawn (*Metapenaeopsis barbata*) in different geographic waters off Taiwan. *Fisheries Research* 53:211-217.
- Wallace, R. K. y K. M. Fletcher. 2001. Understanding fisheries management. Mississippi-Alabama Sea Grant Consortium. 62 p.
- Ward, R. D. 2006. The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research* 80:9-18.



A new genus and two new species of Neotropical Myodochini (Hemiptera: Heteroptera: Rhyparochromidae)

Un género y dos especies nuevos de Myodochini neotropicales (Hemiptera: Heteroptera: Rhyparochromidae)

Pablo M. Dellapé

División Entomología, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque, B1900FWA La Plata, Argentina.

✉ pdellape@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract. A new genus and 2 new species of Neotropical myodochines are described from Trinidad and Tobago, and Peru. Each species is diagnosed and described, and adult photographs and illustrations of the male genitalia are provided to facilitate identification. The studied specimens are deposited in the American Museum of Natural History (AMNH, New York, USA), and Museo de La Plata (MLP, La Plata, Argentina).

Key words: *Myodacanthus trinidadensis*, *M. williamsi*, Peru, Trinidad and Tobago.

Resumen. Se describe un género nuevo y 2 especies nuevas de Myodochini neotropicales de Trinidad y Tobago y de Perú. Se proporciona una diagnosis y la descripción de cada especie y se muestran fotografías de los adultos e ilustraciones de los genitales masculinos para facilitar su identificación. Los ejemplares estudiados están depositados en el American Museum of Natural History (AMNH, New York, USA) y en el Museo de La Plata (MLP, La Plata, Argentina).

Palabras clave: *Myodacanthus trinidadensis*, *M. williamsi*, Perú, Trinidad y Tobago.

Introduction

Myodochini are the most diverse tribe of Rhyparochromidae, the largest family of Lygaeoidea, in the Neotropical region. During the last decade, several new taxa have been described from Central and South America (Cervantes and Pacheco, 2003; Dellapé, 2003, 2008a, b, 2010; Cervantes, 2004, 2005; Dellapé and Melo, 2004, 2005, 2008; Cervantes and Gámez-Virués, 2005; Dellapé and Coscarón, 2005; Dellapé and Montemayor, 2008, 2011; Dellapé and Henry, 2010; Brailovsky and Cervantes, 2011), and many remain undescribed in the most important collections of the world. Members of the tribe are generally found on the ground, living in litter below plants, although some arboreal taxa are also known (Cervantes and Pacheco, 2003, Dellapé and Henry, 2010; Dellapé and Montemayor, 2011).

In this contribution, a new genus and 2 new species of myodochines from Trinidad and Tobago, and Peru are described. Each species is diagnosed and described; adult photographs and illustrations of male genitalia are provided to facilitate identification.

Materials and methods

Acronyms used for institutions cited in the paper are AMNH (American Museum of Natural History, New York, USA) and MLP (Museo de La Plata, La Plata, Argentina). Measurements are given in millimeters.

Descriptions

Myodacanthus gen. nov.

Type species: *Myodacanthus trinidadensis* Dellapé, sp. nov.

Diagnosis. Pruinose. Vertex flattened; juga rounded; postocular distance slightly shorter than interocellar space; pygophore: anterior margin of dorsal aperture with small denticles; aedeagus: conjunctiva with large spines, vesica with lobes ending in stout spines, and gonoporal process thin and long.

Description. Pilose. Head slightly elongate behind eyes, forming a short neck; vertex flattened, buccular juncture V-shaped close to rostral insertion; eyes oval; juga rounded. Pronotum punctate, with punctures slightly larger on posterior pronotal lobe; lateral margins of both pronotal lobes rounded; collar well delimited, but without a posterior sulci; anterior pronotal lobe pruinose

except for shiny shagreened irregular patches, posterior pronotal lobe pruinose. Scutellum and hemelytra pruinose. Hemelytra with small well defined punctures. Clavus with 3 rows of punctures, and a partial fourth between inner and median rows on distal three-quarters. Evaporative area extensive, covering all of metapleural area, except dorsal one quarter or less; mesepimeron emergent to enclosed. Procoxa with 1 spine; protrochanter unarmed; profemur incrassate, with 2 rows of spines on distal half filled in between with minute spines; protibia straight, with numerous minute tubercles over entire ventral surface; male mesofemur unarmed. Pygophore: anterior margin of dorsal aperture with small denticles. Aedeagus: Conjunctiva with large spines, vesica with lobes ending in stout spines, gonoporal process thin and long.

Etymology. The generic name is based on the prefix “myod” for the tribal name Myodochini and the Greek word *akanthos*, meaning spinose. Gender masculine.

Remarks. *Myodacanthus* runs to couplet 34 in Harrington’s (1980) key to the Myodochini of the world, where the genus *Pamerana* is identified. *Pamerana* Distant is an Oriental and Palearctic genus whose species have the posterior edge of the pygophore with a marked deep median groove and an unspined aedeagus. The morphology of the male genitalia relates the species of *Myodacanthus* to *Catenes australis* Dellapé and Melo, 2008. After Harrington’s analysis *Catenes* Distant was related with the long-legged rapid running forms including *Heraeus* Stål, *Myodocha* Latrielle and *Orthaea* Dallas, but Dellapé and Melo (2008) stated that the spined aedeagus of *Catenes australis* separates *Catenes* from this group and the phylogenetic relationships of the genus remain uncertain.

The condition of the mesepimeron, emergent or enclosed, between the mesepisternum and metepisternum is generally constant among the species of any genera in Myodochini, but in this case the only specimen known of *Myodacanthus williamsi* n. sp. shows a mesepimeron emergent and the specimens of *Myodacanthus trinidadensis* n. sp. show a variable condition from a mesepimeron barely emergent to a mesepimeron clearly enclosed. Several characters from the external morphology and male genitalia allowed considering both species cogenetic.

***Myodacanthus trinidadensis* sp. nov.** (Figs. 1, 2a-j)

Diagnosis. Antenna elongate, pedicel long, longer than basiflagellomere, that is slightly widening towards apex; antenniferous tubercles slightly divergent in dorsal view; and pygophore (Figs. 2a-d) with a characteristic shape in dorsal view, with a rounded protuberance distally.



Figure 1. *Myodacanthus trinidadensis* sp. nov.

Description. Male holotype (Fig. 1). Total length: 8.13. Head black; with abundant short, decumbent, silvery setae, and long erect setae. Head length: 1.29; width: 1.23; anteocular length 0.64; postocular length 0.24. Antenniferous tubercles slightly divergent in dorsal view. Interocular space: 0.63. Eyes with long setae between ommatidia. Ocelli located behind posterior margin of eyes, closer to collar than to eyes. Interocellar space: 0.31. Rostrum surpassing procoxae, segment I and II light brown, III and IV darker; with sparse semierect setae. Rostral segment lengths: I 0.75; II 0.83, III 0.59; IV 0.43. Antenna: scape, pedicel and basiflagellomere distally, and distiflagellomere brown; rest of pedicel and basiflagellomere light brown; distiflagellomere with a subbasal yellowish band about one third of segment length; scape stout, basiflagellomere slightly widening towards apex; with abundant short decumbent setae, and erect setae longer on pedicel and basiflagellomere. Antennal lengths: scape 0.95; pedicel 1.90; basiflagellomere 1.60; distiflagellomere 1.70.

Anterior pronotal lobe black; posterior pronotal lobe dark brown; humeral angles pale brown laterally; pronotal disk and scutellum with abundant short, decumbent and semierect, silvery setae, and long erect setae, shorter on posterior pronotal lobe. Collar length 0.18; anterior

lobe length 0.95; posterior lobe length 0.75. Collar width 0.85; anterior lobe width 1.43; posterior lobe width 2.15. Scutellum dark brown, paler towards apex. Hemelytra brown, with abundant short erect setae, slightly shorter than those on posterior pronotal lobe. Clavus brown, except for a rounded pale brown macula subapically on outer margin. Corium brown, except anterior two-thirds of lateral margins, a small rounded macula medially, and a subapical irregular macula pale yellowish; outer margin of corium slightly concave and crenulate on

anterior two-thirds. Membrane fuscous, with a small macula adjacent to apex of corium, veins partially and a small subapical macula whitish. Mesepimeron barely emergent. Pleura black, punctate, with abundant short, decumbent or semierect, silvery setae. Legs: coxae, protrochanters, profemora (except distally), a subapical band of meso- and metafemora dark brown; apex of meso- and metafemora, base of tibiae, tarsi distally and pretarsi infuscated with brown; rest of legs light brown. Legs with abundant, semierect and erect silvery

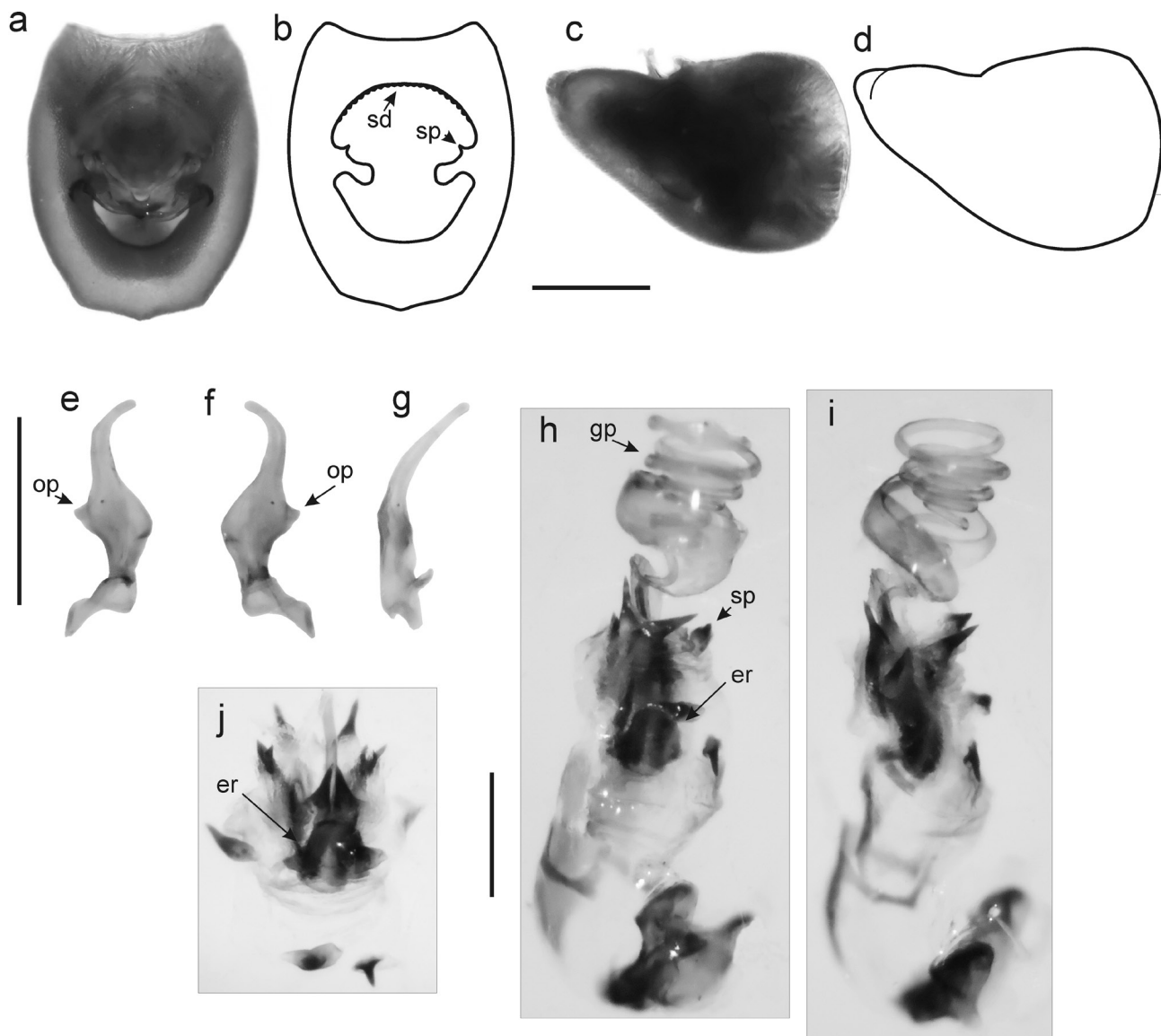


Figure 2. *Myodacanthus trinidadensis* sp. nov. Male genitalia: (a-d) pygophore: (a), dorsal view; (b), schematic drawing of dorsal view; (c), lateral view; (d), schematic drawing of lateral view. (e-g) right paramere: (e), inner view; (f), outer view; (g), posterior view. (h-j) aedeagus: (h), anterior view; (i), lateral view; (j), detail of ejaculatory reservoir and spines, anterior view. Abbreviations, er: ejaculatory reservoir; gp: gonoporal process; op: outer projection; sd: small denticles on anterior margin of dorsal aperture; sp: spine. Scale line 0.5 mm.

setae, longer on profemora. Abdomen brown, with abundant short decumbent silvery setae, and sparsely long erect setae. Male genitalia: pygophore (Figs. 2a-d): characteristic shape in dorsal view, anterior margin of dorsal aperture rounded with small denticles, with a small spine before inner projections which are long and digitiform; in lateral view, elongate with dorsal margin horizontal (Figs. 2c, d). Parameres (Figs. 2e-g): blade curved, outer projection thumb-like, relatively small. Aedeagus (Figs. h-j): conjunctiva with 2 large spines anteriorly, vesica with partially sclerotized lobes ending in a stout spine.

Female. Similar to male in all aspects.

Measurements of male and female paratypes (measurements: range [n= 5 ♂ 8 ♀], followed by mean): total length 7.88-8.13, 8.04; 8.00-8.50, 8.17. Head: length 1.21-1.31, 1.25; 1.25-1.42, 1.35; width 1.14-1.19, 1.17; 1.20-1.32, 1.26; anteocular distance 0.63-0.65, 0.64; 0.63-0.68, 0.66; postocular distance 0.21-0.23, 0.22; 0.19-0.24, 0.21; interocular space 0.56-0.60, 0.59; 0.63-0.66, 0.64; interocellar space 0.25-0.31, 0.29; 0.31-0.34, 0.32. Antennal lengths: scape 0.88-1.00, 0.94; 0.83-0.93, 0.89; pedicel 1.73-1.93, 1.83; 0.83-0.93, 0.89; basiflagellomere 1.40-1.58, 1.51; 1.38-1.50, 1.44; distiflagellomere 1.63-1.78, 1.71; 1.58-1.73, 1.64. Rostral segment lengths: I 0.75-0.81, 0.78; 0.71-0.81, 0.78; II 0.79-0.83, 0.81; 0.81-0.85, 0.82; III 0.55-0.56, 0.55; 0.56-0.59, 0.58; IV 0.40-0.45, 0.43; 0.44-0.48, 0.46. Collar length 0.15-0.19, 0.17; 0.19-0.20, 0.19; anterior lobe length 0.81-0.89, 0.86; 0.75-0.84, 0.81; posterior lobe length 0.65-0.75, 0.72; 0.75-0.85, 0.79. Collar width 0.81-0.88, 0.85; 0.85-0.93, 0.89; anterior lobe width 1.25-1.60, 1.37; 1.30-1.45, 1.37; posterior lobe width 1.88-2.05, 1.98; 2.00-2.23, 2.14.

Material examined. Holotype: Trinidad, Simla, 1965, light trap, M. Emsley (AMNH). Paratypes: 5 ♂ 7 ♀, same data (AMNH); 1 ♀, Trinidad: Simla, Arima, Blanchisseuse Rd., elev. 600 ft., 20-VII-75, blacklight trap, J. Price (AMNH); 1 s/a, Trinidad, B.W.I., Arima Valley 27-V-1952, Gift of New York Zoo. Soc., Dept. Tropical Research William Beebe Dir., *Neopamera* sp. Det Harrington 1981 (AMNH).

Etymology. The epithet refers to the West Indies island where the specimens were collected.

Distribution. Trinidad and Tobago (Trinidad Island).

***Myodacanthus williamsi* sp. nov.** (Figs. 3, 4a-i)

Diagnosis. Antennae with a relatively short pedicel, shorter than distiflagellomere; basiflagellomere widening towards apex; antenniferous tubercles parallel in dorsal view; and pygophore (Figs. 4a-d) subtriangular in dorsal view, produced posteriorly.



Figure 3. *Myodacanthus williamsi* sp. nov.

Description. Male holotype (Fig. 3). Total length: 7.25. Head black; with abundant short decumbent silvery setae, and long erect setae dorsally. Head length: 1.19; width: 1.19; anteocular length 0.60; postocular length 0.25. Antenniferous tubercles parallel in dorsal view. Interocular space: 0.63. Eyes with long setae between ommatidia. Ocelli located behind posterior margin of eyes, closer to collar than eyes. Interocellar space: 0.26. Rostrum surpassing procoxae, segment I and II light brown, III and IV darker; with sparse semierect setae. Rostral segment lengths: I 0.65; II 0.69, III and IV embedded in glue. Antenna: scape brown, pedicel and basiflagellomere basally light brown; rest of basiflagellomere and distiflagellomere dark brown; distiflagellomere with a subbasal contrasting yellowish band about one third of segment length; scape stout, basiflagellomere widening towards apex; with abundant short decumbent setae, and scattered erect setae more abundant on scape and pedicel. Antennal lengths: scape 0.78; pedicel 1.58; basiflagellomere 1.40; distiflagellomere 1.63. Anterior pronotal lobe black, posterior pronotal lobe dark brown with irregular paler areas anteriorly, humeral angles pale brown laterally; pronotal disk and scutellum with abundant short decumbent and semierect, silvery setae, and long erect setae, shorter on posterior pronotal lobe. Collar length 0.19; anterior lobe length 0.71; posterior

lobe length 0.73. Collar width 0.81; anterior lobe width 1.24; posterior lobe width 2.43. Scutellum dark brown. Hemelytra dark brown, with short decumbent and semierect setae. Clavus dark brown, except for a rounded pale brown maculae subapically on outer margin. Corium dark brown, except anteriorly, on lateral margins of anterior two-thirds, a small rounded macula medially, and a subapical irregular macula pale yellowish; outer margin of corium slightly concave and irregularly crenulate on anterior two-thirds. Membrane dark, fuscous, with a basal macula, veins partially and a small subapical macula contrastingly whitish. Mesepimeron emergent. Pleura black, punctate,

with abundant short decumbent silvery setae. Legs: coxae, protrochanters, profemora (except distally), a subapical band and apex of meso- and metafemora, tibiae and tarsi distally, and pretarsi dark brown; base of tibiae infuscated with brown, rest of legs light brown. Legs with semierect and erect silvery setae, longer on profemora. Abdomen brown, with abundant short decumbent silvery setae, and sparsely long erect setae. Male genitalia: pygophore (Figs. 4a, d): subtriangular in dorsal view, produced posteriorly, anterior margin of dorsal aperture rounded, strongly sclerotized, with small denticles and adjacent area strongly sclerotized; with a small spine before inner projections

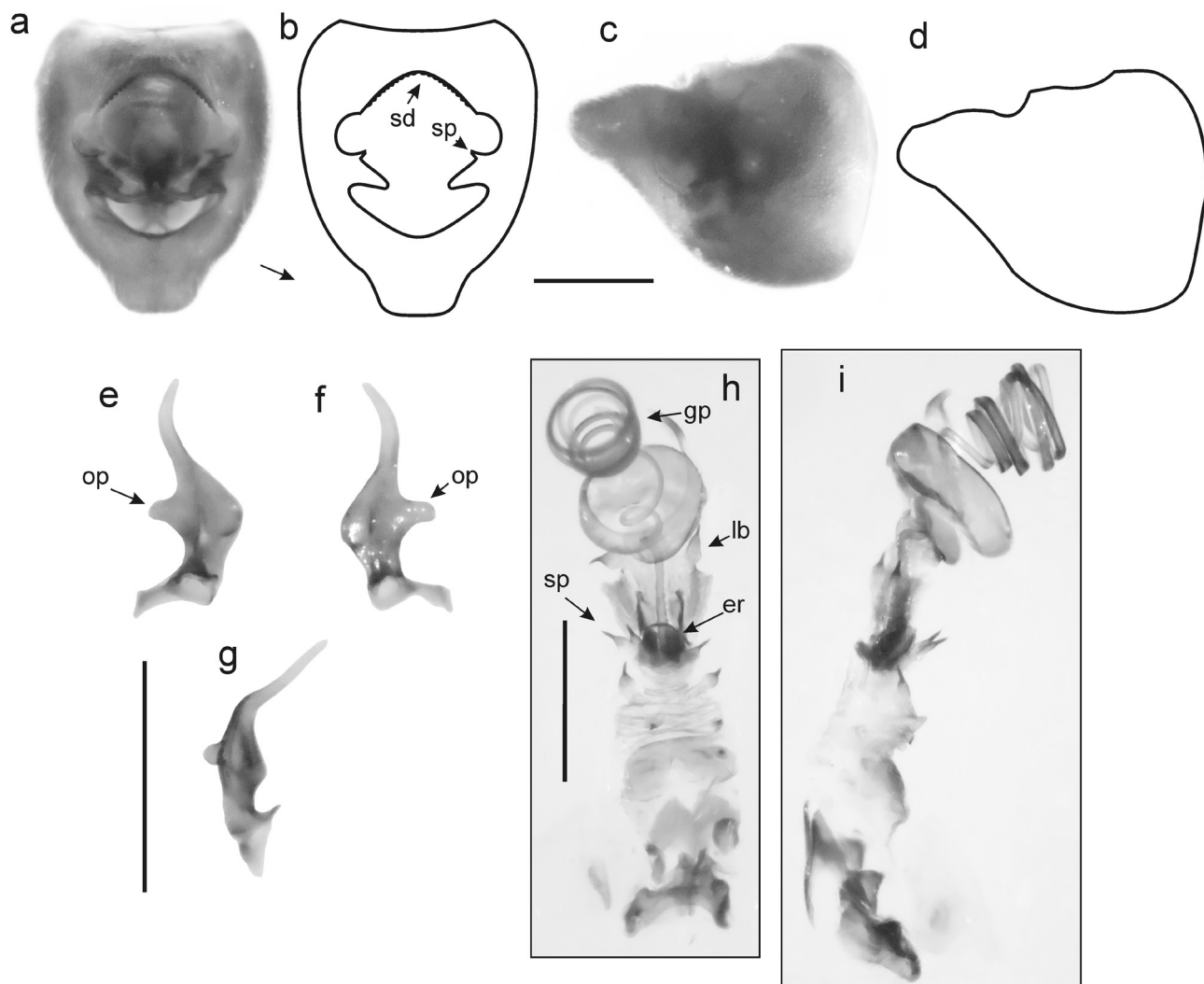


Figure 4. *Myodacanthus williamsi* sp. nov. Male genitalia: (a,d) pygophore: (a), dorsal view; (b), schematic drawing of dorsal view; (c), lateral view; (d), schematic drawing of lateral view. (e-g) right paramere: (e), inner view; (f), outer view; (g), posterior view. (h-i) aedeagus: (h), anterior view; (i), lateral view. Abbreviations, er: ejaculatory reservoir; gp: gonoporal process; lb: lobe; op: outer projection; sd: small denticles on anterior margin of dorsal aperture; sp: spine. Scale line 0.5 mm.

long and digitiform; in lateral view, as in figure 4c-d. Parameres (Figs. 4e-g): blade curved, outer projection blunt. Aedeagus (Figs. 4h, i): conjunctiva with few large spines, vesica with sclerotized lobes ending in a stout spine.

Material examined. Holotype ♂, Peru, Cusco, San Martín 2, Base Pluspetrol, 72°46'53" W, 11°46'17" S, luz, II-[20]06, J. Williams (MLP).

Etymology. This species is named after my friend, the herpetologist Prof. Jorge Williams (MLP), who kindly collects insects using light traps during his field trips.

Distribution. Peru.

Remarks. This species is similar in general appearance and coloration pattern to *M. trinidadensis*. The shorter and stout antenna, with a relatively short pedicel, shorter than distiflagellomere, the basiflagellomere strongly widening towards apex, and the subtriangular pygophore, produced posteriorly are the more conspicuous characters to identify this species. Besides *M. williamsi* exhibit the antennae with shorter and more abundant pilosity, and shorter and less abundant setae on legs. The only specimen known of *M. williamsi* exhibit a more contrasting pattern coloration that the studied specimens of *M. trinidadensis*.

Acknowledgments

I thank Randall T. Schuh (AMNH) for the loan of the specimens of *M. trinidadensis*; María Cecilia Melo (Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet") for the critical reading of the manuscript, and the División Zoología Invertebrados (MLP) for providing the photographic equipment used. Finally, I thank CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina) for the financial support.

Literature cited

- Brailovsky, H. and L. Cervantes-Peredo. 2011. New genus, new species and new records of Mexican Lygaeoidea (Hemiptera: Heteroptera). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 46:197-201.
- Cervantes, P. L. 2004. *Cholula minuta*, a new species of Myodochini (Lygaeoidea: Rhyparochromidae) from Jamaica. *Florida Entomologist* 87:173-175.
- Cervantes, P. L. 2005. Two new species of *Myodocha* (Lygaeoidea: Rhyparochromidae: Myodochini) with a key to species. *Annals of the Entomological Society of America* 98:458-469.
- Cervantes, P. L. and S. Gámez-Virués. 2005. Three species of facultative Myodochini (Lygaeoidea: Rhyparochromidae) associated with figs in Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 107:362-375.
- Cervantes, P. L. and I. Pacheco. 2003. Biology and description of a new species of *Cholula* (Heteroptera: Rhyparochromidae: Myodochini) associated with a fig in México. *Journal of the New York Entomological Society* 111:41-47.
- Dellapé, P. M. 2003. A new species of *Ashlockobius* (Heteroptera: Rhyparochromidae: Myodochini) from Venezuela. *Zootaxa* 289:1-6.
- Dellapé, P. M. 2008a. *Bergicoris*, a new genus for Neotropical species previously placed in *Cnemodus* Herrich-Schaeffer, and a new species from Argentina (Heteroptera: Lygaeoidea: Rhyparochromidae). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 55:101-107.
- Dellapé, P. M. 2008b. *Paisana*: A new genus of Neotropical Rhyparochromidae (Hemiptera: Heteroptera) to accommodate *Neopamera brachialis* (Stål) and four new species. *Zootaxa* 1958:17-30.
- Dellapé, P. M. 2010. Designation of type species for *Bergicoris*. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 57:275.
- Dellapé, P. M. y M. C. Coscarón. 2005. Redescription of *Pseudoparomius linearis* Stål, and description of three new species of *Pseudoparomius* Harrington (Rhyparochromidae: Heteroptera). *Zootaxa* 909:1-12.
- Dellapé, P. M. and T. J. Henry. 2010. A new genus and two new species of Myodochini (Hemiptera: Heteroptera: Rhyparochromidae) from canopy of Ecuador and Peru. *Insect Systematics and Evolution* 41:75-89.
- Dellapé, P. M. and M. C. Melo. 2004. A new species of *Erlacda* Signoret (Heteroptera: Lygaeoidea: Rhyparochromidae) from Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 39:201-205.
- Dellapé, P. M. and M. C. Melo. 2005. *Dushinckanus* n. sp., a new mirmecomorphic rhyparochromid from Argentina (Insecta: Heteroptera: Lygaeoidea). *Zootaxa* 901:1-6.
- Dellapé, P. M. and M. C. Melo. 2008. A new species of *Catenes* Distant from South America (Rhyparochromidae: Myodochini). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 55:245-248.
- Dellapé, P. M. and S. I. Montemayor. 2008. A revision of the genus *Orthaea* Dallas (Rhyparochromidae: Heteroptera), with the description of two new species and a new genus: *Neomyocoris*, to accommodate *O. arnaudi* Brailovsky. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 43:147-157.
- Dellapé, P. M. and S. I. Montemayor. 2011. On the identity of *Ashlockobius* Slater and Slater and *Villalobosothignus* Brailovsky (Hemiptera: Heteroptera: Rhyparochromidae: Myodochini), with the description of a new arboreal species from Ecuador. *Zootaxa* 2748:47-52.
- Harrington, B. J. 1980. A generic level revision and cladistic analysis of the Myodochini of the world (Hemiptera, Lygaeidae, Rhyparochrominae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167:49-116.



Taxonomía y distribución del género *Leptoscelis* en Costa Rica (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Leptoscelini)

Taxonomy and distribution of the genus *Leptoscelis* in Costa Rica (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Leptoscelini)

Harry Brailovsky✉ y Ernesto Barrera

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70153, 04510 México, D. F., México.
✉ coreidae@ibiologia.unam.mx

Resumen. Se revisa el género *Leptoscelis* Laporte (Coreidae: Leptoscelini) para Costa Rica y se describe una especie nueva, *L. conspicuus*. Se discuten sus relaciones con *L. quadrisignatus* (Distant) y *L. tricolor* Westwood. *Leptoscelis bisbimaculata* Breddin es sinonimizada con *L. quadrisignatus*. Se cita por primera vez *L. tricolor* para Costa Rica. El trabajo incluye nuevos datos de distribución para el género, ilustraciones de las especies y de los parámetros y una clave para la identificación de las especies costarricenses.

Palabras clave: Insecta, Hemiptera, Coreidae, Leptoscelini, *Leptoscelis*, Costa Rica.

Abstract. The genus *Leptoscelis* Laporte (Coreidae: Leptoscelini) from Costa Rica is revised. One new species, *L. conspicuus*, is described and compared with *L. quadrisignatus* (Distant) and *L. tricolor* Westwood. *Leptoscelis bisbimaculata* Breddin is synonymized with *L. quadrisignatus*. *Leptoscelis tricolor* is recorded for the first time from Costa Rica. New distribution records are presented. Habitus illustrations and drawings of parameres are provided. A key to the known Costarican species is presented.

Key words: Insecta, Hemiptera, Coreidae, Leptoscelini, *Leptoscelis*, Costa Rica.

Introducción

El género *Leptoscelis* Laporte, 1832 pertenece a la tribu Leptoscelini (Coreidae), y se caracteriza por tener las tibias simples no expandidas, la meso, y metapleura sin manchas discoidales negras, el artejo antenal IV amarillo o rojizo y con la unión basal negra, y el disco pronotal punteado y finamente tuberculado. El género posee 20 especies con una amplia distribución geográfica en el Neotrópico, que va desde Honduras hasta la Argentina y Chile. Para México, Guatemala, El Salvador y las Antillas Mayores y Menores no ha sido registrado aún (Packauskas 2010). Para Costa Rica, solo una especie, *L. quadrisignatus* (Distant), había sido citada. En esta contribución se describe una nueva especie, se registra por primera vez a *L. tricolor* Westwood y basándose en el examen de los holotipos *L. bisbimaculata* Breddin se sinonimiza con *L. quadrisignatus*.

Acronimos usados en el texto. BMNH (The Natural History Museum, London); BYU (Brigham Young University, Monte L. Bean, Life Science Museum, Provo, Utah); CASC (California Academy of Sciences, San Francisco);

JEEC (Joe E. Eger collection); INBIO (Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica); LACM (Los Angeles County Natural History Museum, California); ROMO (Royal Ontario Museum, Toronto, Ontario, Canadá); SDEM (Senckenberg Deutsches Entomologisches Institut Müncheberg, Alemania); UCDA (University of Davis, California); UMSP (University of Minnesota, Insect Collection, Minnesota); y UNAM (Colección Entomológica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México).

Descripción

***Leptoscelis conspicuus* n. sp.** (Figs. 1-2, 7)

Holotipo macho. **Coloración dorsal.** Cabeza negra; artejos antenales I a III negros, IV amarillo y con la unión basal negra. Pronoto negro con los márgenes posterolaterales y el margen posterior amarillo. Escutelo amarillo con una mancha central subtriangular cercana al tercio basal, negra. Hemélitro: clavus negro con la comisura claval amarilla; corium negro con el margen apical amarillo; membrana hemelital pardo oscuro. Abdomen: segmento conexival III negro, IV anaranjado pálido con el tercio anterior negro y los segmentos V a VII anaranjado pálido.

dos; segmentos dorsales anaranjado brillante con manchas negras irregularmente distribuidas. *Coloración ventral*. Cabeza. Pardo rojizo oscuro, con tercio medio y artejos rostrales I-IV castaño oscuro (ápice del artejo rostral IV, negro). Tórax. Pro-, meso- y metapleura pardo rojizo oscuro; pro-, meso- y metasterno castaño oscuro; lóbulo anterior y posterior del peritremio metatóraxico negros. Patas. Coxa, trocanter, fémur y tibia pardo rojizo oscuro; tarsos castaño oscuros. Abdomen. Esternitos III a VII y la capsula genital pardo rojizo oscuro; margen pleural III del abdomen pardo rojizo, IV pardo rojizo con el tercio posterior anaranjado y los márgenes V a VII anaranjados. *Estructura*. Cabeza. Alargada, triangular, apicalmente redondeada, no en declive, finamente tuberculada y sin puntuaciones; depresión postilar con una elevación longitudinal media que separa 2 surcos; tubérculo antenífero inerte; depresión preocular profunda, circular; tubérculo ocelar elevado; tubérculo postocular redondeado; búcula elevada, corta, posteriormente no rebasando los tubérculos anteníferos y con el tercio anterior angulado; rostro alcanzando el borde posterior del metasterno. Tórax. Pronoto. Trapezoidal, finamente punteado; collar presente; región de los callos sin puntuaciones y con 2 tubérculos anteriores y laterales a la línea media; ángulos frontales redondeados, no expuestos; bordes anterolaterales uniformemente dentados; ángulos humerales ensanchados, lateralmente expandidos y con al ápice subagudo; bordes posterolaterales con la mitad externa recta y dentada y la mitad interna cóncava y lisa; borde posterior recto; metapleura con la espina supracoxal ausente. Patas. Fémures con 2 espinas ventrales largas y cercanas al tercio distal y 2 hileras de espinas pequeñas que corren a lo largo de la superficie ventral; fémur anterior y medio dorsalmente tuberculados; fémur posterior ensanchado, con la superficie dorsal densamente tuberculada y con 3 espinas muy largas y robustas cercanas al tercio basal; tibias anterior y media surcadas, tuberculadas y sin espinas; tibia posterior surcada, con la superficie externa lisa y la interna densamente tuberculada y espinosa. Escutelo. Triangular, apicalmente redondeado. Hemélitro. Macróptero extendiéndose más allá del ápice del abdomen; margen costal del corium emarginado y tuberculado. Abdomen. Ángulo posterior del conexivo inerte y con el borde superior finamente tuberculado. Pigóforo. Borde posteroventral entero, redondeado. Parámero. Figs. 1-2.

Hembra. Color y estructura semejante al holotipo macho. Segmentos dorsales del abdomen VIII y IX pardo oscuro con manchas anaranjadas; segmento conexival VIII pardo oscuro con el tercio anterior anaranjado oscuro y el IX anaranjado oscuro; placas genitales pardo rojizas con el margen externo de la gonocoxa I con tintes anaranjados. Fémures con 2 espinas ventrales largas y cercanas al tercio

distal y 2 hileras de espinas pequeñas corriendo a lo largo de la superficie ventral; fémur posterior no ensanchado y con la superficie dorsal sin espinas o tubérculos; tibias surcadas, inermes y prácticamente cilíndricas.

Variación. 1. El rostro alcanza el borde anterior del esternito abdominal III. 2. Margen posterior del pronoto negro. 3. Tibia y tarsos castaño oscuro a anaranjado pálido. 4. Margen pleural de los esternitos abdominales III y IV negro, el V negro con el tercio posterior anaranjado, VI y VII anaranjados y VIII y IX negros o amarillo oscuro.

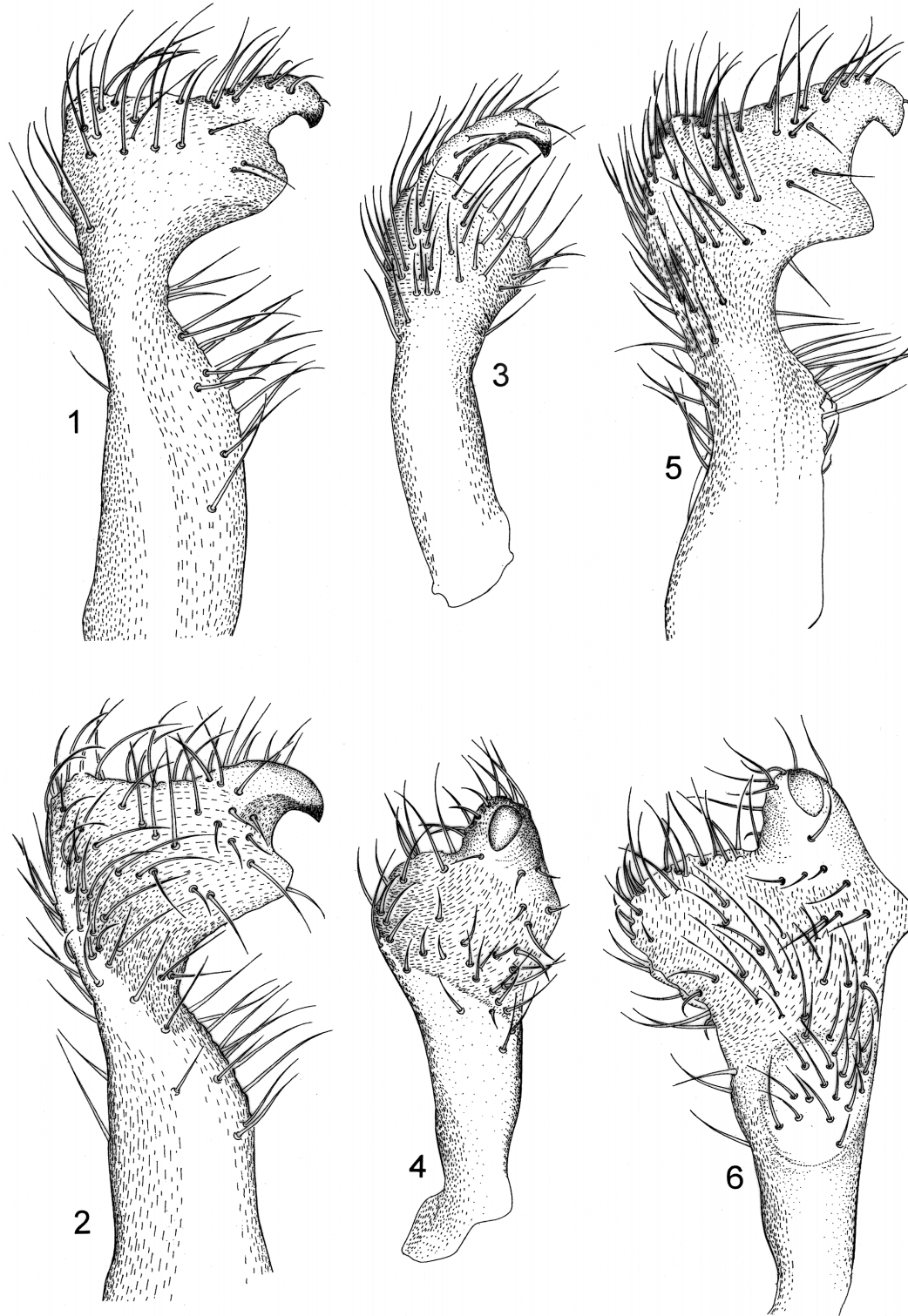
Medidas. Primero del macho después de la hembra. *Cabeza*. Longitud total: 2.60, 2.57; anchura a través de los ojos: 2.73, 2.68; distancia interocular: 1.47, 1.45; distancia interocelar: 0.62, 0.62; distancia preocular: 1.70, 1.60; longitud de los artejos antenales: I, 3.82, 3.18; II, 3.72, 3.12; III, 2.91, 2.72; IV, 2.82, 2.78. Pronoto. Longitud total: 4.15, 4.08; anchura a través de los ángulos humerales: 7.70, 7.40. Escutelo. Longitud total: 2.70, 2.71; anchura: 2.60, 2.57. Longitud total del cuerpo: 21.55, 19.60.

Resumen taxonómico

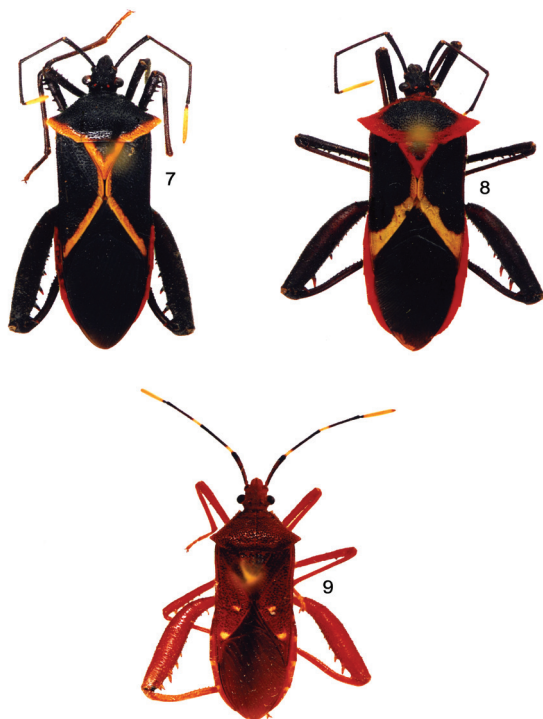
Holotipo macho. **Costa Rica**. Prov. Puntarenas, Estación Sirena, Parque Nacional Corcovado, 0-100 m, VI-1991, J. C. Saborio (INBIO). Paratipos. **Costa Rica**. 1 macho, Prov. Puntarenas, Estación Quebrada Bonita, Res. Biol. Carara, 50 m, VI-1990, E. Bello (INBIO); 1 macho, 4 hembras, Prov. Puntarenas, Estación Sirena, Parque Nacional Corcovado, 0-100 m, IV-1989, R. Blanco y G. Fonseca, II-1990, G. Fonseca, X-1990 J. C. Saborio (INBIO, UNAM); 1 hembra, península Osa, Corcovado National Park, Sirena Station, 0-100 m, 08°28' N, 83°35' O, 29-IX-1982, J. Longino (LACM); 1 macho, península Osa, Rincón, II-VIII-1966, S. L. Wodd (BYU); 1 hembra, Puntarenas, I-X-1969, Halffter y Reyes (UNAM); 1 hembra, Prov. Puntarenas, península Osa, 3.5 mi S Rincón, 08°42' N, 83°29' O, 28-II-12-III-1969, D. C. Rentz (BMNH); 1 hembra, Puntarenas Prov., Corcovado Nat. Park, Sirena Station, 13-29-X-1980, R. W. Mattheus and C. K. Starr (UCDA); 2 hembras, Puntarenas, Quebrada Bonita, Reserva Biológica Carara, 35 m, 09°77' N, 84°60' O, 18-20-V-1990, Holzenthal y Blahnik (UMSP).

Etimología. El nombre específico alude a la conspicua coloración del cuerpo.

Comentarios taxonómicos. *Leptoscelis militaris* Distant (1901), *L. tricolor* Westwood (1842) y *L. conspicuus* n. sp. son especies mayores de 19.50 mm; se relacionan por tener al menos alguna porción del pronoto y del escutelo de color rojo, amarillo o anaranjado y el corium con el margen apical amarillo y nunca provisto de manchas discoidales o de una franja transversal amarilla o roja. *Leptoscelis militaris* está segregado por que tiene el pronoto, el escutelo y la región pleural del tórax enteramente anaranjado pálido y los esternitos abdominales pardo rojizo. En *L. tricolor* y *L. conspicuus*, el pronoto y el escutelo son mayormente negros y los ester-



Figuras 1-6. Parámetros en 2 vistas de *Leptoscelis* spp. 1-2, *L. conspicuus* n. sp.; 3-4, *L. quadrisignatus* (Distant); 5-6, *L. tricolor* Westwood.



Figuras 7-9. Vista dorsal de *Leptoscelis* spp. 7, *L. conspicuus* n. sp.; 8, *L. tricolor* Westwood; 9, *L. quadrisignatus* (Distant).

nitos abdominales nunca enteramente pardo rojizo. En *L. tricolor*, la cabeza en vista ventral, el tórax y los esternitos abdominales son totalmente anaranjado rojizo y el pronoto negro con los márgenes anaranjado rojizo, mientras que en *L. conspicuus* la superficie ventral del cuerpo es pardo rojizo a negro, excepto el margen pleural de los esternitos abdominales IV (sólo el tercio posterior) a VII que son anaranjados; el pronoto es negro, y sólo los márgenes posterolaterales y eventualmente el margen posterior son amarillos (Figs. 7-8). Los parámetros de ambas especies son diferentes; en *L. conspicuus*, la abertura entre el gancho distal y el lóbulo externo es estrecha, mientras que en *L. tricolor* es muy amplia (Figs. 1-2, 5-6).

***Leptoscelis quadrisignatus* (Distant)**

Laminiceps quadrisignatus Distant 1892: 360.

Leptoscelis bisbimaculata Breddin 1906: 200, **syn. nov.** (Figs. 3-4, 9)

Coloración dorsal. Anaranjado pardusco con las puntuaciones negras a pardo rojizas. Cabeza. Ocelos rojizos; artejo antenal I anaranjado pardusco con el tercio apical negro, artejos II y III negros con el tercio basal amarillo; el IV amarillo, con la unión basal negra. Pronoto. Ángulos frontales, bordes anterolaterales y ápice de los ángulos humerales amarillos. Hemélitro. Corium con 2 manchas discoidales amarillo cremoso, una cercana al ángulo apical y la otra cerca del

endocorium; membrana hemelital pardo claro. Abdomen. Conexivo anaranjado pardusco con el margen anterior amarillo; segmentos abdominales anaranjado pálido. **Coloración ventral.** Anaranjado castaño pálido con las puntuaciones negras; lóbulo anterior y posterior del peritremo osteolar negros; artejos rostrales y patas anaranjado pálido; tarsos anaranjado pálido. **Estructura.** Individuos menores de 18.50 mm. Cabeza. Búcula elevada, corta; el tercio posterior no rebasa los tubérculos anteníferos; el anterior es redondeado y expuesto; el rostro alcanza el tercio medio del esternito abdominal III. Tórax. Pronoto. Ángulos frontales agudos y expuestos; bordes anterolaterales dentados; ángulos humerales ensanchados, lateralmente expandidos y con el ápice subagudo; espina supracoxal de la metapleura presente en los machos. Patas. Fémur anterior y medio escasamente tuberculados; fémur posterior del macho ensanchado, la superficie dorsal densamente tuberculada y con 2 o 3 espinas largas y robustas, cercanas al tercio basal y con la superficie ventral provista de 3 espinas largas, robustas y apicalmente aguzadas. Escutelo. Ápice redondeado.

Hemélitro. Margen costal del corium emarginado y dentado. Abdomen. Borde superior del conexivo prácticamente liso. Pigóforo. Borde posteroventral entero, concavo. Parámetro. Figs. 3-4.

Hembra. Coloración y estructura similares a las del macho. Segmentos conexivales VIII y IX, segmentos dorsales del abdomen VIII y IX y placas genitales, anaranjado pálido. **Variación cromática.** 1. Artejos rostrales anaranjados con tintes rojizos. 2. Ápice de los ángulos humerales negros. 3. Manchas amarillo cremoso del corium marginadas de negro. 4. Tibias anaranjado rojizo oscuro, con la base y el ápice anaranjado pálido.

Medidas. Primero del macho después de la hembra. **Cabeza.** Longitud total: 2.23, 2.25; anchura a través de los ojos: 2.41, 2.41; distancia interocular: 1.30, 1.32; distancia interocelar: 0.49, 0.49; distancia preocular: 1.44, 1.44; longitud de los artejos antenales: I, 2.72, 2.72; II, 3.28, 2.97; III, 3.03, 2.85; IV, 2.48, 2.25. **Pronoto.** Longitud total: 3.10, 2.97; anchura a través de los ángulos humerales: 6.01, 5.95. **Escutelo.** Longitud total: 2.23, 2.23; anchura: 2.17, 2.13. Longitud total del cuerpo: 17.45, 17.63.

Distribución conocida. Esta especie la describe Distant (1892) de Nicaragua (Chontales) y Panamá (Bugaba). Breddin (1906) la cita de Costa Rica (Chiriquí) y Packauskas (2010) de Ecuador y Honduras sin señalar localidad concreta.

Nota. Chiriquí está situado en Panamá, por lo que la cita de Breddin (1906) es quizás una equivocación en cuanto a la localidad costarricense.

Registros nuevos. **Costa Rica.** 1 hembra, Prov. Cartago, Turrialba, 610 m, 22-IX-1976, E. S. Ross (CASC); 1 hembra, Prov. Cartago, Turrialba, 2 mi SW of Catie

Agric. Center, 31-V-1988, B. Harris (LACM); 1 macho, Prov. Heredia, La Selva Biological Station, 3 km S Puerto Viejo, 10°26' N, 84°01' O, 10-IV-1989, H. A. Hespenheide (UNAM); 1 macho, Prov. Heredia, 14 km O Tortuguero, La Suerte Biol. Station, 50 m, 10°26'28" N, 83°47'11" O, 16-19-II-2001, D. C. Darling (ROMO); 6 hembras, Prov. Guanacaste, Estación Cacao, SW side Volcán Cacao, 1 000-1 400 m, III-IV-1988, IX-1989, R. Blanco y C. Chávez (INBIO); 1 macho, 2 hembras, Prov. Limón, Cuatro Esquinas, N. P. Tortuguero 0 m, IX-1989, J. Solano (INBIO); 1 macho, Prov. Limón, cerro Tortuguero, Parque Nacional Tortuguero, 100 m, IV-1989, R. Aguilar y J. Solano (UNAM); 1 hembra, Prov. Heredia, finca La Selva Verde, 12 km S Puerto Viejo, 500 ft., 23-26-IX-1986, J. E. Eger (JEEC); 8 machos, 12 hembras, Prov. Heredia, Chilamate, Selva Verde Lodge, 11-13-VIII-1995, J. E. Eger (JEEC); 1 hembra, Prov. Guanacaste, cerro El Hacha, 12 km SE La Cruz, 300 m, V-1988, M. Espinoza (INBIO); 3 machos, 7 hembras, Prov. Guanacaste, Pitilla, 9 km S Santa Cecilia, 21-III-21-IV-1989 (sin colector) (INBIO); 1 macho, Prov. Heredia, Estación El Ceibo, Parque Nacional Braulio Carrillo, 400-600 m, IX-1989, R. Aguilar y M. Zumbado (INBIO).

Comentarios taxonómicos. El material tipo de *L. bismaculata* Breddin (1906) depositado en SDEM se comparó con el tipo de *L. quadrisignatus* Distant (1892) depositado en BMNH. Se encontró absoluta concordancia, por lo cual *L. bismaculata* se sinonimiza con *L. quadrisignatus*.

Leptoscelis tricolor Westwood

Leptoscelis tricolor Westwood 1842: 17 (Figs. 5-6, 8)

Coloración dorsal. Cabeza. Mayormente negra con el tylus y los juga anaranjado rojizo oscuro y la región del cuello anaranjado rojizo pálido; artejos antenales I-III negros a pardo rojizo y el IV amarillo y con la unión basal negra. Pronoto. Negro y con el margen anterior, los márgenes anterolaterales, los ángulos humerales y los callos anaranjado rojizo (eventualmente el margen posterior también anaranjado rojizo). Escutelo. Anaranjado rojizo y con una mancha negra aproximadamente cuadrada, situada cerca del margen basal. Hemélitro. Clavus negro con el margen de la comisura claval amarillo pálido; corium negro con el margen apical y el ángulo apical amarillo pálido; membrana hemelital negra. Abdomen. Conexivo anaranjado pálido; segmentos abdominales III a V anaranjado pálido y con el margen anterior negro, el VI anaranjado pálido con 2 manchas negras anteriores y laterales a la línea media y el VII anaranjado pálido. *Coloración ventral.* Anaranjado pálido; artejo rostral I anaranjado castaño pálido y los artejos II a IV anaranjado castaño oscuro; coxas anaranjado pálido con tintes rojizos

y con el borde externo anaranjado castaño oscuro; trocánteres, fémures, tibias y tarsos pardo rojizos con reflejos anaranjado castaño oscuro. *Estructura.* Individuos mayores de 19.50 mm. Cabeza. Búcula elevada, corta; el tercio posterior no rebasa los tubérculos anteníferos y el tercio anterior es angulado y expuesto; el rostro alcanza el borde del esternito abdominal III. Tórax. Pronoto. Región de los callos densamente tuberculada; ángulos frontales agudos y expuestos; bordes anterolaterales dentados; ángulos humerales ensanchados, lateralmente expandidos y con el ápice subagudo; espina supracoxal de la metapleura ausente en ambos sexos. Patas. Fémures anterior y medio tuberculados; fémur posterior del macho ensanchado, la superficie dorsal densamente tuberculada y con 2 o 3 espinas largas y robustas cercanas al tercio basal y con la superficie ventral provista de 3 espinas largas, robustas y apicalmente aguzadas. Escutelo. Ápice subagudo. Hemélitro. Margen costal del corium emarginado y dentado. Abdomen. Borde superior del conexivo finamente tuberculado. Pigóforo. Borde posteroventral entero, redondeado. Parámero. Figs. 5-6.

Hembra. Coloración y estructura semejante al macho. Segmentos conexivales VIII y IX, segmentos dorsales del abdomen VIII y IX, y placas genitales anaranjado pálido. *Medidas.* Primero el macho después la hembra. *Cabeza.* Longitud total: 2.60, 2.62; anchura a través de los ojos: 2.85, 2.87; distancia interocular: 1.48, 1.55; distancia interocelar: 0.56, 0.52; distancia preocular: 1.69, 1.74; longitud de los artejos antenales: I, 3.65, 3.59; II, 3.78, 3.72; III, 3.16, 3.10; IV, 3.10, 2.97. *Pronoto.* Longitud total: 4.03, 4.15; anchura a través de los ángulos humerales: 7.85, 7.82. *Escutelo.* Longitud total: 2.68, 2.72; anchura: 2.72, 2.79. Longitud total del cuerpo: 21.05, 21.82.

Distribución conocida. Westwood (1842) describe esta especie sin mencionar ninguna localidad o país de origen. Posteriormente fue registrada para Panamá (Bugaba y Chiriquí), Colombia (Bogotá y Nueva Granada), Brasil, Guayana Francesa, Guyana y Surinam (Stål, 1870; Distant, 1881-1892; Blöte, 1936; Packauskas, 2010).

Nuevos registros. Esta especie se cita por primera vez para Costa Rica. **Costa Rica.** 1 macho, Turrialba, IICA Grounds, 8-XII-1962, C. L. Hogue (LACM); 2 machos, 1 hembra, Prov. Heredia, La Selva Biological Station, 3 km S Pto. Viejo, 10°26' N, 84°01' O, 7-IV-1989, H. A. Hespenheide (UNAM); 1 hembra, Prov. Heredia, Selva Verde Lodge, 11-12-VIII-1995, J. E. Eger (JEEC); 2 machos, 1 hembra, Prov. Cartago, Turrialba, 610 m, 20-IX-1976, E. S. Ross (CASC); 3 machos, Prov. Limón, Estación Hitoy, Cerere, R. Cerere, Res. Biol. Hitoy, 100 m, 12-IV-1992, VI-992, XII-1992, R. Guzmán y G. Carballo (INBIO, UNAM).

Clave para las especies de *Leptoscelis* de Costa Rica

1. Artejos antenales II y III negros y con tercio basal amarillo; corium anaranjado pardusco y con 2 manchas discoidales amarillo cremoso; fémures anaranjado pardusco; escutelo anaranjado pardusco.....*L. quadrisignatus*
- 1'. Artejos antenales II y III negros; corium negro y con margen apical amarillo; fémures negros; escutelo negro y con los márgenes amarillos.....2
2. Margen anterior y anterolaterales del pronoto negros; tórax y esternitos abdominales pardo rojizo oscuro.....*L. conspicuus* n. sp.
- 2'. Margen anterior y anterolaterales del pronoto rojos; tórax y esternitos abdominales anaranjado pálido.....*L. tricolor*

Agradecimientos

A los siguientes colegas e instituciones, por haber facilitado en préstamo parte del material aquí estudiado: Mick Webb (BMNH); Richard Baumann (BYU); Norman D. Penny y Vincent Lee (CASC); Jesús Ugalde y Jim Lewis (INBIO); Joe E. Eger (JEEC); Brian Harris (LACM); Brian Hubley (ROMO); Stephan Blank y Angelika Weirauch (SDEM); Steve L. Heydon (UCDA) y Philip J. Clausen (UMSP). A Luis García Prieto (UNAM), por la ayuda computacional brindada.

Literatura citada

- Blöte, H. C. 1936. Catalogue of the Coreidae in the Rijksmuseum van Natuurlijke Histoire. Part III. Coreinae, second part. Zoologische Mededelingen 19:23-66.
- Bredden, G. 1906. Rhynchographische Beiträge. Wiener Entomologische Zeitung 25:188-200.
- Distant, W. L. 1881-1892. Biologia Centrali-Americana. Heteroptera 1. London. 462 p.
- Distant, W. L. 1901. LIII.- Rhynchotal Notes.- IX. Heteroptera: Fam. Coreidae. Annals and Magazine of Natural History 7:416-432.
- Packauskas, R. 2010. Catalog of the Coreidae, or leaf-footed bugs, of the New World. Fort Hays Studies, fourth series 5:1-270.
- Stål, C. 1870. Enumeratio Hemipterorum. Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Förhandlingar 9:1-232.
- Westwood, J. O. 1842. A catalogue of Hemiptera in the collection of the Rev. F. W. Hope, M. A., with short Latin description of the new species. Part II. J. C. Bridgewater, London. 26 p.



Las abejas del género *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) del estado de Nuevo León, México

Bees of the genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae) of the state of Nuevo León, Mexico

Liliana Ramírez-Freire¹✉, Glafiro José Alanís-Flores¹, Ricardo Ayala-Barajas², Humberto Quiroz -Martínez¹ y Carlos Gerardo Velazco-Macías³

¹Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Cd. Universitaria. Apartado postal 134-F, 66450 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

²Estación de Biología Chamela (Sede Colima) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 21, 48980 San Patricio, Jalisco, México.

³Parques y Vida Silvestre. Av. Alfonso Reyes norte s/n, interior del Parque Niños Héroes, lateral izquierda, acceso 3, 64290 Monterrey, Nuevo León, México.

✉ biolily@gmail.com

Resumen. Se realizó un estudio faunístico de las abejas del género *Agapostemon* (Halictidae) en el estado de Nuevo León, México para conocer las especies presentes, su distribución, relación con la flora y tipos de vegetación del estado. La metodología se basó en la revisión de literatura y de bases de datos de colecciones entomológicas, y en muestreos en campo donde se utilizó red entomológica y platos trampa de colores amarillo, azul, rosa (tonos fluorescentes) y blanco. Sólo en 20 de los 35 muestreos que se realizaron se obtuvieron ejemplares del género. Se recolectaron 11 especies, 2 de las cuales son registros nuevos para el estado (*A. nasutus* y *A. splendens*). El 12.31% de los ejemplares se obtuvo mediante el uso de red y el 87.84% con los platos trampa; el color amarillo fue el preferido por las abejas. Las especies con mayor distribución fueron *A. tyleri* y *A. angelicus* / *A. texanus*; se recolectaron en 9 especies de plantas pertenecientes a 6 familias. *Helianthus annuus* (Compositae) presentó la mayor diversidad con 4 especies de *Agapostemon*. Los muestreos se realizaron en 10 diferentes tipos de vegetación y la mayor riqueza de especies se obtuvo en diversos matorrales y en la vegetación de disturbio.

Palabras clave: abejas nativas, Apoidea, polinizadores, abejas del sudor, matorrales, platos trampa.

Abstract. A study of the bee genus *Agapostemon* (Halictidae) in the state of Nuevo León, Mexico was carried out to learn about species numbers, distribution, relationship to flora and vegetation types of the state. Methodology was based on a review of literature and databases from entomological collections, for field sampling net and pan traps were used in yellow, blue, pink (fluorescent colors) and white. A total of 35 sites along the state were visited, *Agapostemon* specimens were found only in 20 sites. We collected 11 species, 2 of them as new records for the state (*A. nasutus* and *A. splendens*). From the total specimens, 12.31% was obtained with the use of net and 87.84% using pan traps, being yellow the preferred color. The most widely distributed species were *A. tyleri* and *A. angelicus* / *A. texanus*. Specimens were collected from 9 plants species belonging to 6 families, *Helianthus annuus* (Compositae) showed the highest species diversity with 4 *Agapostemon*. Ten different types of vegetation which were sampled, being different brush types and perturbed vegetation the ones with higher species richness.

Key words: native bees, Apoidea, pollinators, sweat bees, bushes, pan traps.

Introducción

La relación que guardan las abejas silvestres con las angiospermas ocupa una posición clave en el mantenimiento y conservación de los ecosistemas naturales y agrícolas (Dafni y O'Toole, 1994; Buchmann y Nabhan, 1996; Daily, 1997). Dado que los servicios ecológicos que brindan las

abejas nativas son importantes, es necesario continuar los inventarios de estos organismos (O'Toole, 1993). Hay que considerar la alarma internacional que se ha suscitado debido a la disminución de las poblaciones de abejas, fenómeno que primero se detectó en *Apis mellifera*; sin embargo, las especies de abejas nativas no están exentas de ese riesgo, ya que los principales causantes son el uso de agroquímicos, los monocultivos y la deforestación (Dias et al., 1999).

La riqueza de abejas conocidas de México se estima en 1 589 especies distribuidas en 153 géneros y 6 fami-

lias, las que ordenadas de mayor a menor, según el número de especies, son: Apidae, Andrenidae, Megachilidae, Halictidae, Colletidae y Melittidae (Ayala et al., 1998; Michener, 2000). México es el país que tiene la mayor cantidad de géneros de Halictidae, que constituye un componente importante de las abejas de regiones tropicales y templadas (Ayala et al., 1998). Uno de sus géneros es *Agapostemon*, el cual incluye especies tanto de amplia distribución como endémicas estrictas; se distribuye desde el sur de Canadá hasta América del Sur. Se diferencia del resto de los miembros de Halictidae por la presencia de una carina que rodea totalmente la superficie posterior del propodeo y por la coloración metálica de cabeza y tórax que contrasta con la no metálica del abdomen en la mayoría de las hembras y casi todos los machos. Además, las hembras se distinguen por los 3-4 (a veces 7) dientes grandes espatulados en el espolón tibial de las patas traseras y por la larga carina paralela contigua que se extiende posterodorsalmente del margen anteroventral de la gena, mientras que los machos pueden diferenciarse por la fusión de los primeros 2 tarsómeros de la pata posterior y por el ensanchamiento del fémur y en menor medida de las tibias de las patas posteriores de muchas de las especies (Roberts, 1972).

Para México se han registrado 15 especies de *Agapostemon* en 27 estados, de las cuales *A. nasutus*, *A. texanus* y *A. leunculus* tienen la distribución más amplia; están presentes en 20, 17 y 15 estados, respectivamente. Sonora, con 7 especies, ocupa el primer lugar en diversidad de especies; el segundo, Baja California Norte y Chihuahua con 6, y el tercero Chiapas, Durango, Jalisco, Nuevo León, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz con 5 (Ayala et al., 1996; Ascher y Pickering, 2010; UNIBIO, 2011).

Para Nuevo León, Ayala et al. (1996) registran *A. melliventris*, *A. texanus* y *A. tyleri*; UNIBIO (2011); en la base de datos de Abejas de México de la Colección Nacional de Insectos (CNIN) sólo se registra *A. texanus*; la Colección Himenopterológica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera (Yáñez-Ordóñez e Hinojosa-Díaz, 2004) no tiene ningún registro; las bases de datos del American Museum of Natural History registran *A. leunculus*, *A. melliventris*, *A. obliquus* y *A. texanus*, y en Snow Entomology Collection, University of Kansas Database está el registro de *A. tyleri* (Ascher y Pickering, 2010).

El objetivo del trabajo fue hacer un inventario de las especies del género *Agapostemon* en Nuevo León, conocer las plantas y tipos de vegetación en los que se pueden encontrar y reunir material biológico para formar una colección en el estado.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estado de Nuevo León se ubica en el noreste de la República Mexicana (Fig. 1), tiene una superficie de 64 081.94 km², con elevaciones de 200 a 3 700 m. Está dividido en 3 regiones fisiográficas: la Sierra Madre Oriental, la Gran Llanura Norteamericana y la Planicie Costera del Golfo (Alanís-Flores et al., 1996). Predominan los climas semisecos, extremosos y precipitación pluvial variable, con promedio anual de 300- 600 mm. Los climas secos y semisecos se presentan principalmente en la región norte oriental y sur occidental, ambas áreas separadas por la sierra Madre Oriental, siendo ésta donde se presentan climas semicálidos, templados y semifríos en la zona centro y sur (INEGI, 1986). La vegetación se compone principalmente de matorrales desérticos y semidesérticos de diversa composición florística, en la región de la Sierra Madre Oriental se observan bosques con asociaciones de encinos, pinos y coníferas. En menor grado se observan sucesiones edafológicas como vegetación gipsófila o vegetación halófila (Treviño-Garza et al., 2001).

Métodos. Se reunió literatura taxonómica sobre *Agapostemon* (Mitchell, 1960; Roberts, 1972; Michener, 2000; Janjic y Packer, 2003; Ascher y Pickering, 2010). Se consultaron las bases de datos de la Colección Himenopterológica del Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, UNAM; la de la Colección Nacional de Insectos (CNIN) de México; la Bee Species Database, American Museum of Natural History y la Snow Entomology Collection, University of Kansas Natural History Museum (las 2 últimas en Ascher y Pickering, 2010).

Para el trabajo de campo se realizaron 35 muestreos dentro del estado entre febrero del 2009 y mayo del 2010. Para la captura de ejemplares se utilizó red entomológica sobre plantas en floración por periodos de 30 minutos por planta y platos trampa de colores amarillo, azul, rosa (en tonalidades fluorescentes) y blanco, conteniendo solución jabonosa (agua de grifo con detergente líquido para trastes). En cada sitio de muestreo fueron colocadas 30 trampas de cada color, en un área de 1 000 m², dejándose en el sitio de 8:00 a 18:00 h (Droege, 2008). Las abejas obtenidas con red entomológica se montaron el mismo día de recolecta. Las recolectadas en platos trampa se procesaron mediante la técnica de Droege (2008). La identificación de los ejemplares se basó en Roberts (1972), Michener et al. (1994) y Ascher y Pickering (2010). Junto con los ejemplares de abejas se recolectaron muestras botánicas de las plantas visitadas, las cuales se herborizaron para su posterior identificación. Para definir los tipos de vegetación donde fueron realizados los muestreos se utilizó el criterio

de INEGI (1986). Los ejemplares serán depositados en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Resultados

De los 35 muestreos realizados en este estudio, sólo en 20 se obtuvieron ejemplares de *Agapostemon* (Apéndice 1, Fig. 1) aportando nuevos registros de su distribución. Se recolectaron 236 ejemplares (225 hembras y 11 machos), y se identificaron 11 especies. El detalle de éstas es el siguiente: *A. melliventris* (14 ♀), *A. obliquus* (11 ♀), *A. texanus* (2 ♂), *A. tyleri* (81 ♀, 4 ♂). Se registran por primera vez para Nuevo León *A. nasutus* (1 ♀, 1 ♂) y *A. splendens* (1 ♂), y un grupo de hembras (111) que no fue posible diferenciar entre *A. angelicus* y *A. texanus*, por lo que en este trabajo se indican como *A. angelicus* / *A. texanus*. De los organismos restantes, las hembras se designaron con número y con letra los machos: *Agapostemon* sp. 1 (6 ♀), *Agapostemon* sp. 2 (1 ♀), *Agapostemon* sp. A (1 ♂), *Agapostemon* sp. B (2 ♂). *Agapostemon leunculus*, registrada por Ascher y Pickering (2010), no se recolectó pero está registrada para la localidad de Chipinque, por lo que se incluyó en este trabajo. Las 2 especies más abundantes fueron *A. angelicus* / *A. texanus* (47%) y *A. tyleri* (36%), que representan el 83% del material recolectado.

Del muestreo realizado con red se recolectó el 12.31% de ejemplares en 9 especies de plantas: *Ehretia anacua* (Boraginaceae), *Eysenhardtia texana* (Fabaceae), *Leuco-phyllum frutescens* (Scrophulariaceae), *Ludwigia octovalis*

(Onagraceae), *Opuntia microdasys* y *Opuntia* sp. (Cactaceae), y *Helianthus annuus*, *Parthenium argentatum* y una especie no identificada (Compositae) (véase Apéndice 1). La mayor diversidad de abejas, se presentó en *H. annuus*, con 4 especies recolectadas, seguida por *L. frutescens* con 2; el resto de las plantas sólo presentó 1. *Agapostemon splendens* fue la única especie que se recolectó exclusivamente con red sobre las plantas (Cuadro 1).

El 87.89% de los ejemplares se recolectó con los platos trampa. Se observó preferencia por el color amarillo (49.13%), seguido del blanco y del azul, con el 23.31% y el 15.25% respectivamente, mientras que ningún ejemplar fue atraído por el rosa. *Agapostemon* sp. A, *Agapostemon* sp. 1 y *Agapostemon* sp. 2 se obtuvieron solamente bajo este método. Abejas como *Agapostemon* sp. A, *Agapostemon* sp. B y *Agapostemon* sp. 2 se recolectaron exclusivamente en el color amarillo y *A. angelicus* / *A. texanus*, *A. obliquus* y *A. tyleri* tuvieron una mayor frecuencia en este color, aunque también se presentaron en el azul y blanco. *A. nasutus*, y *Agapostemon* sp. B fueron recolectadas con la misma frecuencia tanto en red como en platos trampa (Cuadro 1).

Por lo que respecta a la distribución de las especies, se encontró que las abejas que tienen un rango más amplio en el estado son: *A. tyleri* en 12 localidades (Fig. 2) con 8 de los 10 tipos de vegetación y *A. angelicus* / *A. texanus* en 8 sitios (Fig. 3) con 5 tipos de vegetación; por el contrario, las especies localizadas en un solo lugar fueron: *A. splendens*, *Agapostemon* sp. 1, *Agapostemon* sp. 2, *Agapostemon* sp. A y *Agapostemon* sp. B (Figs. 4, 5). La distribución de

Cuadro 1. Proporción de abejas recolectadas de acuerdo con su especie y el método de captura (red entomológica o plato trampa)

Especie	Proporción*	Platos trampa					
		Red entomológica	Amarillo	Azul	Blanco	Rosa	
<i>A. angelicus/A. texanus</i>	47	1.3	45.76	28.39	6.36	11.02	0
<i>A. leunculus</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. melliventris</i>	5.9	4.66	1.27	0	0.42	0.85	0
<i>A. nasutus</i>	0.8	0.42	0.42	0.42	0	0	0
<i>A. obliquus</i>	4.7	1.7	2.97	1.69	1.27	0	0
<i>A. splendens</i>	0.4	0.42	0	0	0	0	0
<i>A. texanus</i>	0.8	0.42	0.42	0.42	0	0	0
<i>A. tyleri</i>	36	2.97	33.05	16.1	5.93	11.02	0
<i>Agapostemon</i> sp. A	0.4	0	0.42	0.42	0	0	0
<i>Agapostemon</i> sp. B	0.8	0.42	0.42	0.42	0	0	0
<i>Agapostemon</i> sp. 1	2.5	0	2.54	0.85	1.27	0.42	0
<i>Agapostemon</i> sp. 2	0.4	0	0.42	0.42	0	0	0
	100%	12.31%	87.69%	49.13%	15.25%	23.31%	0%

*Para los porcentajes de abejas recolectadas por los 2 métodos, así como para el de los colores de los platos trampa, las proporciones se basan en el total de ejemplares recolectados.

Cuadro 2. Tipos de vegetación presentes en los muestreos y especies de abejas del género *Agapostemon* compartidas

Tipos de vegetación/	<i>A. angelicus/ A. texanus</i>	<i>A. melliventris</i>	<i>A. nasutus</i>	<i>A. obliquus</i>	<i>A. splendens</i>	<i>A. texanus</i>	<i>A. tyleri</i>	<i>A. sp. A</i>	<i>A. sp B</i>	<i>A. sp 1</i>	<i>A. sp 2</i>	Total
Bosque de pino							3					3
Ecotono*	1						4					5
Matorral bajo subinerme		1					1	1		6		9
Matorral de gobernadora	59						37				1	97
Matorral desértico micrófilo	4			2			29					35
Matorral espinoso tamaulpeco	41											41
Matorral mediano espinoso						1	1					2
Matorral submontano							4					4
Vegetación riparia			1									1
Vegetación de disturbio	6	13	1	9	1	1	6		2			39
Total	111	14	2	11	1	2	85	1	2	6	1	236

*Zona de transición entre matorral submontano y bosque de pino.
Nota: *Agapostemon leunculus* no se incluyó en el cuadro por no haber sido recolectada durante esta investigación y la información disponible de la localidad no es suficiente para definir con exactitud el tipo de vegetación en la que fue encontrada.

A. obliquus, así como de *A. melliventris* y *A. nasutus*, se puede observar en las figuras 4 y 6, respectivamente.
Los tipos de vegetación presentes en los sitios de recolecta son 10 (Cuadro 2). En los distintos matorrales (principalmente el matorral bajo subinerme) y en la vegetación de disturbio fue donde se obtuvo una mayor riqueza de especies; el mayor número de ejemplares se recolectó en el matorral de gobernadora (*Larrea tridentata*).

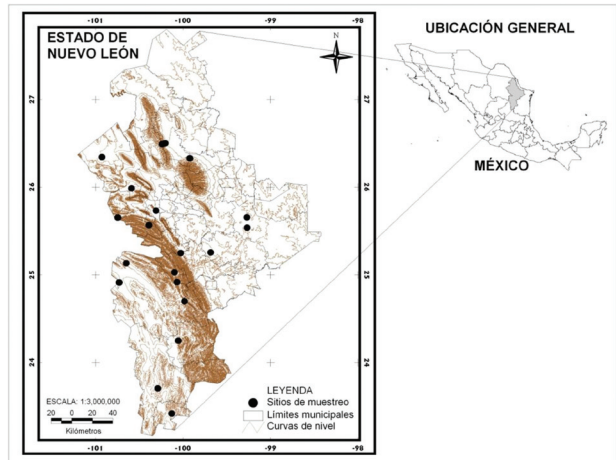


Figura 1. Área de estudio que señala los sitios donde fue recolectado el género *Agapostemon*.

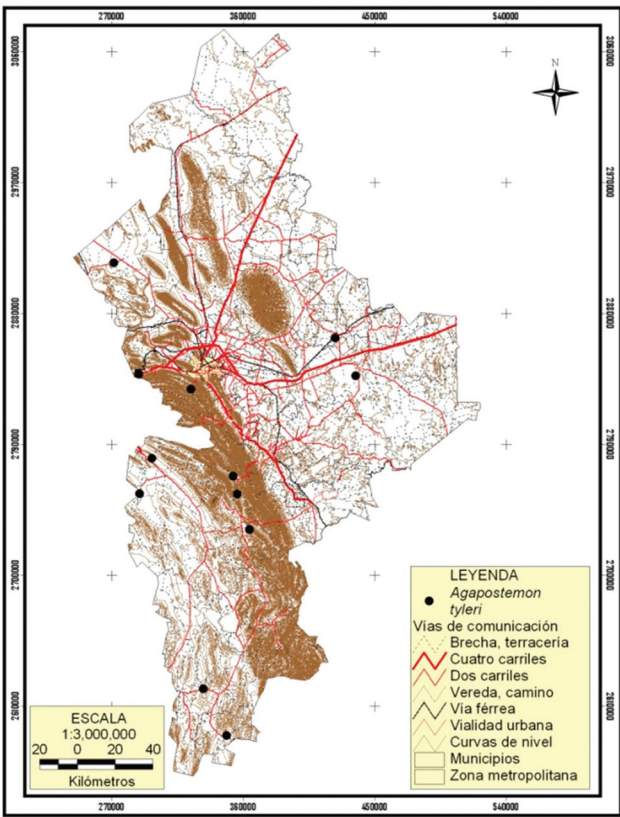


Figura 2. Distribución de *Agapostemon tyleri* en el estado de Nuevo León.

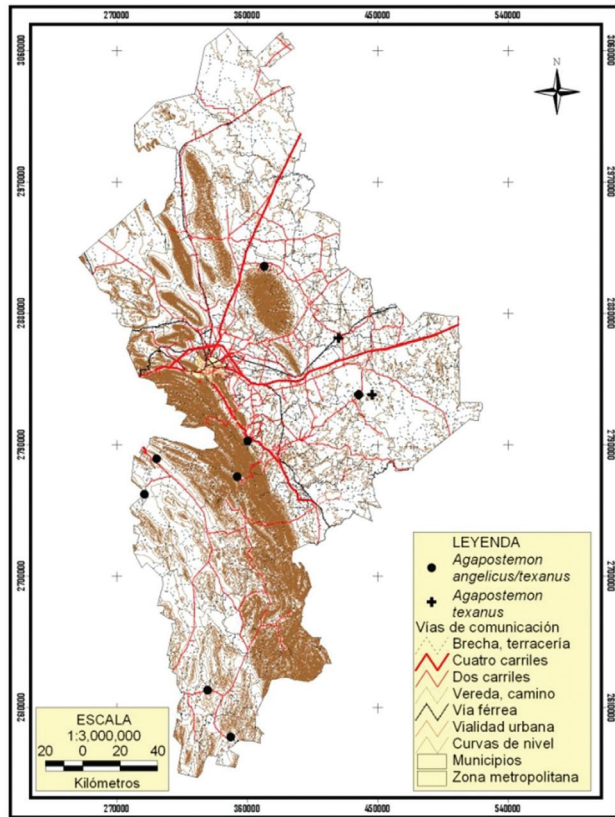


Figura 3. Distribución de *Agapostemon angelicus* /*A. texanus* (♀) y *A. texanus* (♂) en el estado de Nuevo León.

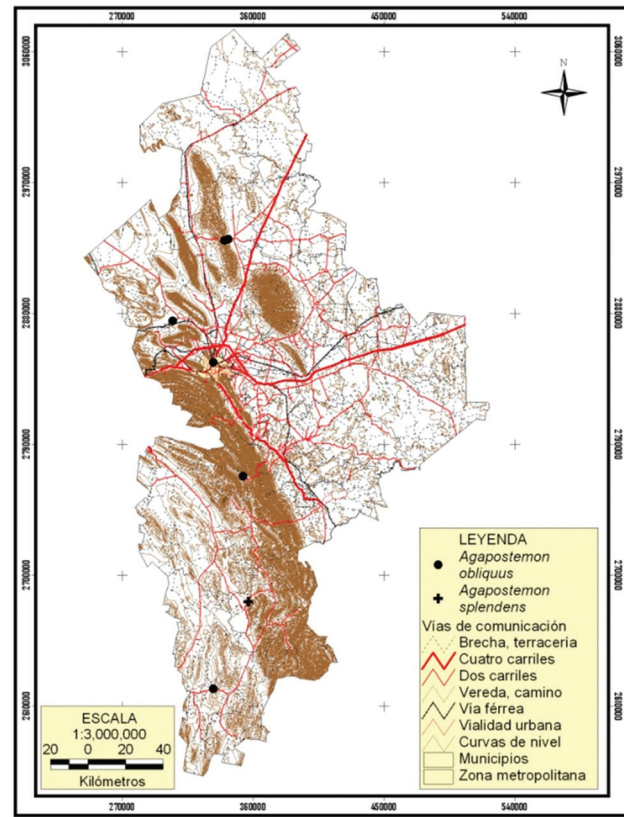


Figura 4. Distribución de *Agapostemon obliquus* y *A. splendens* en el estado de Nuevo León.

Discusión

En México se han realizado diversos estudios sobre abejas silvestres (Labougle, 1990; Ayala, 1999; Meléndez-Ramírez et al., 2002; Godínez et al., 2004; Contreras-Escareño et al., 2008; Fierros-López, 2008; Golubov et al., 2010; Meneses et al., 2010), interacción planta-polinizador (Raine et al., 2007), conservación (Canto-Aguilar y Parra-Tabla, 2000; Meléndez, 2006) y de taxonomía de algunos géneros de Halictidae (Smith-Pardo, 2005; Engel et al., 2007), y aunque en sus resultados mencionan especies de *Agapostemon*, ningún trabajo es específico de este género. Por otra parte, estos trabajos son principalmente del centro y sur del país, mientras que para el estado de Nuevo León, sólo la investigación de Ramírez-Freire (2008) alude a las abejas, si bien, no es ése su propósito principal. Por ello, se hace necesario incrementar y fomentar las investigaciones sobre abejas de los estados del Noreste de México con diferentes enfoques.

Muestra de lo anterior es que inicialmente Sonora se ubicaba en la primera posición en cuanto a número de

especies de *Agapostemon* y Nuevo León en el tercer lugar (Ayala et al., 1996; Ascher y Pickering, 2010; UNIBIO, 2011); ahora Nuevo León escala hasta el primer sitio con 11 especies, lo que hace patente la necesidad de incrementar los trabajos faunísticos en zonas poco exploradas.

Las especies que se registran por primera vez para Nuevo León son taxones que aparecen en colecciones con localidades cercanas a nuestro estado, como *A. nasutus*, en los estados vecinos de Tamaulipas, San Luis Potosí y Texas (Ascher y Pickering, 2010) y *A. splendens*, que se cita para Veracruz y Texas (Mitchell, 1960). *Agapostemon angelicus* es una especie ampliamente distribuida en los Estados Unidos; la localidad de San Ignacio, Texas es la ubicación más cercana a nuestro estado, y en México se registra para Baja California, Sonora, Chihuahua y Durango (Ascher y Pickering, 2010), y Roberts (1972) señala que las hembras se distribuyen en gran parte del territorio nacional. Si no había sido registrada en nuestro estado (al igual que los taxones anteriores), muy probablemente se deba a que éste es el primer estudio formal al respecto y por tanto, podría esperarse que esta especie se hallara también en Nuevo León; de ahí que se haya

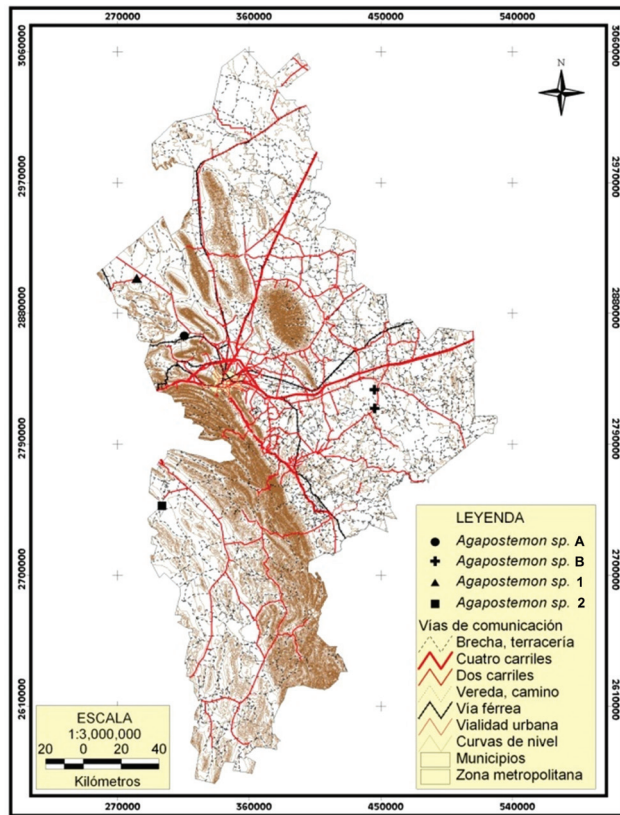


Figura 5. Distribución de *Agapostemon* sp. A, *Agapostemon* sp. B, *Agapostemon* sp. 1 y *Agapostemon* sp. 2 en el estado de Nuevo León.

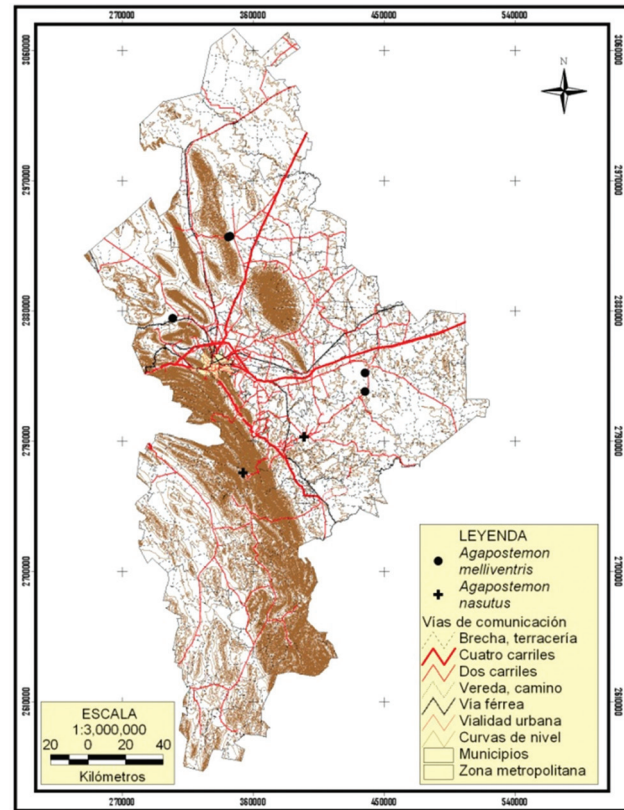


Figura 6. Distribución de *Agapostemon melliventris* y *A. nasutus* en el estado de Nuevo León.

denominado *A. angelicus* / *texanus*, mientras no se pueda diferenciarla de *A. texanus*.

Respecto a las plantas visitadas por las especies de *Agapostemon*, se encontró que autores como Hurd y Linsley (1975) y Hurd et al. (1980) lo relacionan mayormente con cucurbitáceas y asteráceas, principalmente del género *Helianthus*; sin embargo, aquí se encontraron nuevas especies de plantas pertenecientes a otras familias que son fuente de recursos para el *Agapostemon*, como en el caso de *A. angelicus* / *texanus* que se recolectó en *Heretia anacua* (Boraginaceae); *A. melliventris* sobre *Leucophyllum frutescens* (Scrophulariaceae) y *Parthenium argentatum* (Compositae); *A. nasutus* en *Ludwigia octovalis* (Onagraceae); *A. obliquus* en *Eysenhardtia texana* (Fabaceae) y *Leucophyllum frutescens* (Scrophulariaceae), y *A. tyleri* sobre flores de *Opuntia* (Cactaceae).

En lo que se refiere al método de captura, es de notarse que los resultados de este trabajo coinciden con los de Campbell y Hanula (2007), Wilson et al. (2008) y Grundel et al. (2011), quienes recolectaron mayor número

de especies en platos trampa (pero en nivel de familia, Halicidae) que mediante el uso de red entomológica. Se observa que el amarillo ha sido el color más utilizado para los platos trampa porque atrae una gran diversidad de insectos (Leong y Thorp, 1999). No obstante, en algunos estudios realizados con platos trampa de éste y otros colores, como en el de Campbell y Hanula (2007), el mayor número de ejemplares se obtuvo con trampas de color azul. Los autores adjudican este resultado a que en las zonas de muestreo no hay muchas plantas de color amarillo, por lo tanto fue menos efectivo. Otros autores, como Wilson et al. (2008) y Grundel et al. (2011), registraron una preferencia de las abejas por el blanco. Sin embargo, en el presente estudio los resultados arrojaron preferencia por el amarillo, color que coincide con el predominante en la flora de nuestro estado, lo que indica que hay que considerar esta característica para lograr mejores resultados en la obtención de un mayor número de especies.

Los tipos de vegetación donde se recolectaron la mayor parte de las abejas fueron los diferentes matorra-

les, que son la vegetación dominante en el estado (51%), como lo refiere el INEGI (2005) y fue en éstos donde se encontró la mayor riqueza de especies (8 de 11), al igual que en la vegetación de disturbio que, si bien, no se tiene un estimado de la proporción que abarca, el hecho de que en ocasiones no se pueda acceder a ciertas zonas por las características propias de la vegetación o porque son propiedad privada contribuyó en gran medida a que algunos de los muestreos se realizaran a orillas de caminos o en las afueras de las cabeceras municipales, donde el componente principal son plantas de la familia Compositae. Éstas atraen gran número de polinizadores, lo que se explica por la gran riqueza y abundancia de las especies de esta familia. Su amplia distribución, el tipo de inflorescencias (Godínez-García et al., 2004) y el hecho de que se mantengan abiertas todo el día y produzcan abundante cantidad de néctar y polen proporciona un ambiente continuamente favorable para las abejas (Hurd et al., 1980).

En el estado de Nuevo León, las abejas nativas han sido poco estudiadas y su representación en las colecciones entomológicas mexicanas es muy precaria. Curiosamente, existen más ejemplares en colecciones extranjeras, por lo que el presente estudio pretende subsanar esta ausencia de información.

Agradecimientos

A John L. Neff del Central Texas Melittological Institute por la información facilitada y su asesoría con la identificación de algunas de las especies.

Literatura citada

- Alanís-Flores, G. J., G. Cano y M. Rovalo M. 1996. Vegetación y flora de Nuevo León, una guía botánico-ecológica. Impresora Monterrey, Nuevo León. p. 1-9.
- Ascher, J. y J. Pickering. 2010. Discover life's bee species guide. www.discoverlife.org/mp/20q?search=Agapostemon; última consulta 18.III.2010.
- Ayala, R. 1999. Revisión de las abejas sin aguijón de México (Hymenoptera: Apidae: Meliponini). *Folia Entomológica Mexicana* 106:1-123.
- Ayala, R., T. L. Griswold y D. Yanega. 1996. Apoidea (Hymenoptera). In *Biodiversidad y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento*, J. Llorente B., A. N. García y E. González (eds.). UNAM/CONABIO, México, D. F. p. 423-464.
- Ayala, R., T. L. Griswold y S. H. Bullock. 1998. Las abejas nativas de México. In *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 179-225.
- Buchmann, S. L. y G. P. Nabhan. 1996. *The forgotten pollinators*. Island, Washington, D.C. 292 p.
- Campbell, J. W. y J. L. Hanula. 2007. Efficiency of Malaise traps and colored pan traps for collecting flower visiting insects from three forested ecosystems. *Journal of Insect Conservation* 11:399-408.
- Canto-Aguilar, M. A. y V. Parra-Tabla. 2000. Importance of conserving alternative pollinators: assessing the pollination efficiency of the squash bee, *Peponapis limitaris* in *Cucurbita muschata* (Cucurbitaceae). *Journal of Insect Conservation* 4:203-210.
- Contreras-Escareño, F., C. Echazarreta G., M. Vázquez G., J. A. Vázquez G. y F. Becerra-Guzmán. 2008. Diversidad de abejas sin aguijón en dos comunidades de la Sierra de Manantlán Jalisco, México. *Revista Apitec* 69:4-11.
- Dafni, A. y C. O'Toole. 1994. Pollination syndromes in the Mediterranean: Generalisations and peculiarities. In *Plant-animal interactions in Mediterranean-type ecosystems*, M. Arianoutsou y R. H. Groves (eds.). Kluwer Academic, Dordrecht, Netherlands. p. 125-135.
- Daily, G. C. (ed). 1997. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*. Island, Washington, D.C. 392 p.
- Dias, B. S. F., A. Raw y V. L. Imperatriz-Fonseca. 1999. International pollinators initiative: The Sao Paulo declaration of pollinators. Report on the recommendations of the workshop on the conservation and sustainable use of pollinators in agriculture with emphasis on bee. Brazilian Ministry of the Environment, Brasilia. 79 p.
- Droege, S. (comp). 2008. The very handy manual: how to catch and identify bees and manage a collection. www.nbi.gov/images/uploaded/152986_1215796993080_Handy_Bee_Manual_Jun_2008.pdf; última consulta: 2.IV.2009.
- Engel, M. S., I. A. Hinojosa D. y O. Yáñez O. 2007. The *Augochlora* like *Dialictus* from Guatemala and Southern México (Hymenoptera: Halictidae). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 23:125-134.
- Fierros-López, H. E. 2008. Estudio de ordenamiento ecológico territorial de Jalisco, diagnóstico de los subsistemas. www.acude.udg.mx/jalisciencia/diagnostico/biotico/faunajalisco/abejas/anexo/htm; última consulta: 7.X.2008.
- Godínez-García, L. M., I. Hinojosa-Díaz y O. Yáñez-Ordóñez. 2004. Melitofauna (Insecta: Hymenoptera) de algunos bosques mesófilos de montaña. In *Biodiversidad de la sierra Madre Oriental*, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Las Prensas de Ciencias, México, D. F. p. 321-337.
- Golubov, J., M. C. Mandujano, A. J. Martínez y J. López-Portillo. 2010. Bee diversity on nectarful and nectarless honey mesquites. *Journal of Insect Conservation* 14:217-226.
- Grundel, R., K. J. Frohnapple, R. P. Jean y N. B. Pavlovic. 2011. Effectiveness of bowl trapping and netting for inventory of a bee community. *Environmental Entomology* 40:374-380.
- Hurd, P. D. y E. G. Linsley. 1975. The Principal *Larrea* Bees of

- the southwestern United States (Hymenoptera: Apoidea). *Smithsonian Contributions to Zoology* 193:1-74.
- Hurd, P. D., W. E. LaBerge y E. G. Linsley. 1980. *Principal Sunflower Bees of North America with Emphasis on the Soutwestern United States* (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 158 p.
- INEGI, 1986. *Síntesis geográfica del estado de Nuevo León*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D. F.
- INEGI. 2005. Información nacional por entidad y municipio. Medio ambiente. <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?ent=19>; última consulta: 16.III.2010.
- Janjic, J. y L. Packer. 2003. Phylogeny of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *Systematic Entomology* 28:101-124.
- Labougle, J. M. 1990. *Bombus* de México y América Central (Hymenoptera: Apidae). *Science Bulletin, The University of Kansas* 54:35-73.
- Leong, J. M. y R. W. Thorp. 1999. Colour-coded sampling: The pan colour preferences of oligolectic and nonoligolectic bees associated with a vernal pool plant. *Ecological Entomology* 24:329-335
- Meléndez-Ramírez, V., S. Magaña-Rueda, V. Parra-Tabla, R. Ayala y J. Navarro. 2002. Diversity of native bees visitors of cucurbit crops (Cucurbitaceae) in Yucatán, Mexico. *Journal of Insect Conservation* 6:135-147.
- Meléndez, R. V. 2006. Conservación de abejas y polinización de cultivos en Yucatán México. *Segundas Jornadas de Polinización en Plantas Hortícolas*, 19-21 abril 2005, Centro de Investigación y Formación Agraria (CIFA), La Mojonera, Almería. p. 236-244.
- Meneses, C. L., V. Meléndez, V. Parra-Tabla y J. Navarro. 2010. Bee diversity in a fragmented landscape of the Mexican neotropic. *Journal of Insect Conservation* 1:323-334.
- Michener, C. D, R. J. McGlinley y B. Danforth. 1994. *The bee genera of North and Central America* (Hymenoptera: Apoidea). Smithsonian Institution Press, Washington. D.C. 9 p.
- Michener, C. D. 2000. *The bees of the world*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 913 p.
- Mitchell, T. B. 1960. *Bees of the Eastern United States*. I. Technical Bulletin (North Carolina Agricultural Experiment Station) 141. p. 1-538. [Introduction, Andrenidae, Colletidae, Halictidae, Mellitidae]. <http://insectmuseum.org/easternBees.php>; última consulta: 31.III. 2009
- O'Toole, C. 1993. Diversity of native bees and agroecosystems. *In* Hymenoptera and biodiversity. Third Quadrennial Symposium of the International Society of Hymenopterists, 1995, J. La Salle y I. Gauld (eds.). London. CABI, Wallingford p. 69-106.
- Smith-Pardo, A. 2005. The bees of the genus *Neocorynura* of México (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini). *Folia Entomológica Mexicana* 44:165-193.
- Raine, N. E., A. Sharp P. y G. N. Stone. 2007. Plant-pollinator interactions in a Mexican *Acacia* community. *Arthropod-Plant Interactions* 1:101-117.
- Ramírez-Freire, L. 2008. La floración de cinco especies de cactáceas y sus insectos asociados en el Área Natural Protegida "Sierra Corral de los Bandidos" municipio de García, Nuevo León. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, San Nicolás de los Garza, Monterrey. 135 p.
- Roberts, R. B. 1972. Revision of the bee genus *Agapostemon* (Hymenoptera: Halictidae). *The University of Kansas Science Bulletin* 49:437-590.
- Treviño-Garza, E. J., C. Cavazos-Camacho y O. A. Aguirre-Calderón. 2001. Distribución y estructura de los bosques de galería en dos ríos del centro sur de Nuevo León. *Madera y Bosques* 7:13-25.
- Wilson, J. S., T. Griswold y O. Messinger. 2008. Sampling bee communities (Hymenoptera: Apiformes) in a desert landscape: Are pan traps sufficient? *Journal of the Kansas Entomological Society* 81:288-300.
- UNIBIO. 2011. CNIN/Abejas de México/Apodea. *In* Unidad de Informática para la Biodiversidad, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. <http://unibio.unam.mx/minidigir/main.jsp?accion=sc&colecciones=CNIN>; última consulta: 02.II.2011.
- Yáñez-Ordóñez, O. e I. Hinojosa-Díaz. 2004. La Colección Himenopterológica (Insecta) del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" de la Facultad de Ciencias, UNAM, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:167-197.

Apéndice 1. Especies recolectadas.***Agapostemon angelicus* / *A. texanus***

NUEVO LEÓN. *Agualeguas*: 41 ♀, ejido Rancho Nuevo, 407965E 2912229N, 345 m, 14 III 2010, en platos azul (7), blanco (5) y amarillo (29), matorral espinoso tamaulipeco. *Allende*: 1 ♀, camino Raíces-La Trinidad, 396609E 2792757N, 488 m, 22 III 2009, en *Ehretia anacua*, Vegetación de Disturbio. *China*: 2 ♀, carretera China-Terán, 473095E 2824306N, 207 m, 27 VI 2009, en *Helianthus annuus*, vegetación de disturbio (ruderal). *Dr. Arroyo*: 1 ♀, carretera a Matehuala, 368786E 2622056N, 1956 m, 15 XI 2009, en plato amarillo, matorral desértico micrófilo. *Galeana*: 59 ♀, Llano de la Soledad, 325417E 2756154N, 1885 m, 10 IV 2010, en platos azul (8), blanco (18) y amarillo (3), matorral de gobernadora (*Larrea tridentata*); 1 ♀, camino a ejido El Pinal 336070E 2785806N, 2173 m, 1 V 2010, en plato amarillo, ecotono de matorral desértico y bosque de pino (*Pinus cembroides*). *Mier y Noriega*: 3 ♀, 384675 E 2590154N, 1641 m, 14 XI 2009, en platos blancos (2) y amarillo (1), matorral desértico micrófilo. *Rayones*: 3 ♀, carretera Rayones-Casillas a 2.7 km de cabecera municipal, 389265E 2768265N, 887 m, 16 V 2009, en plato blanco (1) y amarillo (2), vegetación de disturbio (huerto de nogal de *Carya illinoensis*).

***Agapostemon leunculus* Vachal, 1903**

En el presente estudio no se obtuvieron ejemplares de esta especie; sin embargo se informó que fue recolectado en 1976 en la localidad de Chipinque (Ascher y Pickering, 2010).

***Agapostemon melliventris* Cresson, 1874**

Agapostemon fasciatus Crawford, 1901

Halictus (Agapostemon) plurifasciatus Vachal, 1903

Agapostemon digueti Cockerell, 1924

NUEVO LEÓN. *China*: 2 ♀, Parque Estatal El Cuchillo, 472967E 2837230N, 205 m, 27 VI 2009, en plato azul y blanco, vegetación de disturbio; 2 ♀, carretera China-Terán, 473095E 2824306N, 207 m, 27 VI 2009, en *Helianthus annuus* y *Partenium argentatum*, vegetación de disturbio (ruderal). *Mina*: 1 ♀, ex hacienda del Muerto, 340909E 2874933N, 632 m, 25 VII 2009, en plato blanco, matorral bajo subinermie. *Sabinas Hidalgo*, 8 ♀, 379147E 2930982N, 370 m, 12 IX 2009, en *Leucophyllum frutescens*, matorral submontano; Avenida Principal, 1 ♀, 380449 E 2931453 N, 317 m, 12 IX 2009, en *Leucophyllum frutescens*.

***Agapostemon nasutus* Smith, 1853**

NUEVO LEÓN. *Rayones*: 1 ♀, carretera Rayones-Casillas, 389265E 2768265N, 887 m, 16 V 2009, en plato amarillo, vegetación de disturbio (huerto de nogal de *Carya illinoensis*). *Gral. Terán*: 1 ♂, a orillas del río Pilón, 431092E 2793197N, 335 m, 27 VI 2009, en *Ludwigia octovalis*, vegetación riparia.

***Agapostemon obliquus* (Provancher, 1888)**

Augochlora obliqua Provancher, 1888

Agapostemon cockerelli Crawford, 1901

NUEVO LEÓN. *Mina*: 1 ♀, ex hacienda del Muerto, 630 m, 21 XII 2008, en *Eysenhardtia texana*, matorral desértico micrófilo. *Rayones*: 1 ♀, carretera Rayones-Casillas, 389265E 2768265N, 887 m, 16 V 2009, en plato azul, vegetación de disturbio (huerto de nogal de *Carya illinoensis*). *San Nicolás de los Garza*: 2 ♀, Cd. Universitaria, 368838 E 2846320 N, 520 m, en *Leucophyllum frutescens* y plato azul, zona de disturbio (jardín desértico en área urbana). *Sabinas Hidalgo*, 2 ♀, 379147E 2930982N, 324 m, en *Leucophyllum frutescens*, vegetación de disturbio (ruderal); 4 ♀, carretera Sabinas-Villaldama, 376436E 2930246N, 336 m, plato amarillo (3) y azul (1), vegetación de disturbio. *Dr. Arroyo*: 1 ♀, carretera a Matehuala, 368786E 2622056N, 1956 m, 15 XI 2009, en plato amarillo, matorral desértico micrófilo.

***Agapostemon splendens* (Lepeletier, 1841)**

Halictus splendens Lepeletier, 1841

Agapostemon aeruginosus Smith, 1853

NUEVO LEÓN. *Aramberri*: 1 ♂, camino a Sandia, 393020 E 2681970N, 1758 m, 19 VIII 2009, en Compositae, vegetación de disturbio (ruderal).

***Agapostemon texanus* Cresson, 1872**

Agapostemon texanus subtilior Cockerell, 1898

Agapostemon borealis Crawford, 1901

Agapostemon californicus Crawford, 1901

Halictus (Agapostemon) brachycerus Vachal, 1903

Agapostemon texanus iowensis Cockerell, 1910

Agapostemon proscriptus Cockerell, 1912

Agapostemon joseanus Friese, 1917 [1916]

Apéndice 1. Continúa.

Agapostemon sulfuripes Friese, 1917 [~1916~]

Agapostemon cyanozonus Cockerell, 1924

Agapostemon proscriptellus Cockerell, 1924

Agapostemon texanus vandykei Cockerell, 1925

Agapostemon californicus psammobius Cockerell, 1937

Agapostemon angelicus idahoensis Michener, 1937

Agapostemon californicus clementinus Cockerell, 1939

NUEVO LEÓN. *China*: 1 ♂, carretera China-Terán, 473095E 2824306, 207 m, 27 VI 2009, en *Helianthus annuus*, vegetación de disturbio (ruderal). *Los Herrera*: 1 ♂, brecha a Rancho San José, 4509102E 2863255 N, 201 m, 28 VI 2009, en plato amarillo, matorral mediano espinoso.

Agapostemon tyleri Cockerell, 1917

NUEVO LEÓN. *China*: 4 ♀, 472967E 2837230N, 205 m, 27 VI 2009, en plato amarillo (1), azul (2) y blanco (1), vegetación de disturbio. *Dr. Arroyo*: 2 ♂, 368787E y 2622056N, 1956 m, 15 XI 2009, en plato amarillo, matorral desértico micrófilo. *Galeana*: 37 ♀, Llano de la Soledad, 325417E y 2756154N, 1885 m, 10 IV 2010, en plato amarillo (17), azul (9) y blanco (11), matorral de gobernadora (*Larrea tridentata*); 4 ♀, camino al Pinal, 333728E 2780526N, 2173 m, 1 V 2010, en plato azul (1) y blanco (3), ecotono de matorral desértico y bosque de pino (*Pinus cembroides*); 3 ♀, camino a ejido 18 de Marzo, 400517E 2731711N, 1853 m, 16 IV 2009, en *Opuntia* sp., bosque de pino (*P. pseudostrobus*). *García*: 15 ♀, ANP sierra Corral de los Bandidos, 324858E 2838204N, 1250 m, 11 VII 2009, en plato amarillo (8) y blanco (7), matorral desértico micrófilo. *Los Herrera*: 1 ♂, brecha a Rancho San José, 459102E 2863255N, 201 m, 28 VI 2009, en plato blanco, matorral mediano espinoso. *Mier y Noriega*: 4 ♀, 384675E 2590154N, 1641 m, 14 XI 2009, en plato azul (2) y blanco (2), matorral desértico micrófilo. *Mina*, 1 ♂, camino al Espinazo, 307713E 2914833N, 703 m, 4 X 2009, plato amarillo, matorral bajo subinermes. *Rayones*: 4 ♀, carretera Galeana-Rayones, 392043E 2756018N, 1436 m, 17 IV 2009, en *Opuntia microdasys*, matorral submontano; 2 ♀, carretera de Rayones-Casillas, 389265E 2768265N, 887 m, 16 V 2009, en plato amarillo, vegetación disturbio (huerto de nogal de *Carya illinoensis*). *Santa Catarina*: 8 ♀, cañón de la Huasteca, 360506E 2828103N, 844 m, 3 IV 2010, en plato amarillo (7) y blanco (1), matorral desértico micrófilo.

Agapostemon sp. A

NUEVO LEÓN. *Mina*: 1 ♂, 340909E y 2874933N, 632 m, 25 VII 2009, en plato amarillo, matorral bajo subinermes.

Agapostemon sp. B

NUEVO LEÓN. *China*: 1 ♂, El Cuchillo, 472967E 2837230N, 205 m, 27 VI 2009, en plato amarillo (1), vegetación de disturbio; 1 ♂, carretera China-Terán, 473095E y 2824306N, 207 m, 27 VI 2009, en *Helianthus annuus*, vegetación de disturbio,

Agapostemon sp. 1

NUEVO LEÓN. *Mina*: 6 ♀, camino al Espinazo, 307714 E y 2914833 N, 703 m, 4 X 2009, en plato amarillo (2), blanco (1) y azul (3), matorral bajo subinermes.

Agapostemon sp. 2

NUEVO LEÓN. *Galeana*: 1 ♀, Llano de la Soledad, 325417 E y 2756154 N, 1885 m, 10 IV 2009, en plato amarillo, matorral de gobernadora (*Larrea tridentata*).



Estructura y desarrollo del ginostemio en *Dichromanthus michuacanus* (Orchidaceae, Spiranthinae)

Gynostemium structure and development in *Dichromanthus michuacanus* (Orchidaceae, Spiranthinae)

Coyolxauhqui Figueroa¹✉, Gerardo A. Salazar¹, Teresa Terrazas¹ y Patricia Dávila²

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

²Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios s/n, Los Reyes Iztacala 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

✉ cfigueroa@ibiologia.unam.mx

Resumen. Se describe e ilustra la morfología y el desarrollo floral de *Dichromanthus michuacanus*, con énfasis en el ginostemio. Se examinaron inflorescencias en diferentes estadios de desarrollo mediante microscopía electrónica de barrido y microscopía de luz. Los órganos florales se diferencian en dirección adaxial-abaxial en el orden siguiente: sépalos laterales, labelo, pétalos, antera y sépalo dorsal. Los ápices carpelares aparecen después, entre la antera y el labelo. Inicialmente hay alargamiento de antera y carpelo medio; el ápice de este último da origen al estigma, rostelo y viscidio y los ápices de los carpelos laterales no contribuyen a la superficie receptiva del estigma. El remanente rostelar es angostamente triangular y el viscidio lo envaina; en la antesis se aprecia una zona de ruptura entre ambas estructuras. Al final del desarrollo crece la parte columnar. La organogénesis temprana de *D. michuacanus* es similar a la de otros géneros de Spiranthinae y las diferencias estructurales entre las flores se generan en etapas tardías del desarrollo. La estructura del rostelo y viscidio muestra una correspondencia con la morfología del polinizador (*Bombus diligens*, Apidae); el angosto viscidio de *D. michuacanus* se adhiere a la superficie dorsal de la lengua del insecto.

Palabras clave: antera, carpelos, estigma, ginostemio, ontogenia, polinización, rostelo, viscidio.

Abstract. Floral morphology and development of *Dichromanthus michuacanus*, with an emphasis on the gynostemium, are described and illustrated. Inflorescences at different stages of development were examined by means of scanning electron microscopy and light microscopy. The floral organs differentiate in an adaxial-abaxial direction, in the following sequence: lateral sepals, labellum, petals, anther and dorsal sepal. The carpel apices appear last between the anther and the labellum. Initially there is elongation of the anther and the median carpel; the latter gives rise to the stigma, rostellum and viscidium, and the lateral carpels do not contribute to the stigmatic receptive surface. The rostellum remnant is narrowly triangular and the viscidium sheaths it almost entirely; at anthesis, a zone of rupture between both structures is evident. The columnar part arises at the end of development. Early organogenesis of *D. michuacanus* is similar to that of other genera of Spiranthinae studied previously and the structural differences observed originate at the later stages. The structure of the rostellum and viscidium shows a correspondence with the morphology of the pollinator (*Bombus diligens*, Apidae); the narrow viscidium of *D. michuacanus* adheres to the dorsal surface of the tongue of the insect.

Key words: anther, carpels, stigma, gynostemium, ontogeny, pollination, rostellum, viscidium.

Introducción

La subtribu Spiranthinae es un grupo de orquídeas predominantemente terrestres con distribución neotropical (excepto por el género *Spiranthes* s.s.) que incluye 40 géneros y ca. 400 especies (Salazar, 2003). Está ubicada en la tribu Cranichideae de la subfamilia Orchidoideae

(Chase et al., 2003; Salazar et al., 2003, 2009; Figueroa et al., 2008). La circunscripción genérica en la subtribu se ha basado casi exclusivamente en características del ginostemio, particularmente el rostelo (la porción no receptiva del lóbulo medio estigmático, una parte de la cual se diferencia en el viscidio; Richard, 1817; Dressler, 1993; Kurzweil, 1987a, 1987b, 1998). El énfasis que se ha hecho en el uso de unos cuantos caracteres florales, evaluados de manera intuitiva, para clasificar un grupo tan grande de especies, ha dado como resultado notables inconsistencias en la deli-

mitación de los géneros (Schlechter, 1920; Garay, 1982; Balogh, 1982; Szlachetko, 1995; Salazar, 2003; Salazar et al., 2003, 2011).

Por otra parte, pocos trabajos han investigado de manera comparativa la estructura del ginostemio de las *Spiranthinae*. El de Rasmussen (1982) fue el primer estudio comparativo de la morfología y desarrollo del ginostemio de las orquídeas “neottioides”, un grupo polifilético en el cual estaba incluida la subtribu *Spiranthinae*. Dicho estudio comprendió representantes de 6 géneros de la subtribu con descripción sucinta de la morfología del ginostemio en post-antesis. Por otra parte, Greenwood (1982) estudió el viscidio en numerosas *Spiranthinae* mexicanas y planteó la existencia de 2 tipos principales, que denominó “tipo cojín” y “tipo cuña”. Sin embargo, indicó que su estudio se basó en una fracción de los géneros y especies conocidos en la subtribu, siendo necesario estudiar más taxa para verificar la generalidad de sus observaciones. Kurzweil (1988), en un estudio comparativo del desarrollo de las orquídeas “neottioides”, observó algunas etapas de la ontogenia del ginostemio de una especie de *Cyclopogon* sp. (*Spiranthinae*). Más recientemente, Szlachetko y Rutkowski (2000) presentan descripciones generales de los 51 géneros que reconocen en *Spiranthinae*; sin embargo, las descripciones no son completamente comparables y sólo se refieren a los ginostemios en post-antesis.

No existen trabajos previos que investiguen en detalle el desarrollo y la morfología post-antesis del ginostemio de una especie de la subtribu *Spiranthinae*. En el presente estudio se describe la morfología post-antesis y la ontogenia floral de *Dichromanthus michuacanus* (Lex.) Salazar et Soto Arenas, con énfasis en el ginostemio, con el fin de sentar una base para posteriores estudios comparativos del desarrollo y la estructura floral de la subtribu *Spiranthinae*. También se examina la relación entre la estructura y la función de las partes del ginostemio con la polinización y se discute la homología de las estructuras reproductivas florales en el contexto de la familia Orchidaceae, un tópico históricamente debatido.

Materiales y métodos

Recolección del material. Se obtuvieron inflorescencias de material fresco en diferentes estadios de desarrollo durante visitas a varias localidades del Estado de México, con los siguientes números de colecta: *Figueroa* 192, 260, 263; *Salazar* 6047 7250; *Soto* 10166 (ejemplares de respaldo en el herbario MEXU). Se enfatizó la obtención de inflorescencias que presentaron primordios florales para la observación desde la diferenciación inicial de los órganos de la flor hasta flores en post-antesis. Las inflorescencias se fijaron en FAA (5% formalina, 5% ácido acético, 50% etanol;

Sass, 1958), y permanecieron en el fijador al menos durante 24 h; posteriormente fueron lavadas con agua y almacenadas en etanol al 50% hasta su procesamiento.

Morfología del ginostemio en post-antesis. Las flores abiertas se disectaron bajo un estereomicroscopio (Stemi SV 6, Carl Zeiss) y fueron fotografiadas con una cámara digital (Coolpix 5200, Nikon).

Microscopía electrónica de barrido. Las muestras se deshidrataron en una serie de alcoholes graduales (etanol 50%, 70%, 80%, 90% y 3 cambios en 100%), permaneciendo durante 48 h en cada cambio. Posteriormente se secaron a punto crítico y se les recubrió con oro para su observación en un microscopio electrónico Hitachi S-2460 N, operado a 15 kv. Las micrografías se tomaron con una cámara Pentax Z10, usando película de 35 mm Kodak 100 TMAX. Los negativos se digitalizaron con un escáner Nikon Super Coolscan 5000.

Anatomía. A partir de las observaciones de la microscopía electrónica de barrido se eligieron 6 etapas del desarrollo floral para su estudio mediante cortes anatómicos: 1), organogénesis inicial; 2), surgimiento del ápice del carpelo medio y carpelos laterales; 3), inicio de diferenciación del viscidio; 4), viscidio diferenciado antes de la antesis; 5), ginostemio en antesis y 6), ginostemio en post-antesis. Las muestras se deshidrataron con alcohol isopropílico durante 12 h por cada concentración en un cambiador Fisher Tissue-maton y posteriormente se incluyeron en parafina. Con un micrótopo American Optical Company 820 se obtuvieron secciones transversales y longitudinales de 10 µm de grosor que se tiñeron con safranina verde-rápido y se montaron en resina sintética. Las preparaciones permanentes se observaron y fotografiaron en un microscopio óptico Olympus BX51 con cámara digital Evolution LC Color.

Resultados

Morfología floral de *Dichromanthus michuacanus*. La inflorescencia es un racimo terminal con las flores densamente arregladas en varias espirales (Fig. 1A). Las flores son tubulares con los ápices de los segmentos recurvados; su coloración varía de blanco a verde o amarillo intenso. Los segmentos florales tienen nervaduras longitudinales verde oscuro, con superficie exterior de pilosa a lanada (Figs. 1B, C). El margen interior de los pétalos está adherido al sépalo dorsal; el labelo envuelve parcialmente el ginostemio y sus márgenes laterales están adheridos a los lados del ginostemio al nivel del estigma. En la base del labelo se encuentra el nectario, que es acanalado (Fig. 1D). La adhesión del labelo a la columna resulta en un pasaje estrecho por el que se accede al nectario. El ginostemio es recto, de color verde y pubescente ventralmente; la antera es dorsal y erecta, mientras que el estigma es ventral. La

base de la antera se ubica en una cavidad con márgenes membranáceos, el clinandrio (Fig. 1F). La parte apical del ginostemio está formada por el rostelo, cuya superficie ventral constituye la porción adhesiva del viscidio. Este último es subulado y del tipo cojín (Greenwood, 1982; Figs. 1E-G). Los 2 polinios son alargados y sulcados longitudinalmente, con sus porciones apicales adheridas a la superficie dorsal del viscidio (Fig. 1J). Tras la remoción del viscidio con los polinios (= polinario), lo que queda del rostelo es una proyección rígida y angosta que constituye el remanente rostelar (Figs. 1H, I). El estigma es una superficie transversalmente elíptica, lustrosa y viscosa al tacto, algo convexa, con los lados ligeramente curvados hacia atrás (Figs. 1E, G, H). En material fijado, la superficie estigmática consiste en una superficie convexa con papilas digitiformes de 50-300 μm y perpendiculares a la capa de células prosenquimáticas subyacentes (Fig. 3J) que de acuerdo con Dannenbaum et al. (1989) corresponde a un estigma del tipo II A.

Desarrollo floral. El desarrollo se inicia cuando el primordio floral surge en la axila de la bráctea como una protuberancia transversalmente elíptica (Fig. 2A); en el nivel tisular se observan divisiones iniciales periclinales seguidas por otras anticlinales. A continuación aparece una depresión transversal en su parte central debido al crecimiento más rápido del tejido periférico, que forma un reborde (Fig. 2B). Del margen adaxial del reborde del primordio, primero se diferencian los sépalos laterales, seguidos por el labelo y los pétalos hacia el interior (Figs. 2B, C); posteriormente se diferencia la antera y subsecuentemente surge el sépalo dorsal (Figs. 2C, D). Los segmentos del perianto crecen a lo largo y ancho adquiriendo su estructura laminar (Fig. 3A) y la antera también incrementa su tamaño.

Una vez que la antera ha crecido, se observa la aparición del ápice del carpelo medio entre la antera y el labelo (Figs. 2E, 3B). Dicho ápice consiste primero en una protuberancia redondeada (Fig. 2E) que se alarga rápidamente hasta alcanzar aproximadamente la misma longitud que la antera (Figs. 2F-G, 3B-D). Al tiempo que se inicia el alargamiento del ápice del carpelo medio, aparecen frente a éste 2 pequeñas prominencias redondeadas y fusionadas de manera congénita que constituyen los ápices de los carpelos laterales (Figs. 2E, 3C). Posteriormente, estas 2 prominencias forman el reborde inferior del estigma y son indistinguibles en la antesis (Fig. 2H).

Cuando ocurre el alargamiento del carpelo medio, pero antes de que éste iguale a la antera en longitud, se inicia la diferenciación del viscidio. El viscidio se encuentra en la porción apical del rostelo, es decir, la porción del carpelo medio que no formará parte del tejido receptivo del estigma. La diferenciación es visible superficialmente

porque el ápice del rostelo se ensancha ligeramente y se observa una desorganización de las hileras de células epidérmicas (Fig. 2F). En esta etapa, las células que formarán el viscidio son parenquimatosas e isodiamétricas (Fig. 3F).

Durante la diferenciación del viscidio, las células de la superficie ventral del rostelo se alargan anticlinalmente y tienen protoplastos densos (Fig. 3G). En esta etapa también se inicia la diferenciación del estigma (Figs. 2G-H) y se observa el crecimiento de las papilas en la parte basal del ápice del carpelo medio. El reborde formado por los ápices de los carpelos laterales no desarrolla papilas.

Poco antes de la antesis, en el viscidio las células del parénquima se diferencian en 2 grupos; las de posición ventral, que tienen protoplastos densos y generalmente están alargadas anticlinalmente (transversalmente al eje de la columna) y las dorsales que son isodiamétricas de tamaño diverso (Fig. 3H). El haz vascular del carpelo medio, que llega hasta el rostelo, termina donde comienza el viscidio.

A partir de la diferenciación del estigma y el viscidio, cuando el rostelo ha alcanzado la longitud de la antera, se forma la parte "columnar" del ginostemio por crecimiento intercalar, lo que hace que el estigma y el rostelo se alejen de la base (Fig. 2I). En ninguna fase se observan estructuras que pudieran interpretarse como estaminodios. Los segmentos del perianto y el ginostemio adquieren su forma y tamaño definitivos justo antes de la antesis y se desarrolla entonces la pubescencia en la superficie ventral de la parte columnar del ginostemio (Fig. 2K).

Durante la antesis, las papilas digitiformes del estigma alcanzan su máxima longitud; la superficie estigmática presenta la película viscosa que secretan las papilas y le da su aspecto brillante, y permite la adhesión de fragmentos de polinios durante la polinización. El reborde inferior del estigma, formado por los ápices carpelares laterales fusionados, no tiene papilas pero está cubierto por la misma sustancia viscosa y brillante que cubre el resto del estigma (Fig. 3J).

La antera es uninervada, con el haz vascular anficribal rodeado por una vaina de parénquima. El haz termina en el conectivo ubicado entre las 2 tecas. El endotecio presenta engrosamientos secundarios de la pared a manera de barras anticlinales paralelas, correspondiendo al tipo IIIb propuesto por Freudenstein (1991). La parte columnar es relativamente corta.

En la antesis, la epidermis dorsal del viscidio, a la cual se adhieren los polinios, consta de células comparativamente grandes más o menos cuadradas, mientras que la epidermis ventral consta de células rectangulares papilosas, alargadas periclinalmente (Fig. 3H). En el interior del viscidio, la mayor parte del volumen hacia el lado ventral está compuesta de células alargadas tangencialmente con protoplastos densos y grandes vacuolas (Fig. 3H). Al

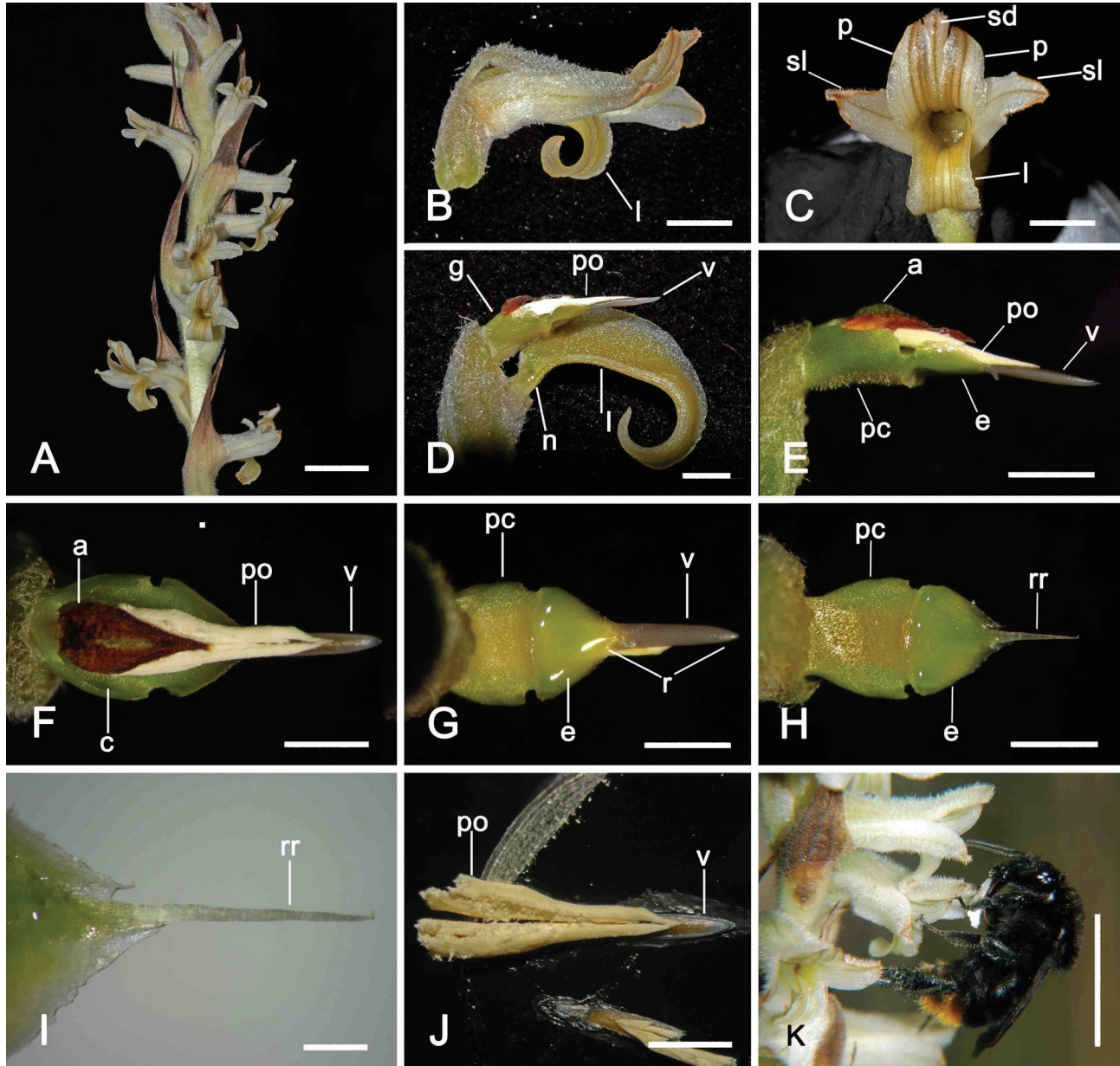


Figura 1. Morfología floral de *Dichromanthus michuacanus* (basada en Salazar 7250, MEXU.). A, Inflorescencia; B, flor en vista lateral; C, flor en vista frontal; D, labelo y ginostemio en vista lateral con el labelo cortado longitudinalmente; E, ginostemio en vista lateral; F, ginostemio en vista dorsal; G, ginostemio en vista ventral antes de la remoción del polinario; H, ginostemio en vista ventral tras la remoción del polinario, mostrando el remanente rostelar; I, acercamiento del remanente rostelar en vista ventral; J, polinario en vista dorsal; K, polinización de *D. michuacanus* por *Bombus diligens* en el Estado de México. Abreviaturas: a, antera; c, clinandrio; e, estigma; g, ginostemio; l, labelo; n, nectario; pc, parte columnar del ginostemio; p, pétalos; po, polinio; rr, remanente rostelar; sd, sépalo dorsal; sl, sépalos laterales; v, viscidio. Escalas: A, K= 1 cm; B, C= 0.5 cm; D-H, J= 2mm; I= 0.5 mm.

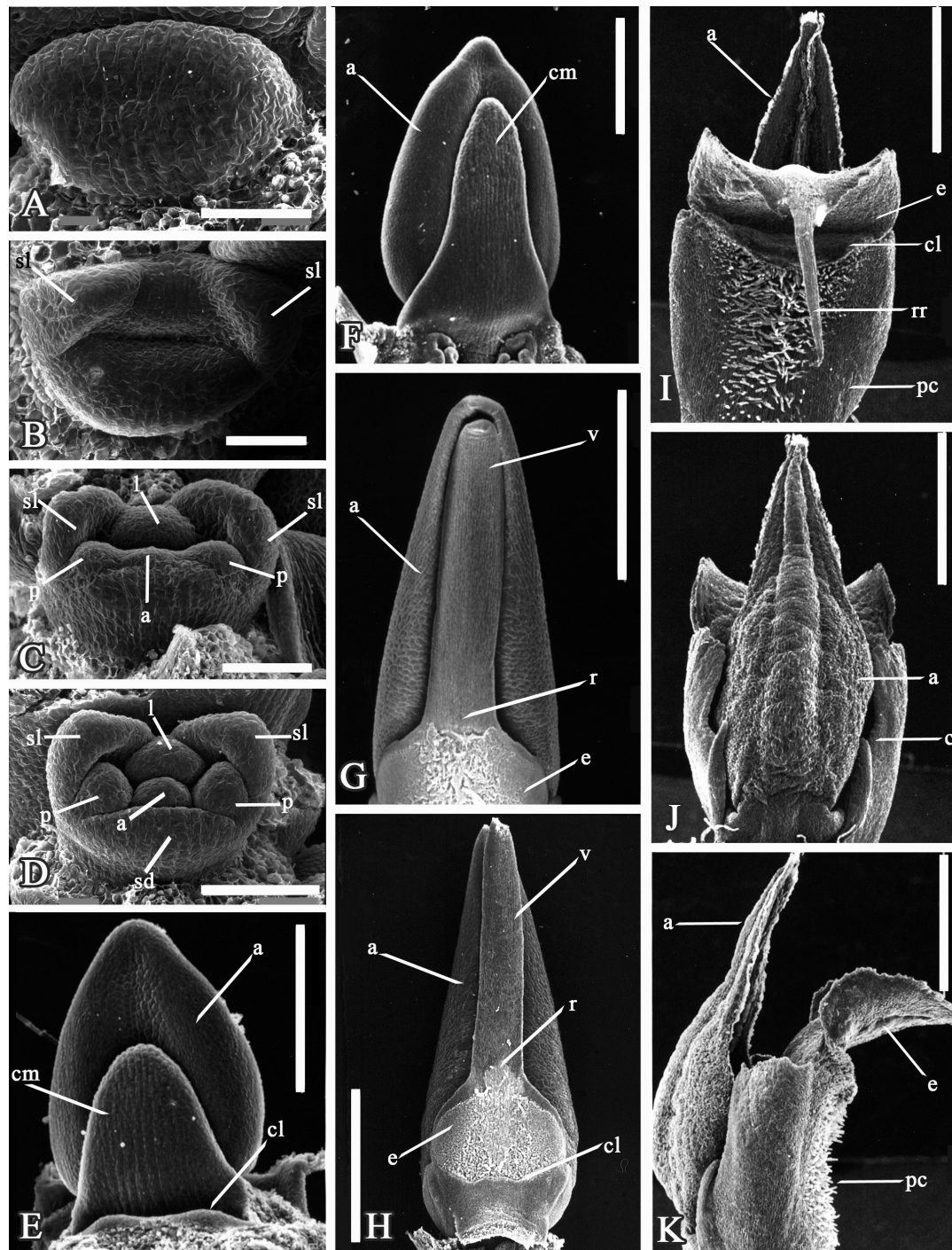


Figura 2. Desarrollo floral de *D. michuacanus*, microscopía electrónica de barrido. A, primordio floral elíptico; B, iniciación de los sépalos laterales; C, iniciación de los pétalos; D, flor completa; E, flor sin perianto mostrando el carpelo medio y los laterales; F, antera y carpelo medio en desarrollo; G, viscidio empezando a diferenciarse; H, zona receptiva del estigma y viscidio diferenciados y ápices fusionados de los carpelos laterales; I, vista ventral del ginostemio en antesis mostrando la antera; J, vista dorsal del ginostemio en antesis mostrando la antera; K, vista lateral del ginostemio. *Abreviaturas:* a, antera; c, clinandrio; cl, ápices de los carpelos laterales; cm, ápice del carpelo medio; e, estigma; l, labelo, p, pétalos; pc, parte columnar del ginostemio, r, rostellum; rr, remanente rostellar, sd, sépalo dorsal; sl, sépalos laterales, v, viscidio. A-D en posición no resupinada; E-K en posición resupinada. *Escala:* A, B= 100 µm; C, D= 200 µm; E= 400 µm; F= 500 µm; G-K= 2 mm.

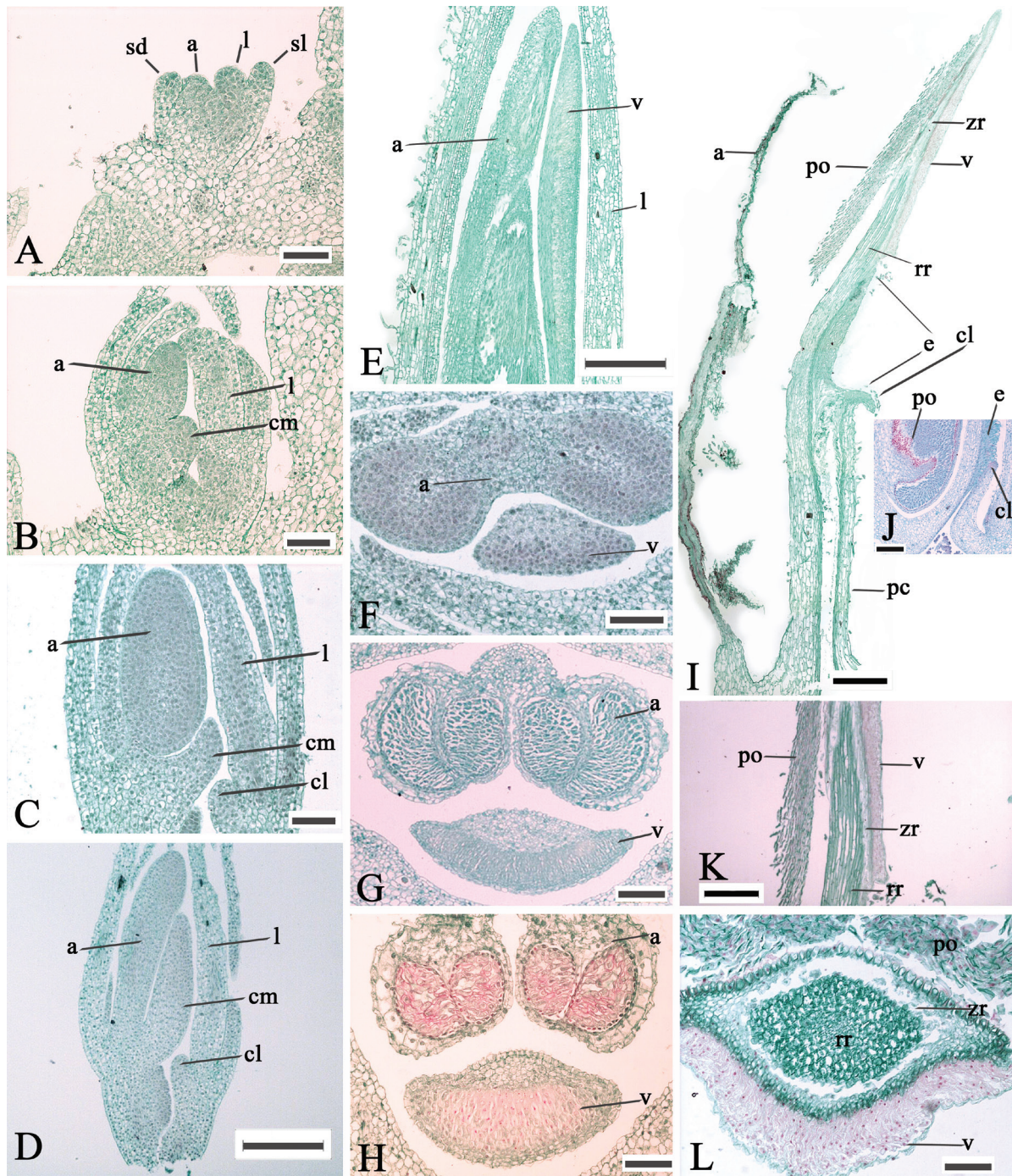


Figura 3. Diferentes etapas de desarrollo floral de *D. michuacanus*, de microscopía de luz. A, organogénesis temprana, indicando sépalos, antera y labelo; B, diferenciación del ápice del carpelo medio; C, diferenciación de los ápices de los carpelos laterales; D, carpelo medio alargado, casi de la misma longitud que la antera, viscidio iniciando su desarrollo; E, corte transversal del viscidio y antera en diferenciación; F, corte longitudinal del viscidio casi completamente diferenciado; G, corte transversal del viscidio justo antes de la antesis; H, viscidio al inicio de la antesis y antera con algunos engrosamientos del endotecio; I, corte longitudinal del ginostemio en post-antesis; J, corte longitudinal del ginostemio en post-antesis mostrando el estigma; K, corte longitudinal del viscidio en post-antesis, obsérvese la zona de ruptura; L, corte transversal del viscidio en post-antesis. *Abreviaturas:* a, antera; cl, ápices de los carpelos laterales; cm, ápice del carpelo medio; e, estigma; l, labelo; po, polinios; rr, remanente rostelar; sl, sépalos laterales; v, viscidio; zr, zona de ruptura. *Escala:* A-C, G-H, L= 100 μ m; D-F, I-K= 300 μ m.

contacto de un objeto sólido, las paredes de las células adhesivas del viscidio se disuelven y sus contenidos se mezclan y forman una sola masa compacta. Hacia la parte dorsal existe una zona transversalmente elíptica donde las células del parénquima se diferencian en colenquimatosas y constituirán el remanente rostelar tras la remoción del polinario (Figs. 3I, K-L). Varios días después de la antesis, en ginostemios cuyo polinario no fue removido se observó degeneración del estrato de células parenquimáticas que rodean el remanente rostelar (Fig. 3L), causando la separación del viscidio y el remanente (aunque en esta etapa la superficie adhesiva del viscidio está seca y no es funcional; Figs. 3I, K-L).

Discusión

Organogénesis floral. La organogénesis inicial de *D. michuacanus* es similar a la descrita para otras orquídeas de las subfamilias Epidendroideae, Vandoideae y Orchidoideae (Kurzweil, 1987a, 1987b, 1998, 2000), incluyendo otros miembros de la subtribu Spiranthininae. En todas existe una direccionalidad en la secuencia de aparición de los órganos florales que va del lado adaxial del primordio floral hacia el abaxial, aunque existe variación en el orden de aparición de algunos órganos en particular (Endress, 1990; Rudall y Bateman, 2002; Pabón y González, 2008). La condición más común es que se diferencien, en ese orden, sépalos laterales, labelo, pétalos, sépalo dorsal y antera (Kurzweil, 1988). En *D. michuacanus* la secuencia sólo difiere de la anterior en que primero es evidente la antera y después el sépalo dorsal (Fig. 2C), como ocurre en *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó (subtribu Orchidinae; Kurzweil, 1987b). Se han observado diferencias en la secuencia de aparición de los órganos florales aún entre especies cercanamente relacionadas. Pabón y González (2008) encontraron que la secuencia de iniciación de órganos es variable entre especies del género *Telipogon* Kunth. El labelo aparece ya sea antes o después de pétalos y la variación en el tiempo de iniciación de los órganos puede estar directamente relacionada con diferencias morfológicas de las flores en antesis. Por ejemplo, cuando los pétalos se desarrollan antes que el labelo, éste es similar en forma a los otros 2 pétalos, originando una corola polisimétrica, mientras que cuando es el labelo el que aparece antes, generalmente resulta una corola monosimétrica (Pabón y González, 2008). El desarrollo direccional (adaxial a abaxial) está relacionado con la adquisición y mantenimiento de la monosimetría (zigomorfía) de las flores (Endress, 1990, 1999), aunque Pabón y González (2008) observaron que en *Telipogon* las proporciones de los segmentos del perianto también pueden cambiar en etapas tardías de desarrollo, dando origen a una flor con perianto

polisimétrico (actinomórfico). En la mayoría de las orquídeas se define el color, la forma y el tamaño final de los órganos florales durante etapas tardías del desarrollo.

Ginostemio. El desarrollo del ginostemio en *D. michuacanus* es similar al que se registra para otros miembros de Cranichideae, incluso para *Prescottia plantaginea* Hook. (Cranichidinae) y *Cyclopogon* sp. (Spiranthinae; Kurzweil, 1988). En *P. plantaginea*, Kurzweil (1988) observó primordios de los 2 estambres laterales del verticilo interno, que luego constituyen los “dientes” laterales del clinandrio. Sin embargo, no existen indicios de estaminodios en *D. michuacanus* ni en *Cyclopogon* sp. En una revisión de la ontogenia floral de la familia Orchidaceae, Kurzweil (1998) enfatizó que en la tribu Cranichideae (como “subfamilia Spiranthoideae”, en parte), los estaminodios son muy reducidos o están ausentes. Otros autores (Szlachetko y Rutkowski, 2000; Rutkowski et al., 2008) suponen que los márgenes membranáceos del clinandrio de prácticamente todos los géneros de Spiranthininae representan estaminodios. Sin embargo, en este estudio, las observaciones en *D. michuacanus* no apoyan la naturaleza estaminodial del clinandrio, puesto que en ninguna fase del desarrollo se aprecian indicios de primordios de los estambres internos laterales similares a los que Kurzweil (1988) registró para *P. plantaginea*, así como por el hecho de que los márgenes membranáceos del clinandrio carecen de haces vasculares.

El estigma de *D. michuacanus* está formado solamente por la porción basal del ápice del carpelo medio, en contraste a lo reportado para *Spiranthes* sp. (Spiranthinae) por Rasmussen (1982) y para *Prescottia plantaginea* (Cranichidinae), *Cyclopogon* sp. *Sarcoglottis* sp. (Spiranthinae) y *Goodyera* sp. (Goodyerinae) por Kurzweil (1988, 1998); así como para otras orquídeas de las subfamilias Apostasioideae, Cyrtipedioidae, Epidendroideae y Orchidoideae, donde la superficie receptiva del estigma está constituida por parte de los ápices de los 3 carpelos, aunque el carpelo medio ocupa la mayor porción de la superficie receptiva (Kurzweil, 1998).

Szlachetko y Rutkowski (2000) malinterpretaron la estructura del estigma y del rostelo de las Orchidaceae. Para ellos, la zona receptiva de polen la constituyen los ápices de los carpelos laterales (*lateral stigma lobes*) mientras que la del carpelo medio (*median stigma lobe*) no es receptiva y corresponde enteramente al rostelo. Esta confusión se deriva probablemente de que esos autores adoptan la definición dada por Rasmussen (1982) para rostelo, quien lo redescubre como “el lóbulo medio del estigma”, en contraste con el significado original del término que sólo se refiere a la porción no receptiva derivada del carpelo medio (Richard, 1817; Kurzweil, 1987a, 1987b, 1998; Dressler, 1993). En sus estudios ontogenéticos, Kurzweil (1988,

1998) demuestra que en las orquídeas de las subtribus Cranichidinae y Spiranthinae que él analizó, la superficie receptiva (estigma) está constituida principalmente por la parte basal del ápice del carpelo medio. Las observaciones del presente estudio confirman que lo anterior también es el caso en *D. michuacanus*, donde los ápices de los carpelos laterales, fusionados congénitamente, solamente constituyen el reborde inferior del estigma, no presentando en la antesis las papilas que caracterizan la superficie receptiva propiamente dicha (Fig. 3J).

El remanente rostelar, que es angostamente triangular y tiene una longitud de aproximadamente la tercera parte del largo total del ginostemio, está casi completamente envainado por el viscidio (Figs. 1G, 2H). Las características morfológicas del viscidio de *D. michuacanus* corresponden con las del “tipo cojín” propuesto por Greenwood (1982): es envainante y con la superficie ventral adhesiva. Con respecto al mecanismo de desprendimiento del viscidio, Greenwood (1982) postuló la posible existencia de una línea de abscisión que permitiría la separación del viscidio y el remanente rostelar. Esta sugerencia la corroboran las observaciones de este estudio, que indican la existencia de una zona de células alrededor del remanente rostelar que en flores abiertas se observa degradada, aparentemente facilitando la separación (Fig. 3L).

Rasmussen (1982) observó que el viscidio en post-antesis de *Spiranthes spiralis* (Spiranthinae), en corte transversal, consta de 3 capas de células: una ubicada ventralmente que consiste en una sustancia viscosa derivada de células desintegradas; otra central, de células esclerenquimáticas, y otra más, dorsal, consistente en una epidermis formada por células muy grandes con paredes delgadas. La estructura del viscidio de *D. michuacanus* es similar en las células que se desintegran para producir la sustancia adhesiva ventral y en la epidermis dorsal, pero difiere en la posesión de una zona central de células colenquimáticas que corresponderían al remanente rostelar y en que no muestra células esclerosadas (Fig. 3H). En *Spiranthes* el viscidio no es envainante y por lo tanto no queda un remanente rostelar tras su remoción; en su lugar, todo el viscidio es removido, dejando una hendidura angosta en el ápice del rostelo (e.g. Szlachetko y Rutkowski, 2000: Fig. 309).

En las etapas iniciales de su diferenciación, las células que darán origen al adhesivo del viscidio en *D. michuacanus* están densamente agrupadas y posteriormente se van separando gradualmente al secretar sustancias hacia los espacios intercelulares (Figs. 3F-G). En la antesis las paredes de estas células han degenerado completamente y la sustancia emerge como una masa pegajosa (Fig. 3H). Las características histológicas y el desarrollo del viscidio

de *D. michuacanus* son similares a lo reportado por Yeung (1987) para *Epidendrum ibaguense* Kunth (subfamilia Epidendroideae).

Polinización. La adaptación morfológica de las flores a los polinizadores se considera un factor importante para explicar la diversidad y evolución floral (Darwin, 1862; van der Pijl y Dodson, 1966; Catling, 1983; Proctor et al., 1996; Benítez-Vieyra et al., 2006; Salazar et al., 2011). Las flores se adaptan a un polinizador mediante atributos que las hacen atractivas para el tipo particular de animal que las poliniza, incluyendo aspectos como coloración, morfología, producción de recompensas tróficas, aromas, etc. (Singer et al., 2006). En el caso de las orquídeas, existe en general una marcada sinorganización del perianto y los órganos sexuales, principalmente del labelo y el ginostemio, que resulta en mecanismos precisos para la transferencia de polen (Dressler, 1981, 1993; Endress, 1994; Proctor et al., 1996; Rudall y Bateman, 2002; Singer et al., 2006).

Diversos autores han considerado que en las Orchidaceae la variación de la estructura del rostelo es muy importante porque existe una relación directa entre la forma y posición del viscidio y el sitio del polinizador donde éste se adhiere (Johnson, 1997; Singer, 2002; Benítez-Vieyra et al., 2006). En la subtribu Spiranthinae, las flores son tubulares, ofrecen néctar como recompensa para los polinizadores y tanto su forma como la estructura del rostelo y el polinario (que incluye el viscidio) resultan en especificidad del mecanismo de polinización.

Como se mencionó antes, las flores de *D. michuacanus* son tubulares, su coloración va del blanco al amarillo verdoso, el perianto presenta nervaduras contrastantes y las flores producen un intenso perfume durante el día. A partir de estas características, Salazar (2003) sugirió que esta especie podría ser polinizada por abejorros (*Bombus* spp.) u otras abejas que recolectan néctar. La polinización natural de *D. michuacanus* por el abejorro *Bombus diligens* fue observada recientemente en el Estado de México (M. A. López Rosas, com. pers. 2008; Fig. 1K). El abejorro fue visto probando varias flores en la inflorescencia, introduciendo sus partes bucales en el tubo floral para alcanzar el néctar. Un polinario se adhirió a la superficie dorsal de la lengua, a semejanza de lo que se ha observado en algunas especies de *Spiranthes* polinizadas por *Bombus* spp. (e.g. *Spiranthes romanzoffiana* y *S. lacera*; Catling, 1983). La adhesión del polinario a la lengua del polinizador es favorecida por la forma alargada y angosta del viscidio (Fig. 1K). Algo similar parece suceder en *Dichromanthus aurantiacus* (Lex.) Salazar et Soto Arenas y *D. cinnabarinus* (Lex.) Garay. Aunque estas 2 especies son polinizados por colibríes (Sarmiento y Romero, 2000; Hágsater et al., 2005; Salazar et al., 2011), el angosto viscidio tipo cojín

al parecer se adhiere a la superficie dorsal del pico del polinizador, a semejanza de lo que se observa en *Sacoila lanceolata* (Aubl.) Garay y *Stenorrhynchos speciosum* (Jacq.) Rich., también polinizadas por colibríes (Catling, 1987; Singer y Sazima, 2000; Siegel, 2011; Salazar et al., 2011). Es evidente que existe una cercana correspondencia entre la morfología de las partes florales y su papel funcional durante la polinización.

Los estudios ontogenéticos son una herramienta valiosa para entender la morfología (Rasmussen, 1986; Kurzweil, 1998, 2000; Kocyan y Endress, 2001; Box et al., 2008). En este trabajo, el estudio del desarrollo del ginostemio de *D. michuacanus* contribuyó a entender mejor como se originan sus diferentes componentes estructurales y constituye una base para futuros estudios comparativos de la morfología floral de la subtribu Spiranthinae. Dichos estudios se beneficiarían también de información sobre la polinización natural de las especies, lo cual ayudará a dilucidar el papel funcional de las estructuras florales.

Agradecimientos

A Marco A. López Rosas, por proporcionarnos información, material botánico y fotografías inéditas de la polinización de *Dichromanthus michuacanus*; a Berenit Mendoza Garfias, por su ayuda con la microscopía electrónica de barrido; a Miguel Vega, por las técnicas anatómicas y a Paula Rudall y un revisor anónimo, por las atinadas sugerencias al manuscrito. Coyolxauhqui Figueroa agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología el apoyo financiero para estudios de doctorado (beca Núm. 164890).

Literatura citada

- Balogh, P. 1982. Generic redefinition in subtribe Spiranthinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 69:1119-1132.
- Benítez-Vieyra, S., A. M. Medina, E. Glinos y A. A. Cocucci. 2006. Pollinator mediated selection on floral traits and size of floral display in *Cyclopogon elatus*, a sweat bee-pollinated orchid. *Functional Ecology* 20:948-957.
- Box, M. S., R. M. Bateman, B. J. Glover y P. J. Rudall. 2008. Floral ontogenetic evidence of repeated speciation via paedomorphosis in subtribe Orchidinae (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 157:429-454.
- Catling, P. M. 1983. Pollination of northeastern North American *Spiranthes* (Orchidaceae). *Canadian Journal of Botany* 61:1080-1093.
- Catling, P. M. 1987. Notes on the breeding Systems of *Sacoila lanceolata* (Aublet) Garay (Orchidaceae). *Annals of Missouri Botanical Garden* 74:58-68.
- Chase, M. W., K. M. Cameron, R. L. Barrett y J. V. Freudenstein. 2003. DNA data and Orchidaceae systematics: a new phylogenetic classification. In *Orchid Conservation*, K. W. Dixo, S. P. Kell, R. L. Barrett y P. J. Cribb (eds.). Natural History Publications (Borneo), Kota Kinabalu, Sabah. p. 69-89.
- Dannenbaum, C., M. Wolter y R. Schill. 1989. Stigma morphology of the orchids. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 110:441-460.
- Darwin, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized. Murray, London. 365 p.
- Dressler, R. L. 1981. The orchids: Natural history and classification. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 332 p.
- Dressler, R. L. 1993. Phylogeny and classification of the orchid family. Dioscorides, Portland, Oregon. 314 p.
- Endress, P. K. 1990. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* 39:153-175.
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press. 511 p.
- Endress, P. K. 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution. *International Journal of Plant Science* 160:S3-S23.
- Figueroa, C., G. A. Salazar, A. Zavaleta y M. Engelman. 2008. Root character evolution and systematics in Cranichidinae, Prescottiinae and Spiranthinae (Orchidaceae, Cranichideae). *Annals of Botany* 101:509-520.
- Freudenstein, J. V. 1991. A systematic study of endothelial thickenings in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 78:766-781.
- Hágsater, E., M. A. Soto, G. A. Salazar, R. M. Jiménez, M. R. López y R. L. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín. México, D.F. 304 p.
- Garay, L. A. 1982. A generic revision of the Spiranthinae. *Botanical Museum Leaflets Harvard University* 28:277-425.
- Greenwood, E. W. 1982. Tipos de viscidio en Spiranthinae. *Orquídea* 8:283-290.
- Johnson, S. D. 1997. Insect pollination and floral mechanisms in South African species of *Satyrium* (Orchidaceae). *Plant Systematics and Evolution* 204:195-206.
- Kocyan, A. y P. K. Endress. 2001. Floral structure and development of *Apostasia* and *Neuwiedia* (Apostasioideae) and their relationships to other orchids. *International Journal of Plant Science* 162:847-867.
- Kurzweil, H. 1987a. Developmental studies in orchid flowers I: epidendroid and vandoid species. *Nordic Journal of Botany* 7:427-442.
- Kurzweil, H. 1987b. Developmental studies in orchid flowers. II. Orchidoid species. *Nordic Journal of Botany* 7:443-451.
- Kurzweil, H. 1988. Developmental studies in orchid flowers.

- III. Neottioideae species. *Nordic Journal of Botany* 4:1-5.
- Kurzweil, H. 1998. Floral ontogeny of orchids: a review. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 71:45-100.
- Kurzweil, H. 2000. The value of early floral ontogeny on the systematics of Orchidaceae. In *Monocots: systematics and evolution*, K. L. Wilson y D. A. Morrison (eds.). CSIRO: Melbourne. p. 436-439.
- Pabón, N. y F. González. 2008. Floral ontogeny of *Telipogon* spp. (Orchidaceae) and insights on the perianth symmetry in the family. *International Journal of Plant Sciences* 169:1159-1173.
- Proctor, M., P. Yeo y A. Lack. 1996. The natural history of pollination. Timber Press, Portland, Oregon. 479 p.
- Rasmussen, F. N. 1982. The gynostemium of the neottioide orchids. *Opera Botanica* 65:1-96.
- Rasmussen, F. N. 1986. Ontogeny and phylogeny in orchidaceae. *Lindleyana* 1: 114-124.
- Richard, L. 1817. De orchideis Europaeis Annotationes. *Mémoires du Museum d'Histoire Naturelle Paris* 4:1-37.
- Rudall, P. J. y R. M. Bateman. 2002. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews* 77:403-441.
- Rutkowski, P., D. L. Szlachetko y M. Górniak. 2008. Phylogeny and taxonomy of the subtribes Spiranthinae, Stenorrhynchidinae and Cyclopogoninae (Spiranthaceae, Orchidaceae) in Central and South America. *Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdansk*. 348 p.
- Salazar, G. A. 2003. Spiranthinae. In *Pridgeon, A. M., P. J. Cribb, M. W. Chase y F. N. Rasmussen (eds.). Genera Orchidacearum vol.3 Orchidoideae part 2, Vanilloideae*. Oxford University Press, New York. p. 164-278.
- Salazar, G. A., M. W. Chase, M. A. Soto y M. Ingrouille. 2003. Phylogenetics of Cranichideae with emphasis on Spiranthinae (Orchidaceae, Orchidoideae): evidence from plastid and nuclear DNA sequences. *American Journal of Botany* 90:777-795.
- Salazar, G. A., L. I. Cabrera, S. Madriñán y M. W. Chase. 2009. Phylogenetic relationships of Cranichidinae and Prescottiinae (Orchidaceae, Cranichideae) inferred from plastid and nuclear DNA sequences. *Annals of Botany* 104:403-416.
- Salazar, G. A., L. I. Cabrera y C. Figueroa. 2011. Molecular phylogenetics, floral convergence and systematics of *Dichromanthus* and *Stenorrhynchos* (Orchidaceae, Spiranthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society*. 167:1-18.
- Sarmiento, M. y C. Romero. 2000. Orquídeas mexicanas. Banco Nacional de Obras y Servicios Públicos/ Miguel Ángel Porrúa, México, D.F.
- Sass, J. E. 1958. Botanical microtechnique, tercera edición. Iowa State College Press, Ames, Iowa. 228 p.
- Siegel, C. 2011. Orchids and hummingbirds: sex in the fast lane. *The Orchid Digest* 75:8-17.
- Singer, R. B. 2002. The pollination biology of *Sauroglossum elatum* Lindl. (Orchidaceae: Spiranthinae): moth-pollination and protandry in neotropical spiranthinae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 138:9-16.
- Singer, R. B. y M. Sazima. 2000. The pollination of *Stenorrhynchos lanceolatus* (Aublet) L. C. Rich. (Orchidaceae: Spiranthinae) by hummingbirds in southeastern Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 223:221-227.
- Singer, R. B., A. J. Marsaioli, A. Flach y M. G. Reis. 2006. The ecology and chemistry of pollination in Brazilian orchids: recent advances. In *Floriculture, ornamental and plant biotechnology*, vol. IV, J. da Silva (ed.). Global Science, Isleworth. Middlesex. p. 570-583.
- Schlechter, R. 1920. Versuch einer systematischen Neuordnung der Spiranthinae. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt* 37:317-454.
- Szlachetko, D. L. 1995. *Systema orchidaliium*. *Fragmenta Floristica et Geobotanica (Supplement)* 3:1-152.
- Szlachetko, D. L. y P. Rutkowski. 2000. Gynostemia orchidaliium. I. Apostasiaceae, Cyrtipediaceae, Orchidaceae (Thelymitroideae, Orchidoideae, Tropidioideae, Spiranthoideae, Neottioideae, Vanilloideae). *Acta Botanica Fennica* 169:1-379.
- Van der Pijl, L. y C. H. Dodson. 1966. Orchid flowers: their pollination and evolution. University of Miami Press, Coral Gables, Florida. 404 p.
- Yeung, E. C. 1987. The development and structure of the viscidium in *Epidendrum ibaguense* H. B. K. (Orchidaceae). *Botanical Gazette* 148:149-155.



Análisis comparativo de la estructura, diversidad y composición de comunidades arbóreas de un paisaje agropecuario en Tabasco, México

Comparative analysis of structure, diversity and composition of tree communities in an agricultural landscape of Tabasco, Mexico

Noel González-Valdivia¹, Susana Ochoa-Gaona¹ ✉, Bruce G. Ferguson², Carmen Pozo³, Christian Kampichler⁴ e Isidro Pérez-Hernández¹

¹El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. Apartado postal 1042, Administración de Correos 2000, 86031 Villahermosa, Tabasco, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Sistemas de Producción Alternativos. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de las Casas, Chiapas.

³El Colegio de la Frontera Sur, Conservación de la Biodiversidad. Av. del Centenario Km. 5.5, 77900 Chetumal, Quintana Roo, México.

⁴División de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 s/n, entronque a Bosques de Saloya, 86150 Villahermosa, Tabasco, México.

✉ sochoa@ecosur.mx

Resumen. Con el objetivo de evaluar el efecto del manejo sobre la diversidad, estructura y composición de la flora arbórea nativa en un paisaje montañoso neotropical, se estudiaron 2 ecomosaicos: selva mediana y su matriz agropecuaria. Se inventariaron 96 parcelas registrando 172 especies. Los ecomosaicos difieren en riqueza, abundancia de especies y estructura como resultado del manejo del paisaje. La composición de los remanentes de selva se muestra como extrema de los potreros. En la vegetación secundaria madura se encontró la mayor riqueza (92 especies), mientras que los potreros fueron más pobres en especies. La flora arbórea de selva está representada en un 66% dentro de la matriz, particularmente en la vegetación secundaria; 27 especies son características de las unidades de paisaje, la mayor parte son zoocoras y están asociadas a comunidades maduras. Se encontró que hay complementariedad entre los ecomosaicos, la cual está relacionada con el hecho de que los campesinos mantienen áreas de reserva de selva, tanto en un núcleo compacto como en fragmentos distribuidos a lo largo del paisaje. Sin embargo, las tendencias indican que el sistema de acahuales tiende a desaparecer, lo que homogeneizará la matriz y aumentará el contraste entre ecomosaicos, comprometiendo la regeneración de la selva y de las especies asociadas al mismo.

Palabras clave: biodiversidad, bosque tropical, flora leñosa, neotrópico, paisaje cultural, vegetación secundaria.

Abstract. In order to evaluate the effect of management on diversity, structure and composition of native arboreal flora in a mountainous Neotropical landscape, we studied 2 ecomosaics: montane rain forest, and the surrounding agricultural matrix. We inventoried 96 plots, registering 172 species. As a result of management, the ecomosaics differed in species richness and abundance as well as in vegetation structure, with forest remnants and pastures as the 2 extremes. Mature secondary vegetation had the most tree species (92), and pastures the fewest. Two thirds of forest tree species were also represented in the surrounding matrix, especially in fallows. Twenty-seven species were characteristic of particular landscape units. Most of these were zoochores associated with mature forest. The actual landscape management maintains a certain proportion of conserved habitats and dispersed forest remnants which enrich the agricultural matrix. However the tendency toward less fallow area and more pasture indicates a transition toward a more homogeneous agricultural matrix, less forest regrowth and greater contrast between forest and agricultural ecomosaics. This will increase the contrast between the ecomosaics and threaten the regeneration of mature forest and its associated species.

Key words: biodiversity, cultural landscape, Neotropics, secondary vegetation, tropical forest, woody flora.

Introducción

La actividad agropecuaria en el trópico ha transformado los paisajes boscosos simplificando su

biodiversidad (Isaac-Márquez et al., 2005; Sánchez et al., 2005). En el sureste mexicano, y particularmente en el estado de Tabasco, las selvas han sido transformadas a pasturas, las que actualmente cubren el 95% de la extensión estatal (Hernández-Daumás, 2005) y han reducido hasta casi su desaparición el bosque tropical (SEDESPA, 2006).

Recibido: 21 enero 2009; aceptado: 17 febrero 2010

Diversos estudios sobre la flora y fauna remanente en los sistemas agropecuarios han evidenciado la capacidad de la biota autóctona para utilizar ambientes modificados por el hombre y mantenerse a través del tiempo (Vilchez et al., 2004; Sekercioglu et al., 2007; Tobar et al., 2007; Vandemeer y Perfecto, 2007), manifestando indicios de resiliencia. Dicha capacidad es relevante para la ecología del paisaje y la restauración ecológica, pues abre la posibilidad de diseñar la agricultura, ganadería y forestería tropical de manera que cumplan con los objetivos socioeconómicos y ecológicos en el marco del manejo sustentable de los recursos (Harvey et al., 2008).

El estudio de patrones de paisaje permite profundizar en el conocimiento y técnicas de manejo sustentable de los recursos naturales a diferentes escalas (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998; Masera et al., 1999), especialmente cuando se encuentran modelos de paisaje complejos generados por la cultura local (Stevens, 1996; Toledo, 2002). Identificar y estudiar estos modelos es una necesidad urgente en el trópico. Es igualmente relevante documentar los remanentes de bosque como referentes ecológicos e históricos para tener una base de comparación en la evaluación de las comunidades forestales tropicales con respecto a sus agrosistemas (Higgs, 2003; Martínez, 2003). Este tipo de investigación incrementa sus alcances si además de estudiar el efecto que los paisajes y sus elementos tienen sobre especies particulares, se evalúa cómo influyen éstos sobre las comunidades—así lo sugieren Gutiérrez et al. (2001)—lo que permite mejorar la base científica con que se formulan las recomendaciones que orientan la política ambiental en el trópico americano. El objetivo de la investigación fue evaluar si el manejo actual de un paisaje montañoso neotropical permite la conservación de la diversidad, estructura y composición de la flora arbórea nativa, propia de la selva mediana perennifolia.

Materiales y métodos

Descripción de la zona de estudio. El ejido Niños Héroes de Chapultepec (en adelante NHC), municipio de Tenosique, Tabasco, se localiza al SE de México se ubica en los 17°15'00"-17°40'48" N y 90°59'09"- 91°38'16" O, con una superficie territorial de 2 066 ha (Fig. 1; Ochoa-Gaona et al., 2008). Fue fundado en la década de 1970 por colonos migrantes de México y de Guatemala (Hernández-Daumás, 2005). Se encuentra dentro del pequeño macizo montañoso con altura máxima de 700 m, sobre rocas cársticas, suelos delgados y con un clima cálido y húmedo de 26°C de temperatura promedio y precipitación media anual de 2 750 mm (Isaac-Márquez et al., 2005). Las principales actividades son pecuarias y de manejo forestal, con agricultura de subsistencia en menor

escala (Isaac-Márquez et al., 2008), que mantienen una reserva ecológica ejidal ocupada por selva mediana perennifolia, la cual es biológica y estructuralmente muy diversa (Vázquez-Negrin y Castillo-Acosta, 2007; Ochoa-Gaona et al., 2008). La zona forma parte del Área Natural Protegida Cañón del Usumacinta (SEMARNAT, 2008) que está conectada con El Petén guatemalteco y la Selva Lacandona.

Los remanentes de bosque tropical se encuentran inmersos en un mosaico de vegetación secundaria de diferente edad derivada de la actividad agrícola y pastizales inducidos para la ganadería localizados en las partes planas u onduladas (Isaac-Márquez et al., 2005). Estos remanentes de bosque tropical perennifolio alcanzan en su mejor estado 30 metros de altura y están conformados por 3 estratos arbóreos y 1 herbáceo compuesto por aráceas, marantáceas y helechos; además, se presentan lianas y varios tipos de orquídeas (Gobierno del Estado de Tabasco, 1997). De las especies arbóreas más comunes se pueden mencionar *Swietenia macrophylla* (caoba), *Cedrela odorata* (cedro), *Andira galeottiana* (macayo), *Spondias mombin* (jobo), *Tabebuia rosea* (macuilís), *Ceiba pentandra* (ceiba), *Nectandra ambigens* (laurel), *Castilla elastica* (árbol de hule), *Calophyllum brasiliense* (barí) y *Cordia alliodora* (bojón; Ochoa-Gaona et al., 2008).

Diseño de muestreo. La composición y la estructura arbórea en el paisaje fueron evaluadas a partir de la información obtenida de 8 unidades de paisaje (*sensu* Zonneveld, 1989); 4 se anidaron en el ecomosaico de la matriz agropecuaria (MA) y 4 en el ecomosaico de selva mediana perennifolia, como referencia ecológica (RE; *sensu* Higgs, 2003); éstas se localizaron en el terreno, con base en la sugerencia de los ejidatarios.

Las unidades se presentan en una secuencia de acuerdo con su posición respecto al relieve del terreno. Ocupan en la MA desde las partes de mayor altitud hacia las más bajas: acahual maduro (AM), acahual joven (AJ), potrero con árboles dispersos (PAD) y árboles en línea (AL), ocupando los 2 últimos las partes planas. Para los remanentes de selva, las unidades en ese mismo orden posicional fueron: selva en las cimas, como referente del acahual maduro (RE_{AM}); selva en laderas, como referente del acahual joven (RE_{AJ}); selva en pie de monte o planicie, como referente de los potreros con árboles (RE_{PAD}), y elementos de perturbación lineal, como referente de los árboles en línea (REL) o senderos de acceso dentro de la selva (Cuadro 1).

Se establecieron 3 parcelas rectangulares de 100 m x 5 m (Ochoa-Gaona et al., 2004) dentro de cada unidad del paisaje, separadas al menos por 50 m entre sí. De cada unidad de paisaje se hicieron 4 réplicas, separadas

Cuadro 1. Características físico-ambientales y estructurales de las unidades del paisaje del ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Valores promedio y desviaciones estándar

	RE_{AM}	AM	RE_{AJ}	Físico-ambientales	AJ	REL	AL	RE_{PAD}	PAD
Alt	544±52	393±87	526±85	316±59	316±59	505±97	264±25	500±71	279±28
HR	90±3	85±6	90±3	82±7	82±7	89±4	77±6	91±2	73±7
IA	1 919±1 662	3 396±2 930	2 519±1 326	4 581±3 381	4 581±3 381	2 564±2 235	11 544±2 944	2 630±1 222	15 018±596
P	31±10	47±3	32±10	44±9	44±9	25±13	10±5	21±14	11±6
T	25±3	25±2	25±3	28±1	28±1	22±1	28±2	23±3	30±5
AB	42a±18	19b±5	37a±14	Estructurales*	13b±5	25a±14	15b±6	33a±4	5c±2
ABa	0.77ab±0.10	1.09a±0.39	0.90a±0.11		0.99a±0.16	0.68ab±0.30	0.33bc±0.21	0.80ab±0.30	0.08c±0.12
AD	29a±3	19b±5	29a±1		9c±3	29a±4	7c±1	29a±2	7c±2
CD	84a±1	80a±8	84a±3		65b±7	74ab±6	31c±8	83a±6	11d±5
CS	78a±19	74a±20	75a±11		61ab±32	73a±8	34ab±16	73a±17	1b±0.9
DA	1 145a±81	1 125a±253	1 227a±119		1 028a±336	835a±172	357b±143	1 088a±33	63b±35
DAB	2 092ab±419	2 942a±1592	2 308ab±824		2 075ab±319	1 925ab±1096	892bc±423	2 350ab±1018	275c±241
E	4a	4a	4a		3b	4a	3b	4a	3b

Alt, altitud sobre el nivel del mar (m); HR, humedad relativa (%); IA, iluminación total (Mjoul/m²/año); P, pendiente (%); T, temperatura ambiental (°C); AB, área basal ≥ 5 cm dap (m²/ha); ABa, área basal arbustos (m²/ha); AD, altura promedio del dosel (m); CD, cobertura de dosel (%); CS, cobertura del suelo (%); DA, densidad arbórea (ind/ha); DAB, densidad arbustiva (ind/ha); E, número de estratos de vegetación.

RE_{AM} , selva referente de los acahuales maduros; AM, acahual maduro; RE_{AJ} , selva referente de los acahuales jóvenes; AJ, acahual joven; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos; AL, árboles en línea; RE_{PAD} , selva referente a potreros; PAD, potrero con árboles dispersos.

*Letras iguales significan categorías similares al 95% de confianza.

por una distancia mínima de 300 m entre sí; en total se muestrearon 96 parcelas. Se midió el diámetro a la altura del pecho (dap) de los individuos con dap ≥ 5 cm. Los juveniles incluyeron los de dap < 5 cm y ≥ 1.5 m de altura, los que se contaron en subparcelas de 20 m \times 5 m en el centro de las parcelas. Las plántulas (< 1.5 m de altura) se registraron en subparcelas de 2 m \times 2 m localizadas en cada extremo de la parcela. El análisis de estructura se basó en Godínez-Ibarra y López-Mata (2002), Escobar-Ocampo y Ochoa-Gaona (2007) y Zamora-Crescencio et al. (2008).

Con base en el marco lógico desarrollado por Smith et al. (1998), se formaron los siguientes grupos funcionales de tipo de árbol: árbol emergente (> 35 m), árbol persistente alto (≥ 20 m), árbol persistente bajo (< 20 m), árbol pionero, arbusto alto (entre 1.5 y 5 m), arbusto bajo (< 1.5 m), arbusto pionero, palma, y árbol introducido (cultivado).

La determinación de los síndromes y mecanismos de dispersión de semillas o frutos se basó principalmente en Alcázar (2007) enriquecido con elementos tomados de Snow (1981), Budke et al. (2005), Kinoshita et al. (2006) y Silva et al. (2009). Se identificaron los siguientes mecanismos de dispersión: sólo por vertebrados no voladores (principalmente mamíferos), sólo por vertebrados voladores (principalmente aves), tanto por vertebrados no voladores como voladores, por viento (anemocoria), autocoria por gravedad, autocoria explosiva, y sólo dispersada por humanos (antropocoria).

Análisis de datos. Los datos se analizaron con base en los árboles con dap ≥ 5 cm, excepto cuando se aclara. La eficiencia del muestreo se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies utilizando EstimateS 8.0 (Colwell, 2006) y aplicando la ecuación propuesta por Clench (1978). Las variables estructurales: área basal, altura promedio del dosel, cobertura del dosel, cobertura del suelo, densidad y número de estratos fueron evaluadas mediante análisis de varianza (Andeva, $\alpha = 0.05$) y sus medias agrupadas por Tukey, previa determinación de normalidad mediante la prueba de Kolmogorov-Smirnov y de homocedasticidad con la prueba Levene (Habit et al., 2003) utilizando SPSS 10.0 (Morrison, 1999).

La similitud entre hábitats fue comparada mediante análisis de agrupamiento UPGMA (*unweighted pair-group average*), utilizando como medida de distancia el índice de Bray-Curtis —que considera el valor cuantitativo del dato y es asimétrico por no incluir los pares de ausencias en la similitud (Zuur et al., 2007)— y los índices de diversidad de Shannon-Wiener base logaritmo natural, dominancia de Simpson y equitatividad de Pielou, para comparar las comunidades bióticas (Magurran, 1988; Spellerberg, 2005; Pérez et al., 2007),

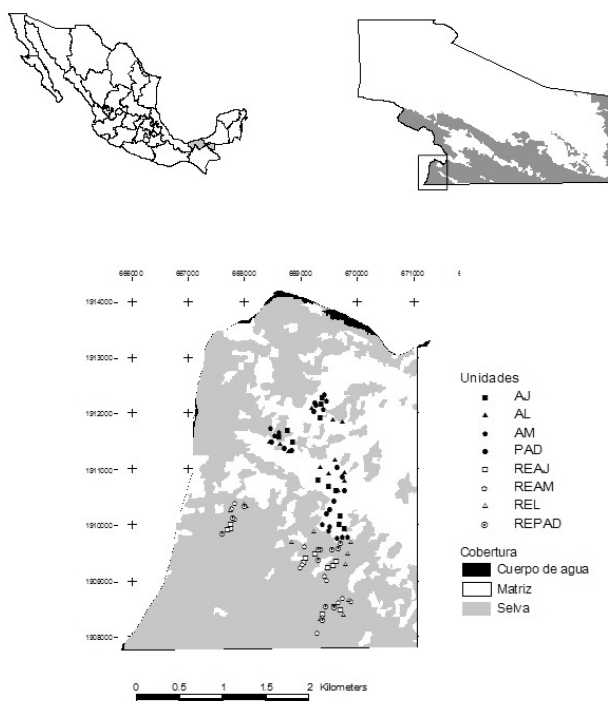


Figura 1. Localización del área de estudio. A, Tabasco, México; B, municipio de Tenosique, marcada el área de Reserva del Cañón del Usumacinta; en el recuadro, ubicación del ejido Niños Héroes de Chapultepec; C, puntos de conteo establecidos en la selva y la matriz agropecuaria.

se calcularon mediante el programa PAST 2.0 (Hammer et al., 2001).

Los datos de abundancia se exploraron mediante la prueba Box y Cox (1964) y se transformaron a raíz cuadrada siguiendo la ley de Taylor (Herrando-Pérez, 2002). El análisis de correspondencia canónica (ACC) se realizó mediante Canoco 4.5 (Lepš y Šmilauer, 2005), buscando relaciones entre los grupos funcionales (dispersión y tipo de árbol) respecto a las variables ambientales y estructurales de cada unidad. Para determinar qué especies aportan más a la diferenciación entre unidades y ecosistemas se analizaron similitud y disimilitud porcentual (SIMPER) con Primer 5.2.8 (Clarke y Gorley, 2006); el corte se hizo al obtener una contribución acumulativa $\geq 50\%$. Se ingresaron las especies de mayor peso porcentual por unidad, y se buscó si éstas también eran características de otra unidad, aunque su contribución fuera baja.

Resultados

Eficiencia de muestreo. El muestreo de la vegetación alcanzó el 87% de eficiencia al registrar 172 especies de las 197 esperadas en el paisaje del ejido. Se alcanzó el 77% de eficiencia en la matriz (128 especies registradas

de las 167 esperadas). El muestreo en la selva mediana perennifolia (RE) logra capturar el 88% de las 141 especies de árboles esperadas, registrando 124 especies (Fig. 2).

Estructura. Todas las variables estructurales presentaron diferencias estadísticas significativas entre unidades de paisaje. El área basal arbórea ($F = 2.94$, $p = 0.022$), el área basal arbustiva ($F = 8.6$, $p < 0.001$), la densidad arbórea ($F = 22.96$, $p < 0.000$), la densidad de arbustos ($F = 4.9$, $p < 0.001$), la altura promedio del dosel ($F = 53.67$, $p < 0.000$), el número de estratos ($F = 14$, $p < 0.001$) y la cobertura del dosel de la flora leñosa arbórea ($F = 87$, $p < 0.001$).

La prueba de Tukey muestra que los promedios de las variables estructurales tienen mayor similitud entre las unidades de selva y entre las unidades de vegetación secundaria (AM y AJ) y que los pastizales con árboles dispersos mostraron diferencias significativas al resto de las unidades. El área basal del arbolado y la altura del dosel fueron diferentes entre las unidades de la selva respecto a las correspondientes unidades de la matriz. El área basal de arbustos, la densidad de árboles y la densidad de arbustos fue similar entre las unidades de selva y las unidades de vegetación secundaria (AJ y AM); mientras que los pastizales y los árboles en línea mostraron diferencias significativas respecto a su referencia ecológica. La cobertura del dosel y el número de estratos sólo fue similar entre el acahual maduro y su referente ecológico, siendo diferente entre el resto de unidades de la matriz con relación a su referente de selva. La cobertura del suelo, sólo mostró diferencias entre el pastizal y la selva referente (Cuadro 1).

Diversidad de especies. En las unidades del paisaje, sólo el acahual maduro es similar a su referente respecto al número de especies; el resto de pares de unidades matriz-selva son diferentes. En cuanto al número de individuos, las unidades de vegetación secundaria se muestran similares a las de la selva. El índice de diversidad de Shannon-Wiener osciló entre las unidades de paisaje desde 2.66 en potreros hasta 3.84 para la selva referente de los acahuales jóvenes, mientras que el índice de dominancia se mantuvo por debajo de 0.09, coherente con el índice de equitatividad, que fue mayor a 0.75. Las unidades de acahual arbóreo joven y maduro contienen un número similar de especies al encontrado en las unidades de selva (Cuadro 2).

Composición de especies. De las 172 especies arbóreas, 82 se comparten en los 2 ecosistemas, mientras que 42 sólo fueron registradas en la selva y 48 en la matriz agropecuaria (Apéndice 1). En los ecosistemas, la selva y la matriz agropecuaria contienen 72 y 76% de la riqueza medida respectivamente. Mediante el análisis de disi-

Cuadro 2. Índices de diversidad en unidades del paisaje del ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco

Parámetro/Unidad	RE_{AM}	AM	RE_{AJ}	AJ	REL	AL	RE_{PAD}	PAD
Núm. de especies ¹	88a	92a	86a	74b	83a	57c	83a	18d
Núm. de individuos ²	687a	675a	736a	617a	501a	214b	653a	38b
Diversidad de Shannon	3.74	3.68	3.84	3.21	3.58	3.43	3.73	2.66
Dominancia de Simpson	0.04	0.05	0.03	0.09	0.05	0.06	0.04	0.09
Equidad de Pielou	0.84	0.81	0.86	0.75	0.81	0.85	0.84	0.92

¹ Letras diferentes indican categorías diferentes ($F = 22$, $p < .001$)

² Letras diferentes indican categorías diferentes ($F = 23$, $p < .001$); en 0.6 ha de muestreo por unidad.

AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; RE_{AM} , selva referente de los acahuals maduros; RE_{AJ} , selva referente de los acahuals jóvenes; RE_{PAD} , selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

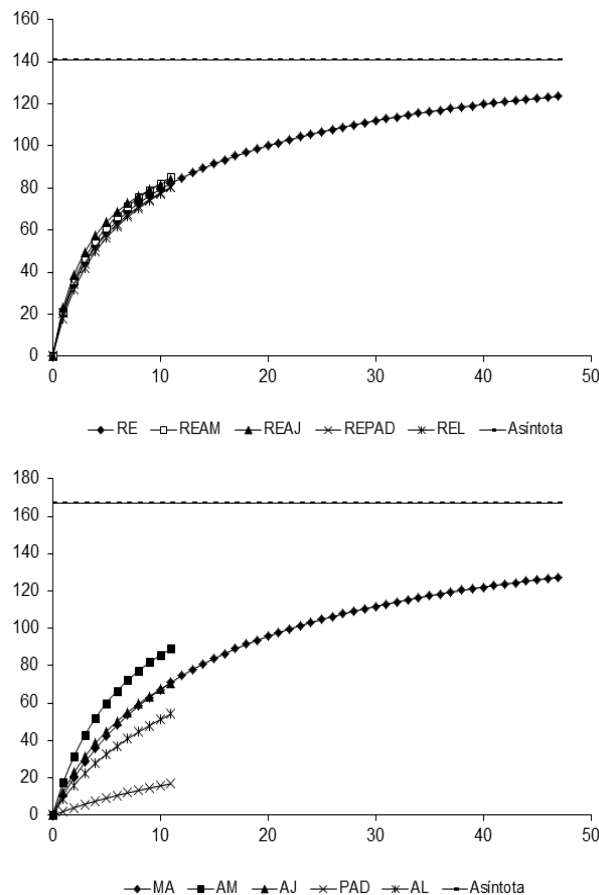


Figura 2. Acumulación de especies arbóreas en la matriz agropecuaria y en los remanentes de selva, así como las 4 unidades anidadas en cada uno de estos ambientes en el paisaje en función del número de parcelas de muestreo (eje X). A: RE, selva mediana perennifolia o referente ecológico; REAM, selva referente de los acahuals maduros; REAJ, selva referente de los acahuals jóvenes; REPAD, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos. B: MA, matriz agropecuaria; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; AM, acahual maduro; PAD, potreros con árboles dispersos.

militudes porcentuales se determinó que las unidades de la matriz agropecuaria y sus contrapartes en la selva resultaban diferentes al compararse de manera pareada. Las diferencias entre unidades AM-REAM, AJ-REAJ, PAD-REPAD y AL-REL alcanzaron 81.2, 95.5, 99.4 y 92.8% de disimilitud, respectivamente ($R_{\text{global}} = 0.62$, $\text{sig.} = 0.03$). El análisis de agrupamiento de las unidades mediante el índice de Bray-Curtis, separa 4 grupos distintos. Uno está conformado por las unidades de la selva (índice de similitud mayor de 0.70), exceptuando los senderos en la selva (REL), con el que comparten el 55% de su ensamble. Otro grupo lo conforman los acahuals maduros y jóvenes, los que comparten una similitud del 40% con la selva. Los árboles en línea y los potreros con árboles dispersos, se mantienen como grupos separados. La vegetación arbustiva y juvenil ($1.5 \text{ cm} \leq \text{DAP} < 5 \text{ cm}$) repite el patrón de agrupamiento (Fig. 3).

Respuesta de grupos funcionales. Por su forma de dispersión, las especies arbóreas del ejido son zoocoras (128 spp., 74%), anemocoras (29 spp., 17%), autocoras (12 spp., 7%), cultivadas (3 spp., 2%). En la selva 99 especies fueron zoocoras, 17 anemocoras y 7 autocoras. En la matriz agropecuaria 94 especies fueron zoocoras, 23 anemocoras, 11 autocoras y 3 dispersadas por el hombre (Apéndice 1). Estos grupos funcionales mostraron diferencias ($F = 15.06$, $p = 0.002$); el primer eje explicó el 47% y el segundo el 20% de la variación mostrada por las especies; en el mismo orden, se explica el 64% y el 27% de la relación entre el grupo de dispersión con su ambiente (Fig. 4).

Por tipo de árbol, los grupos funcionales también mostraron diferencias ($F = 12.25$, $p = 0.002$). El primer eje explicó el 42% y el segundo el 8% de la variación mostrada por las especies y en el mismo orden se explica el 64% y el 13% de la relación entre el tipo de árbol con su ambiente (Fig. 5). Los remanentes de selva y la vegetación secundaria concentran un mayor número de especies del tipo árbol persistente, tanto de los estratos altos como bajos, además de incluir el componente de palmas y lia-

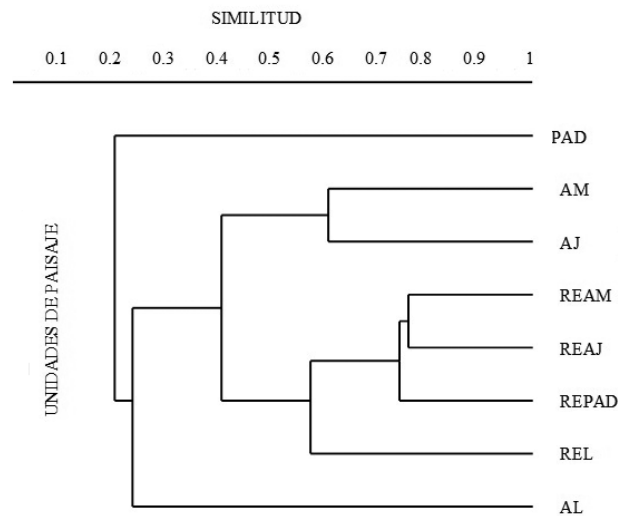


Figura 3. Agrupamiento de unidades en función de la similitud Bray-Curtis entre comunidades de árboles DAP ≥ 5 centímetros. AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; REAM, selva referente de los acahuals maduros; REAJ, selva referente de los acahuals jóvenes; REPAD, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

nas (DAP ≥ 5 cm). En la matriz las especies pioneras, tanto de árboles como arbustos fueron predominantes (Apéndice 1).

Especies características. Por otro lado, el análisis de similitud porcentual permitió distinguir 27 especies que son características de las unidades de paisaje; 4 caracterizan los potreros, 8 los árboles en línea, 10 los acahuals jóvenes, 10 los acahuals maduros, 11 los senderos en selva, 11 la selva referente de acahuals maduros, 13 la selva referente de acahuals jóvenes y 10 la selva referente de potreros. Sólo *Swietenia macrophylla* (caoba) y *Cedrela odorata* (cedro) se registraron como características de 1 unidad (AL), mientras que el resto se compartieron en 2, 3, 4 y hasta 5 unidades del paisaje. Al analizar por pares, REPAD-PAD no comparten ninguna especie, REL-AL y REAJ-AJ comparten 1 especie, REAM-AM comparten 2 especies. La mayor parte de los referentes de la selva comparten al menos 8 especies (Cuadro 3).

Discusión

Eficiencia de muestreo. El muestreo realizado en este trabajo es aceptable, puesto que según la comparación entre el ensamble identificado respecto al esperado se alcanzó hasta el 87% de la flora arbórea. Con base en las curvas de acumulación, se puede evaluar que las parcelas de selva en 0.1 ha contienen ≥ 42 especies, un número similar al que

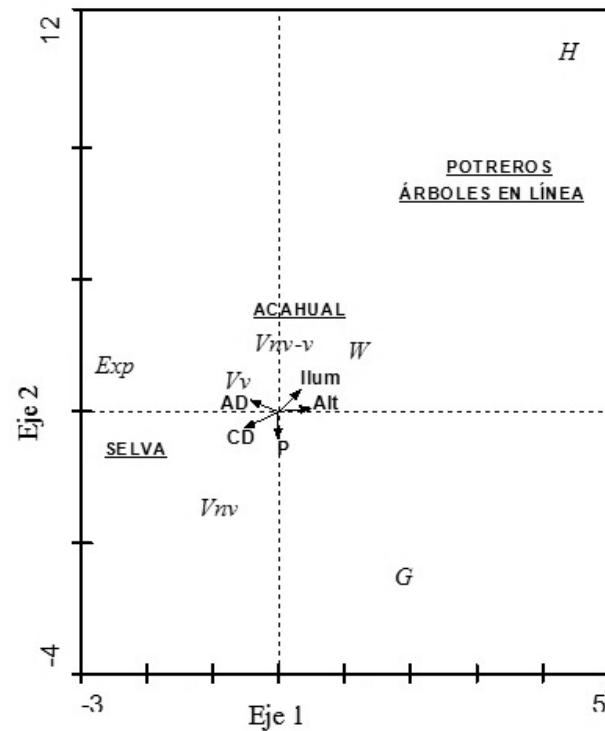


Figura 4. Correspondencia canónica entre mecanismos de dispersión y variables ambientales. H, humanos; Exp, autocoria explosiva; G, autocoria por gravedad; W, anemocoria; Vnv, vertebrado no volador; Vv, vertebrado volador; Vnv-v, vertebrados voladores y no voladores. En el recuadro, las variables ambientales: P, pendiente (%); Ium, iluminación (Mjoul/m²/año); CD, cobertura de dosel (%); AD, altura media del dosel (m); Alt, altura sobre el nivel del mar (m snm). Gradiente de perturbación de más estable (izquierda) a más perturbado (derecha).

registran Williams-Linera y Lorea (2009), incluyendo dap de > 2.5 cm, mientras que el resultado de este estudio es con base en dap ≥ 5 centímetros. Ochoa-Gaona y Domínguez-Vázquez (2000) registran 192 especies de árboles en Chajul, que es parte de la Selva Lacandona, número similar al total de especies arbóreas registradas en este estudio.

Diversidad de especies. Dificilmente podrían compararse los resultados obtenidos aquí con los de otros estudios debido a las diferencias metodológicas que presentan las investigaciones y las técnicas de muestreo aplicados por los distintos autores (Cuadro 4). No obstante, puede considerarse que el número de especies registradas para el paisaje en estudio es relativamente similar al encontrado en otros de la flora arbórea neotropical. En Belice se encontró una riqueza de 33 a 43 especies arbóreas con dap ≥ 5 en 4 ambientes diferentes identificados dentro de selva húmeda utilizando transectos de 0.1 ha, lo que resulta aproximado a los datos de áreas iguales en el presente estudio (Brewer et al., 2003).

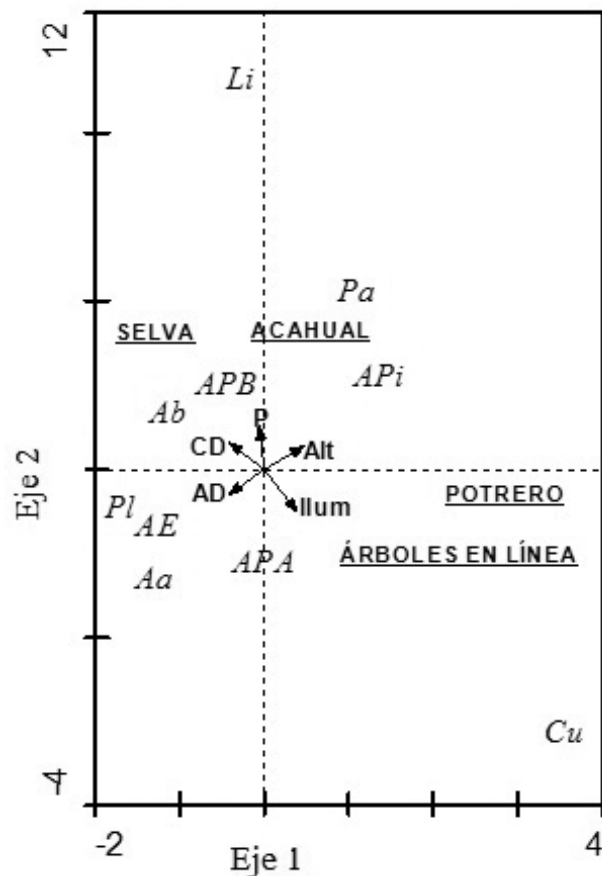


Figura 5. Correspondencia canónica entre los grupos funcionales de la flora arborecente y variables ambientales. Grupos funcionales: Aa, arbustivo alto; Ab, arbustivo bajo; AE, árbol emergente; APA, árbol persistente alto; APB, árbol persistente bajo; APi, árbol pionero; Cu, árbol cultivado; Li, liana; Pa, pionero arbustivo; Pl, palma. En el recuadro, las variables ambientales: P, pendiente (%); Ilum, iluminación ($Mjoul/m^2/año$); CD, cobertura de dosel (%); AD, altura media del dosel (m); Alt, altitud (m). Gradiente de perturbación de menos (izquierda) a más perturbado (derecha).

Al analizar la diversidad y riqueza de especies arbóreas en las unidades matriz-selva en pares, se observa un contraste gradual de acahuals maduros a pastizales con su referente ecológico, encontrando especialmente extremas las unidades de selva con las de los pastizales; lo cual indica un gradiente de perturbación y capacidad de resiliencia de las especies arbóreas (Ochoa-Gaona et al., 2007). Algo similar se observa al analizar el sistema como un todo; se percibe una dinámica entre sus elementos que en conjunto mantienen un continuo entre los ecomosaicos de matriz y selva que comparten un 50% de su ensamble. La riqueza de especies entre las unidades difiere como un resultado directo del manejo agropecuario de la finca o

parcela ejidal, lo que coincide con estudios conducidos a nivel de unidad de manejo o subsistema productivo (Guevara et al., 1992; Harvey y Haber, 1999; Schulze et al., 2004; Schroth et al., 2005). En este estudio, al considerar de manera integral todo el paisaje, que incluye áreas de conservación y de manejo —que corresponde a la realidad en localidades rurales de América—, puede observarse que la matriz agropecuaria se complementa y enriquece por los remanentes de selva, mostrando con ello su capacidad de sostener alta diversidad arbórea, como sugieren Vandemeer y Perfecto (2007). Lo anterior se confirma observando los altos valores obtenidos para el índice de Shannon-Wiener en todas las unidades de la matriz de manera independiente y comparando los pares matriz-selva (Ramírez-González, 2006), superiores a los registrados por Pérez et al. (2005) en agropaisajes del trópico húmedo y similares a los de Godínez-Ibarra y López-Mata (2002), Tun-Dzul (2007), Castro-Luna (2007) y Zamora-Crescencio et al. (2008) para selvas tropicales del sur y sureste de México. El índice Simpson muestra que no hay dominancia de especies, lo cual junto con la elevada equitatividad de las comunidades arbóreas indica que las especies están representadas por abundancias similares dentro de las unidades de paisaje del ejido. Los acahuals incrementan la diversidad de especies de la matriz, pero ésta se mantiene como un grupo diferenciado de la comunidad arbórea característica de la selva, por lo que resulta imprescindible mantener la selva remanente como reserva ejidal dentro del paisaje.

Estructura. Las diferencias estructurales que se encontraron entre las unidades del paisaje, se deben en gran medida al efecto de intensidad de disturbio que se manifiesta extrema entre las unidades de potreros con árboles dispersos y las de selva. El área basal y las densidades encontradas en la selva y acahuals son comparables a las que presentan las selvas y vegetación secundaria en la Amazonía (Vieira et al., 2003), los bosques neotropicales montanos en Bolivia (Araujo-Murakami et al., 2005), los de tierras bajas en Ecuador (Korning y Balslev, 1994) o los obtenidos en la Selva Lacandona por Ochoa-Gaona et al. (2007). Las unidades de vegetación secundaria o acahuals maduros son elementos del paisaje intermedios y permiten una secuencia entre los 2 ecomosaicos (Martin et al., 2004). La estructura de estos acahuals maduros, genera condiciones básicas de cobertura y altura de la vegetación que facilitan la colonización, el establecimiento de plántulas y el desarrollo de juveniles de las especies leñosas nativas del interior de la selva (Ochoa-Gaona et al., 2007).

Composición. La composición de las comunidades arbóreas aún logra sostener una flora nativa diversa a escala de paisaje. Al comparar en pares las unidades del paisaje de la matriz agropecuaria respecto a las unidades de la

Cuadro 3. Lista de las 27 especies arbóreas que caracterizan las unidades del paisaje y los ecomosaicos en el ejido Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique, Tabasco. Las cifras expresan el aporte porcentual de las especies más relevantes para cada unidad que acumulan juntas más del 30% de la similitud total

Especie característica	RE _{PAD}	PAD	REL	AL	RE _{AJ}	AJ	RE _{AM}	AM
<i>Tabebuia rosea</i>		37.5		6.1				
<i>Byrsonima crassifolia</i>		32.5		1.8				
<i>Guazuma ulmifolia</i>		11.8		5.2				
<i>Spondias mombin</i>		10.5		4.5		4.8		
<i>Pimienta dioica</i>				6.7		1.1		
<i>Swietenia macrophylla</i>				11.8				
<i>Cedrela odorata</i>				5.9				
<i>Lippia cardiostegia</i>			3.4	16.7		17.6		7.9
<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>			3.7			17.3		9.7
<i>Myriocarpa longipes</i>						1.5		6.4
<i>Trichospermum mexicanum</i>						9.7		3.5
<i>Rhederia penninervia</i>						5.2		8.2
<i>Cecropia obtusifolia</i>			2.6			4.9		
<i>Acacia mayana</i>					1.1	2.9		4.5
<i>Bursera simaruba</i>						3.1		2.0
<i>Mortoniendron guatemalense</i>					1.0			4.5
<i>Cryosophila argentea</i>	4.6		2.4		4.5		5.2	6.1
<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i>	4.5		2.1		4.2		5.6	4.3
<i>Sebastiania tuerckheimiana</i>	4.4		11.5		4.3		3.5	
<i>Rinorea guatemalensis</i>	7.1		7.2		6.3		8.0	
<i>Pouteria campechiana</i>	3.8		7.1		2.3		4.3	
<i>Quararibea funebris</i>	2.4		2.9		4.2		4.1	
<i>Chionanthus oblongeolatus</i>	6.1		0.9		4.2		5.8	
<i>Protium copal</i>	3.1		0.8		2.1		3.4	
<i>Pouteria reticulata</i>	1.4				5.2		5.4	
<i>Aspidosperma megalocarpon</i>	5.1				2.9		1.3	
<i>Eugenia</i> sp.					2.4		3.7	

Unidades de paisaje: AM, acahual maduro; AJ, acahual joven; AL, árboles en línea; PAD, potrero con árboles dispersos; RE_{AM}, selva referente de los acahuals maduros; RE_{AJ}, selva referente de los acahuals jóvenes; RE_{PAD}, selva referente a potreros; REL, elementos de perturbación lineal dentro de la selva o senderos.

selva, se encuentra que éstas difieren en sus ensambles arbóreos de manera notable; sin embargo, es importante notar que las unidades de selva comparten un 40% de su ensamble con los acahuals, lo que puede ser producto tanto de la perturbación humana dentro de la selva como del papel de los acahuals maduros que con el tiempo permiten el establecimiento de una proporción importante de las especies arbóreas nativas, lo cual es posible por la fuente de germoplasma disponible en los cercanos remanentes de selva. En este sentido, Ochoa-Gaona et al. (2007) indican que a mayor tiempo de desarrollo de la vegetación secundaria sobre las tierras bajo uso agropecuario, mayor es la capacidad de los acahuals para permitir el establecimiento de especies nativas con más altos requerimientos ecológicos (humedad y sombra). Es por ello que alrededor del 50% de las especies se comparten entre la matriz y la selva; y sólo un 25% se encontró en cada uno de los ecomosaicos.

Las especies del dosel son prácticamente las mismas que señala Wendt (1998) para Tabasco y Chiapas y muy similares a la composición de especies y familias descrita por Sandoval (1999) en el Petén, Guatemala y por Godínez-Ibarra y López-Mata (2002) en diversas selvas del trópico americano. Muchas de estas especies son propias de bosque maduro (Ochoa-Gaona et al., 2007). La composición y diversidad arbórea en el ejido es el resultado de la forma en que éste ha sido manejado y que incluye la conservación de una reserva ejidal de selva que conforma un área compacta y de remanentes de ésta inmersos en la matriz agropecuaria que, a su vez, aún es heterogénea. Los pastizales conservan una proporción importante de especies, debido a que por el manejo se dejan árboles nativos y se siembran árboles dispersos para sombra y otros usos del ganado, y porque los potreros se delimitan mediante cercos vivos en los cuales se registraron el 33% de las especies, conformando un ensamble arbóreo diferenciado, en el cual

Cuadro 4. Resultados procedentes de diferentes estudios sobre riqueza de árboles en el trópico incluyendo detalles de la superficie total muestreada y dap considerados

<i>Localidad</i>	<i>dap*</i>	<i>RA</i>	<i>SM</i>	<i>MM</i>	<i>Autor</i>
Santa Gertrudis, Vega de la Torre, Ver.	≥ 1 cm	131	3.00	3 (1)	Godínez-Ibarra y López-Mata, 2002
Selva Lacandona, Chis.	ND	178	ND	ND	Levy-Tacher et al., 2006
Selva Lacandona, Chis.	≥ 5 cm	119	3.90	39 (0.1)	Ochoa-Gaona et al., 2007
Sierra de Tenosique, Tab.	≥ 10 cm	75	1.25	5 (0.25)	Ochoa-Gaona et al., 2008
Laguna del Tigre, Petén, Gua.	≥ 10 cm	135	1.00	10 (0.1)	Sandoval-Cumes, 1999
Tzucacab, Yuc.	≥ 3 cm	128	0.90	9 (0.1)	Zamora-Crescencio et al., 2008
Ejido Ceibita, Tacotalpa, Tab.	≥ 3 cm	51	0.50	1(0.5)	Maldonado-Sánchez y Maldonado-Mares, 2010
Sierra de Tenosique, Tab.	≥ 5 cm	172	4.80	96 (0.05)	Presente estudio

dap, diámetro a la altura del pecho (1.30 m); RA, riqueza de árboles; SM, superficie de muestreo (ha); MM, método de muestreo (número de parcelas y entre paréntesis la superficie de las parcelas en ha).

se incluyen especies exóticas (Fig. 3, Apéndice 1). Se ha demostrado que los cercos vivos funcionan como corredores biológicos para mamíferos pequeños, aves y otros organismos (Fahrig y Merriam, 1985, 1994; Opdam et al., 1993; MacDonald, 2003).

Respuesta de grupos funcionales. La proporción de dispersión de las especies arbóreas del ejido: zoocoras (74%), anemocoras (17%), autocoras (7%), cultivadas (2%), sigue el mismo patrón registrado en vegetación ribereña (Budke et al., 2005), fragmentos de selva (Kinoshita et al., 2006), en sabanas estacionales (Silva et al., 2009), y en la selva cálida-húmeda de Veracruz (Ibarra-Manríquez et al., 1991). Las especies zoocoras se encontraron asociadas a la selva mediana y a las unidades de vegetación secundaria. La zoocoria puede relacionarse con el grado de estabilidad de los hábitats tropicales (Fleming et al., 1987). En el paisaje del ejido, un importante número de especies de masto y ornitofauna está ligado a la flora arbórea. Lo que se evidencia por la abundancia de plántulas y juveniles registrados en la selva, la vegetación secundaria y en algunas líneas de árboles. Por otro lado, mecanismos de dispersión menos dependientes de la fauna, como la anemocoria y la autocoria tienden a ser más frecuentes en las especies presentes en las unidades de la matriz agropecuaria con mayor grado de alteración (AL y PAD).

Por tipo de árbol, las especies arbóreas persistentes, las arbóreas emergentes, los arbustos, las palmas y las lianas leñosas (dap ≥ 5 cm) que predominan en la selva y acahuals maduros (3 a 4 estratos de vegetación) demuestran constancia, persistencia, resiliencia y, por tanto, la estabilidad (Grimm y Wissel, 1997) característica de los bosques primarios (Holling, 1973; Chesson, 2000) favorecida por un manejo agropecuario de baja a moderada intensidad en cerca del 50% del paisaje bajo estudio, lo que facilita, según Yepes et al. (2010), la restitución estructural arbórea.

Las especies pioneras predominan en unidades de árboles en línea y en potreros, pero también están presen-

tes en las veredas dentro de la selva y muestran el efecto de la perturbación humana más intensa sobre el ensamblaje original, que inicia procesos de sucesión vegetal similares a los que ocurren dentro de los claros de la selva (Brokaw, 1985; Fahey y Puettmann, 2007).

Consideraciones generales. La diversidad de árboles en el paisaje estudiado es producto del manejo y sus ecosistemas muestran complementariedad. El que la matriz contenga un número de especies similar al de la selva y el que se compartan casi el 50% de las especies está relacionado con el hecho de que los campesinos mantienen áreas de reserva de selva, tanto como un núcleo compacto como con fragmentos distribuidos dentro del paisaje. Esto permite que las parcelas de uso agropecuario queden adyacentes a aquellas y por dispersión sean enriquecidas con especies arbóreas propias de los bosques. Los acahuals durante su desarrollo van generando condiciones básicas de cobertura y altura de la vegetación que facilitan la colonización, el establecimiento de plántulas y el desarrollo de juveniles de las especies leñosas nativas del interior de la selva (Ochoa-Gaona et al., 2007). Por otra parte, el manejo de los potreros incluye la permanencia de árboles remanentes y el establecimiento de cercos vivos que contienen especies propias de las selvas enriquece el paisaje, como sugieren Guevara et al. (1992) y Jobbágy et al. (2006).

No hay que perder de vista que los productores tienen que hacer uso de los recursos para su sobrevivencia; en este sentido, la estrategia para la sustentabilidad debe buscar que se concilie la conservación de especies con el manejo productivo (Holling, 2001; Martínez, 2003). Para ello, como sucede hasta ahora en el ejido, el manejo del paisaje debe mantener a través del tiempo una proporción de hábitats conservados y de remanentes dispersos en el paisaje que enriquezcan la matriz agropecuaria. Asimismo, la matriz debe mantenerse diversificada y conservar los elementos arbóreos, idealmente mediante prácticas agroforestales que se reflejen, a la vez, en una

mejoría del bienestar de las familias campesinas. El paisaje estudiado nos indica que por ahora, las áreas productivas tienen capacidad de conservar un buen número de especies, llegando al manejo óptimo que se aproximaría al descrito por Diemont et al. (2006) dentro de la Selva Lacandona.

En la zona de estudio, el sistema de acahuales tiende a desaparecer. Por un lado, en las zonas de mayor pendiente algunos productores planean abandonar esta práctica y permitir el desarrollo de los acahuales indefinidamente, lo que favorecería las áreas forestales. Sin embargo, la mayoría de los productores pretenden transformarlos en pasturas, lo que homogeneizará la matriz y aumentará el contraste entre ecomosaicos, impidiendo la dispersión, el establecimiento y el mantenimiento de la fracción de flora arbórea nativa que persiste en estos hábitats, dificultando la conservación de las especies asociadas al mismo (Quintana-Ascencio et al., 1996; Moya-García et al., 2003; Vieira et al., 2009).

Agradecimientos

A los ejidatarios de Niños Héroes de Chapultepec, Tenosique por su colaboración, en especial a Vicente López Moreno, todo un parataxónomo. A Miguel Martínez Icó, por su invaluable apoyo en la determinación taxonómica. A los herbarios de ECOSUR-San Cristóbal de las Casas y de la UJAT, en especial a Mario Ishiki-Ishihara, Silvia Capello-García y Ángeles Guadarrama-Olivera, por facilitarnos el acceso a las colecciones. Alfonso Reyes-Díaz y Jaime Haas-Tzuc apoyaron en la toma de datos en campo. FOMIX-CONACYT-Tabasco financió este trabajo bajo el proyecto Especies forestales de uso múltiple: caracterización de sus usos y potencial de aplicación en planes de fomento forestal, agroforestal y silvopastoril en el municipio de Tenosique, Tabasco, TAB-2007-C09-74820. A ECOSUR, por el apoyo logístico y de infraestructura. A la DIA-SRE, por la beca 811-06-3-728.5/6457/07 para estudios de posgrado del primer autor.

Literatura citada

- Alcázar, C. 2007. Patrones de regeneración natural establecida de especies leñosas y su relación con aspectos estructurales, funcionales y de manejo en un agropaisaje mesoamericano. Tesis, maestría CATIE, Turrialba. 196 p.
- Araujo-Murakami, A., P. M. Jørgensen, C. Maldonado y N. Paniagua-Zambrana. 2005. Composición florística y estructura del bosque de ceja de monte en Yungas, sector de Tambo Quemado-Pelechuco, Bolivia. *Ecología en Bolivia* 40:325-338.
- Box, G. y D. Cox. 1964. An analysis of transformations. *Journal of Research of the Statistical Society* 26:211-243.
- Brewer, S.W., M. Rejmánek, M. A. H. Webb y P. V. A. Fine. 2003. Relationships of phytogeography and diversity of tropical tree species with limestone topography in southern Belize. *Journal of Biogeography* 30:1669-1688.
- Brokaw, N. V. L. 1985. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology* 66:682-687.
- Budke, J. C., E. Anversa, E. Hettwer, R. Aquino y S. Eisinger. 2005. Composição florística e estratégias de dispersão de espécies lenhosas em uma floresta ribeirinha, arroio Passo das Tropas, Santa Maria, RS, Brasil. *Iheringia-Série Botânica* 60:17-24.
- Castro-Luna, A. A. 2007. Cambios en los ensamblajes de murciélagos en un paisaje modificado por actividades humanas en el trópico húmedo de México. Tesis, doctorado Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 119 p.
- Chesson, P. L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2006. Primer v.6: User manual/Tutorial. Plymouth routine in multivariate ecological research (Primer-e Ltd.). Plymouth. 182 p. <http://www.primer-e.com>; última consulta: 16.VII.2008.
- Clench, H. 1978. To make regional lists of butterflies some thoughts. *Lepidopterists Society* 33:216-231.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples, ver. 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 12.VI.2008.
- Diemont, S. A. W., J. F. Martin, S. I. Levy-Tacher, R. B. Nigh, P. R. López y J. D. Golicher. 2006. Lacandon Maya forest management: Restoration of soil fertility using native tree species. *Ecological Engineering* 28:205-212.
- Escobar-Ocampo, M. y S. Ochoa-Gaona. 2007. Estructura y composición florística de la vegetación del Parque Educativo Laguna Bélgica, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:391-419.
- Fahey, R. T. y K. J. Puettmann. 2007. Ground-layer disturbance and initial conditions influence gap partitioning of understorey vegetation. *Journal of Ecology* 95:1098-1109.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1985. Habitat patch connectivity and population survival. *Ecology* 66:1762-1768.
- Fahrig, L. y G. Merriam. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8:50-59.
- Fleming, T. H., R. Breitwisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 18:91-109.
- Gobierno del Estado de Tabasco. 1997. Municipio de Tenosique. Secretaría de Desarrollo Social y Protección Ambiental, Gobierno del Estado de Tabasco. Villahermosa. 23 p.
- Godínez-Ibarra, O. y L. López-Mata. 2002. Estructura, composición, riqueza y diversidad de árboles en tres muestras de selva mediana perennifolia. *Anales del Instituto*

- de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 73:283-314.
- Grimm, V. y C. Wissel. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and guide for avoiding confusion. *Oecologia* 109:323-334.
- Guevara, S., J. Meave, P. Moreno-Casasola y J. Laborde. 1992. Floristic composition and structure of vegetation under isolated trees in neotropical pasture. *Journal of Vegetation Science* 3:65-664.
- Gutiérrez, D., J. León-Cortés, R. Menéndez, R. Wilson, J. Cowley y C. Thomas. 2001. Metapopulations of four lepidopteran herbivores on a single host plant, *Lotus corniculatus*. *Ecology* 82:1371-1386.
- Habit, E., P. Victoriano y A. Rodríguez-Ruiz. 2003. Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:3-14.
- Hammer, Ø., D. Harper y P. Ryan. 2001. Past: Paleontological Statistics Software Package for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; última consulta: 14.VII.2008.
- Harvey, C. y W. Haber. 1999. Remnant trees and the conservation of biodiversity in Costa Rican pastures. *Agroforestry Systems* 44:37-68.
- Harvey, C., O. Komar, R. Chazdon, B. Ferguson, B. Finegan, D. Griffith, M. Martínez-Ramos, H. Morales, R. Nigh, L. Soto-Pinto, M. Van Breugel y M. Wishnie. 2008. Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology* 22:8-15.
- Hernández-Daumás, S. 2005. La frontera de colonización asistida. La ganadería bovina en la frontera de reciente colonización: el caso de Balancán y Tenosique, Tabasco. *In* Frontera Sur de México: cinco formas de interacción entre sociedad y ambiente, S. Hernández-Daumás (coord.). El Colegio de la Frontera Sur, Tapachula, Chiapas. p 89-97.
- Herrando-Pérez, S. 2002. Manual de ecología matemática. Un enfoque práctico al análisis multivariado (PCA, CLUSTER y MDS) para detectar patrones en ecología. Manual de Referencia, segunda edición. ECOSUR, Chetumal, Quintana Roo. 60 p.
- Higgs, E. 2003. Nature for design: People, natural processes and ecological restoration. Massachusetts Institute of Technology, Massachusetts. 57 p.
- Holling, C. S. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4:1-23.
- Holling, C. S. 2001. Understanding the complexity of economic, ecological and social systems. *Ecosystems* 4:390-405.
- Ibarra-Manríquez, G., B. Sánchez-Garfías y L. González-García. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica* 23:242-254.
- Isaac-Márquez, F., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona y S. Hernández. 2005. Estrategias productivas campesinas: un análisis de los factores condicionantes del uso de suelo en el Oriente de Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 21:56-72.
- Isaac-Márquez, F., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona, S. Hernández y J. L. Sandoval. 2008. Programas gubernamentales y respuestas campesinas en el uso del suelo: El caso de la zona oriente de Tabasco, México. *Región y Sociedad* 20:97-129.
- Jobbágy, E. G., M. Vasallo, K. A. Farley, G. Piñeiro, M. F. Garbulsky, M. D. Noretto, R. B. Jackson y J. M. Paruelo. 2006. Forestación en pastizales: Hacia una visión integral de sus oportunidades y costos ecológicos. *Agrociencia* 10:109-124.
- Kinoshita, L. S., R. Buzanelli-Torres, E. R. Forni-Martin, T. Spinelli, Y. J. Ahn y S. Silva-Constâncio. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20:313-327.
- Korning, J. y H. Balslev. 1994. Growth and mortality of trees in Amazonian tropical rain forest in Ecuador. *Journal of Vegetation Science* 5:77-86.
- Lepš, J. y P. Šmilauer. 2005. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge University Press. 269 p.
- Levy-Tacher, S. I., J. R. Aguirre Rivera, J. D. García Pérez y M. M. Martínez Romero. 2006. Aspectos florísticos de Lacanhá Chansayab, Selva Lacandona, Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* 77:69-98.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Maldonado-Sánchez, E. A. y F. Maldonado-Mares. 2010. Estructura y diversidad arbórea de una selva alta perennifolia en Tacotalpa, Tabasco, México. *Universidad y Ciencia* 26:235-245.
- MacDonald, M. A. 2003. The role of corridors in biodiversity conservation in production forest landscapes: a literature review. *Tasforests* 14:41-52.
- Martin, P., R. E. Sherman y T. J. Fahey. 2004. Forty year of tropical forest recovery from agriculture: structure and floristics of secondary and old-growth riparian forests in the Dominican Republic. *Biotropica* 36:297-317.
- Martínez, D. 2003. Protected areas, indigenous peoples and the western idea of nature. *Ecological Restoration* 21: 247-250.
- Masera, O., M. Astier y S. López-Ridaura. 1999. Sustentabilidad y manejo de los recursos naturales: El marco de la evaluación MESMIS. Mundi-Prensa, México, D.F. 109 p.
- Morrison, E. 1999. Introduction to SPSS. Center for Social Science Computation and Research, Universidad de Washington. 14 p.
- Moya-García, X., A. Caamal, B. Ku-Ku, E. Chan-Xool, I. Armendáriz, J. Flores, J. Moguer, M. Noh-Poot, M. Rosales y J. Xool-Domínguez. 2003. La agricultura campesina de los

- mayas en Yucatán. *LEISA Revista de Agroecología* 19:7-17.
- Ochoa-Gaona, S. y G. Domínguez-Vázquez. 2000. Distribución y fenología de la flora leñosa de Chajul, Selva Lacandona, Chiapas, México. *Brenesia* 54:1-24.
- Ochoa-Gaona, S., M. González-Espinosa, J. Meave y V. Sorani-Dal Bon. 2004. Effect of forest fragmentation on the woody flora of highlands of Chiapas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:867-884.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. De Jong y F. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65-80.
- Ochoa-Gaona, S., I. Pérez-Hernández y B. De Jong. 2008. Fenología reproductiva de las especies arbóreas del bosque tropical de Tenosique, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical* 56:657-673.
- Opdam, P., R. van Apeldoorn, A. Schotman y J. Kalkhoven. 1993. Population responses to landscape fragmentation. In *Landscape ecology of a stressed environment*, C. C. Vos y P. Opdam (eds.). Chapman and Hall, New York. p. 147-177.
- Ortiz-Espejel, B. y V. Toledo. 1998. Tendencias en la deforestación de la Selva Lacandona (Chiapas, México): el caso de Las Cañadas. *Interciencia* 23:318-327.
- Pérez, A. M., G. Borneman, L. Campo, M. Sotelo, F. Ramírez e I. Arana. 2005. Relaciones entre biodiversidad y producción en sistemas silvopastoriles de América Central. *Ecosistemas* 14:132-141.
- Pérez, A. M., M. Sotelo, I. Siria, R. Alkemade y L. Aburto. 2007. Developing a species based model for biodiversity assessment in an agricultural landscape in Nicaragua. *Gaia* 8:1-54.
- Quintana-Ascencio P. F., M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial, G. Domínguez-Vázquez y M. Martínez-Icó 1996. Soil seed banks and regeneration of tropical rain forest from milpa fields at the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Biotropica* 28:192-209.
- Ramírez-González, A. 2006. Ecología: métodos de muestreo y análisis de poblaciones y comunidades. Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá. p. 273.
- Sánchez, D., C. Harvey, A. Grijalva, A. Medina, S. Vilchez y B. Hernández. 2005. Diversidad, composición y estructura de la vegetación en un agropaisaje ganadero en Matiguás, Nicaragua. *Revista de Biología Tropical* 53:387-414.
- Sandoval-Cumes, K. J. 1999. Análisis estructural de la vegetación arbórea y sotobosque del Parque Nacional Laguna El Tigre, Petén, Guatemala. Tesis, Universidad de San Carlos de Guatemala, Guatemala. 104 p.
- Schroth, G., G. Da Fonseca, C. Harvey, C. Gascón, L. Vasconcelos y A. Izac. 2005. Farmers and the forest: can the agroforestry actually conserve biodiversity? *Conservation Biology* 19:2043-2044.
- Schulze, C., M. Waltert, P. Kessler, R. Pitopang, Shahabuddin, D. Veddele, M. Mühlenberg, R. Gradstein, C. Leuschner, I. Steffan-Dewenter y T. Tschardtke. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use system: comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* 14:1321-1333.
- SEDESPA (Secretaría de Desarrollo Social y Protección al Ambiente). 2006. Programa de Ordenamiento Ecológico del Estado de Tabasco, Villahermosa. 99 p.
- Sekercioglu, C., S. Loarie, F. Oviedo, P. Ehrlich y G. Daily. 2007. Persistence of forest birds in the Costa Rican agricultural countryside. *Conservation Biology* 21:482-494.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2008. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de área de protección de flora y fauna, la región conocida como cañón del Usumacinta, localizada en el municipio de Tenosique, en el estado de Tabasco. *Diario Oficial de la Federación*, 22 de septiembre de 2008. 16 p. http://vlex.com.mx/vid/categoria-flora-fauna-usumacinta-tenosique-42835362;ultima_consulta:23.VIII.2008.
- Silva, I. A., M. V. Cianciaruso y M. A. Batalha. 2009. Dispersal modes and fruiting periods in hyperseasonal and seasonal savannas, central Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 32:155-163.
- Smith, T. M., H. H. Shugart y F. I. Woodward. 1998. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change. *International Geosphere-Biosphere Programme Books Series*, Cambridge University Press. 369 p.
- Snow, D. W. 1981. Tropical frugivorous birds and their food plants: a world survey. *Biotropica* 13:1-14.
- Spellerberg, I. F. 2005. *Monitoring ecological change*, segunda edición. Cambridge University Press. 391 p.
- Stevens, M. 1996. SER-'95 Indigenous peoples program. *Restoration and Management Notes* 14:35-38.
- Tobar, D., M. Ibrahim y F. Casasola. 2007. Diversidad de mariposas en un paisaje agropecuario del Pacífico Central de Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* 45:58-65.
- Toledo, V. 2002. Agroecología, sustentabilidad y reforma agraria: la superioridad de la pequeña producción familiar. *Agroecología e Desenvolvimento Rural Sustentável* 3:27-36.
- Tun-Dzul, F. J. 2007. La estacionalidad de la selva baja inundable: su análisis mediante percepción remota. Tesis Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, Chetumal, Quintana Roo. 96 p.
- Vandemeer, J. e I. Perfecto. 2007. The agricultural matrix and a future paradigm for conservation. *Conservation Biology* 21:274-277.
- Vázquez-Negrin, I. y O. Castillo-Acosta. 2007. Heterogeneidad estructural de un remanente de selva alta perennifolia en el ejido Niños Héroes, Tenosique, Tabasco. In *Memorias de*

- la Semana de Divulgación y Video Científico, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa. p. 503-506.
- Vieira, D. L. M., K. D. Holl y F. M. Peneireiro. 2009. Agro-successional restoration as a strategy to facilitate tropical forest recovery. *Restoration Ecology* 17:451-459.
- Vieira, I. C. G., A. Silva, E. A. Davidson, T. A. Stone, C. J. Reis y J. B. Guerrero. 2003. Classifying successional forests using Landsat spectral properties and ecological characteristics in eastern Amazonia. *Remote Sensing of Environment* 87:470-481.
- Vilchez, S., C. Harvey, D. Sánchez, A. Medina y B. Hernández. 2004. Diversidad de aves en un paisaje fragmentado de bosque seco en Rivas, Nicaragua. *Encuentro* 4:60-75.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. *In* Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). Instituto de Biología, UNAM, México, D.F. p. 581-664.
- Williams-Linera, G. y F. Lorea. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 18:3269-3293.
- Yepes, A. P., J. I. Del Valle, S. L. Jaramillo y S. A. Orrego. 2010. Recuperación estructural en bosques sucesionales andinos de Porce (Antioquia, Colombia). *Revista de Biología Tropical*, 58:427-445.
- Zamora-Crescencio, P., G. García, J. Flores y J. Ortiz. 2008. Estructura y composición florística de la selva mediana subcaducifolia en el sur del estado de Yucatán, México. *Polibotánica* 26:33-66.
- Zonneveld, I. 1989. The land unit: a fundamental concept in landscape ecology, and its application. *Landscape Ecology* 3:67-83.
- Zuur, A., E. Ieno y G. Smith. 2007. Analyzing ecological data. *In* Statistics for biology and health, M. Gail, K. Krickeberg, J. Samet, A. Tsiatis y W. Wong (eds.). Springer Science+Business Media, New York. p. 163-179.

Apéndice 1. Datos de las especies arbóreas con dap ≥ 5 cm en los ecomosaicos estudiados (la nomenclatura se basa en la página del Missouri Botanical Garden <http://www.tropicos.org/>).

Claves. FI: fidelidad a hábitats. C, común, que existe en ambos ecomosaicos; MA, sólo en la matriz agropecuaria; RE, sólo en el remanente de selva mediana perennifolia. GF: grupo funcional. Aa, arbustivo alto; Ab, arbustivo bajo; AE, árbol emergente; APA, árbol persistente alto; APB, árbol persistente bajo; APi, árbol pionero; Cu, árbol cultivado; Li, liana; Pa, pionero arbustivo; Pl, palma. MD: mecanismo dispersor. Vnv, vertebrados no voladores principalmente mamíferos; Vv, vertebrados voladores principalmente aves; Vnv-v, vertebrados no voladores y voladores; W, anemocoria; G, gravedad; Expl., autocoria explosiva; H, sólo dispersada por humanos. FC: fases de crecimiento. 1, árboles o arbustos con dap ≥ 5 cm y altura ≥ 1.5 m; 2, arbustos o árboles jóvenes $1.5 \text{ cm} \leq \text{dap} < 5 \text{ cm}$ y altura $< 1.5 \text{ m}$; 3, plántulas. *Especie introducida. No nativa.

Núm.	Familia Especies	FI	GF	MD	FC
	Actinidiaceae				
1	<i>Saurauia yasicae</i> Loes.	C	APB	Vv	1,2,3
	Anacardiaceae				
2	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	C	APi	Vv	1,2,3
3	<i>Metopium brownei</i> (Jacq.) Urb.	C	APi	Vnv-v	1,2,3
4	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug et Urb.	C	APA	Vv	1,2,3
5	<i>Spondias mombin</i> L.	MA	APi	Vnv-v	1,2,3
	Annonaceae				
6	<i>Annona reticulata</i> L.	MA	Cu	Vnv-v	1,2
7	<i>Cymbopetalum penduliflorum</i> (Dunal) Baill.	RE	APA	Vv	1
8	<i>Guatteria anomala</i> R.E. Fr.	RE	AE	Vv	1,2,3
9	<i>Oxandra belizensis</i> (Lundell) Lundell	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
10	<i>Rollinia membranacea</i> Triana et Planch.	RE	APB	Vnv-v	1
11	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	C	APB	Vnv-v	1,2
	Apocynaceae				
12	<i>Aspidosperma cruentum</i> Woodson	RE	APA	W	1,2,3
13	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll. Arg.	C	APA	W	1,2,3
14	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> (Rose) Woodson	C	APB	Vnv-v	1,2,3
	Aquifoliaceae				
15	<i>Ilex costaricensis</i> Donn. Sm.	C	APA	Vv	1,2,3
	Araliaceae				

Apéndice 1. Continúa

Núm.	Familia Especies	FI	GF	MD	FC
16	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch. Arecaceae	C	APB	Vv	1,2,3
17	<i>Cryosophila argentea</i> Bartlett	C	PI	Vv	1,3
18	<i>Geonoma binervia</i> Oerst. Asteraceae	RE	PI	Vnv	1,2,3
19	<i>Eupatorium morifolium</i> Mill. Bignoniaceae	MA	Pa	W	1,2,3
20	<i>Parmentiera aculeata</i> (Kunth) Seem.	MA	APi	Vnv	1,3
21	<i>Spathodea campanulata</i> P. Beauv.*	MA	Cu	W	1,2,3
22	<i>Tabebuia donnell-smithii</i> Rose	MA	APB	W	1,2,3
23	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC. Bombacaceae	MA	APi	W	1,2,3
24	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	MA	AE	W	1,2
25	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dungand	C	APi	W	1,2,3
26	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer Boraginaceae	C	APB	Vv	1,2,3
27	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz et Pav.) Oken	C	APA	W	1,2,3
28	<i>Cordia dodecandra</i> DC.	RE	APA	Vnv-v	1
29	<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst. Burseraceae	C	APA	Vv	1,2,3
30	<i>Bursera instabilis</i> McVaugh et Rzed.	C	APi	Vv	1,2
31	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	MA	APi	Vv	1,2,3
32	<i>Protium copal</i> (Schltdl. et Cham.) Eng. Caricaceae	C	APB	Vv	1,2,3
33	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn. Sm.) Woodson Cecropiaceae	C	APi	Vv	1,2
34	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	C	APi	Vnv-v	1,3
35	<i>Coussapoa purpusii</i> Standl. Celastraceae	MA	APi	Vv	1
36	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell Chrysobalanaceae	RE	APA	W	1
37	<i>Couepia dodecandra</i> (Moc. et Sessé ex DC) Hemsl.	C	APA	Vnv	1,2,3
38	<i>Licania platypus</i> (Hemsl.) Fritsch. Clusiaceae	MA	APA	Vnv	1,2
39	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.	C	APA	Vnv	1
40	<i>Clusia flava</i> Jacq.	MA	APB	Vv	1
41	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel Cochlospermaceae	RE	APB	Vnv-v	1,2,3
42	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng. Combretaceae	MA	APi	W	1
43	<i>Terminalia amazonia</i> (J.F. Gmel.) Exell. Dracaenaceae	C	AE	W	1,2,3
44	<i>Dracaena americana</i> Donn. Sm. Euphorbiaceae	C	APB	Vv	1,3
45	<i>Acalypha macrostachya</i> Jacq.	MA	Pa	Vnv	1,2,3
46	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	C	APA	Vv	1,2,3
47	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	RE	APB	Vv	1
48	<i>Sebastiania tuerckheimiana</i> (Pax et K. Hoffm.) Lundell Fabaceae	C	APB	Vv	1,2,3
49	<i>Acacia mayana</i> Lundell	C	APi	Vv	1,2,3
50	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	RE	APB	Vv	1,2,3

Apéndice 1. Continúa

Núm.	Familia Especies	FI	GF	MD	FC
51	<i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.	MA	APB	W	1,2,3
52	<i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose	MA	APB	Vv	1
53	<i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith.	C	AE	Vnv-v	1,2,3
54	<i>Erythrina berteroa</i> Urb.	MA	APi	G	1,2,3
55	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	MA	Cu	G	1,2
56	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	MA	APi	G	1,3
57	<i>Inga inicuil</i> Schltdl. et Cham. ex G. Don	MA	APB	Vnv-v	1
58	<i>Inga laurina</i> (Sw.) Willd.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
59	<i>Inga vera</i> Willd.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
60	<i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl.	C	APB	G	1,2,3
61	<i>Lonchocarpus guatemalensis</i> Benth.	C	APB	G	1,2,3
62	<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth.	RE	APB	W	1,2
63	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	MA	APB	W	1,3
64	<i>Lysiloma latisiliquum</i> (L.) Benth.	C	APB	W	1,2,3
65	<i>Machaerium biovulatum</i> Micheli	RE	Li	W	1,2,3
66	<i>Machaerium cirrhiferum</i> Pittier.	MA	APi	W	1
67	<i>Ormosia macrocalyx</i> Ducke	C	APB	G	1
68	<i>Ormosia schippii</i> Pierce ex Standl. et Steyerf.	RE	APB	G	1
69	<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	MA	APi	W	1,3
70	<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	MA	APi	Vnv-v	1,3
71	<i>Schizolobium parahyba</i> (Vell.) S. F. Blake	RE	APi	W	1
72	<i>Swartzia cubensis</i> (Britton et P. Wilson) Standl.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
73	<i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record	C	APA	W	1,2,3
74	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	RE	APA	W	1,2,3
Flacourtiaceae					
75	<i>Casearia commersoniana</i> Cambess.	RE	APB	Vnv-v	1,3
76	<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.	MA	Pa	Vv	1
77	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	C	APA	Vv	1,2,3
78	<i>Casearia tacanensis</i> Lundell.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
79	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton et Millsp.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
Lauraceae					
80	<i>Aiouea inconspicua</i> van der Werff	RE	APB	Vv	1,2
81	<i>Cinnamomum grisebachii</i> Lorea-Hern.	RE	APA	Vnv-v	1
82	<i>Licaria cervantesii</i> (Kunth) Kosterm.	RE	APB	Vv	1,2,3
83	<i>Nectandra lundellii</i> C.K. Allen	RE	APB	Vv	1,2,3
84	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	C	APB	Vv	1,2,3
85	<i>Ocotea helicterifolia</i> (Meins.) Hemsl.	RE	APB	Vv	1,2,3
86	<i>Persea americana</i> Mill.	MA	Cu	Vnv-v	1,2
Magnoliaceae					
87	<i>Talauma mexicana</i> (DC.) Don	MA	APB	Vnv-v	1,2,3
Malpighiaceae					
88	<i>Bunchosia</i> sp.	MA	Pa	Vv	1,2,3
89	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	MA	Cu	Vnv-v	1,2
Malvaceae					
90	<i>Hampea stipitata</i> S. Watson	C	APi	Vv	1,2,3
Melastomataceae					
91	<i>Miconia argentea</i> (Sw.) DC.	RE	Aa	Vv	1,2,3
92	<i>Miconia impetiolaris</i> (Sw.) D. Don. ex DC.	RE	Aa	Vv	1,2,3
Meliaceae					
93	<i>Cedrela odorata</i> L.	MA	APA	W	1,2,3
94	<i>Guarea glabra</i> Vahl.	C	APA	Vv	1,2,3

Apéndice 1. Continúa

Núm.	Familia Especies	FI	GF	MD	FC
95	<i>Guarea petenensis</i> Coronado	RE	APA	Vv	1
96	<i>Swietenia macrophylla</i> King.	C	APA	W	1,2,3
	Monimiaceae				
97	<i>Siparuna andina</i> (Tul.) A. DC.	C	APi	Vv	1,2,3
98	<i>Siparuna guianensis</i> Aubl.	C	Ab	Vv	1,2,3
	Moraceae				
99	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
100	<i>Brosimum lactescens</i> (S. Moore) C.C. Berg.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
101	<i>Ficus benjamina</i> L.*	MA	Cu	Vv	1
102	<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth	C	APB	Vv	1
103	<i>Ficus glabrata</i> Kunth	MA	APB	Vv	1
104	<i>Ficus insipida</i> Willd.	C	APA	Vnv-v	1
105	<i>Ficus pertusa</i> L. f	C	APB	Vv	1,2,3
106	<i>Ficus petiolaris</i> Kunth	MA	APB	Vv	1,3
107	<i>Ficus tecolutensis</i> (Liebm.) Miq.	MA	APA	Vnv-v	1,2,3
108	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
109	<i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
110	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	RE	APB	Vv	1,2,3
	Myrtaceae				
111	<i>Eugenia biflora</i> (L.) DC.	C	APB	Vv	1,2,3
112	<i>Eugenia capuli</i> (Schldl. et Cham.) Hook. et Arn.	MA	Aa	Vv	1,2,3
113	<i>Eugenia capuloides</i> Lundell	MA	Aa	Vv	1
114	<i>Eugenia</i> sp.	C	APB	Vv	1,2,3
115	<i>Pimienta dioica</i> (L.) Merr.	C	APB	Vv	1,2,3
116	<i>Psidium guajava</i> L.	MA	APi	Vnv-v	1,2,3
117	<i>Psidium sartorianum</i> (O. Berg.) Nied.	RE	APA	Vnv-v	1
	Ochnaceae				
118	<i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.	RE	APB	Vv	1,2,3
	Olacaceae				
119	<i>Ximenia americana</i> L.	MA	Aa	Vv	1,2,3
	Oleaceae				
120	<i>Chionanthus oblongeolatus</i> (B.L. Rob.) P.S. Green	RE	Aa	Vnv-v	1,2,3
	Piperaceae				
121	<i>Piper amalago</i> L.	C	Aa	Vnv	1,2,3
	Rosaceae				
122	<i>Prunus occidentalis</i> Sw.	RE	APA	Vv	1,2
	Rubiaceae				
123	<i>Alseis yucatanensis</i> Standl.	C	APB	Vv	1,2,3
124	<i>Blepharidium mexicanum</i> Standl.	C	Aa	Vv	1
125	<i>Chione chiapasensis</i> Standl.	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
126	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A. Rich.	RE	Aa	Vv	1,2,3
127	<i>Gonzalagunia panamensis</i> (Cav.) K. Schum.	C	APi	Vv	1,2,3
128	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	C	Aa	Vv	1
129	<i>Hamelia patens</i> Jacq.	MA	Ab	Vv	1,2,3
130	<i>Posoqueria latifolia</i> (Rudge) Roem. et Schult.	C	APB	Vv	1,2,3
131	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	C	Aa	Vv	1,2,3
132	<i>Psychotria costivenia</i> Griseb	RE	Ab	Vv	1,2,3
133	<i>Psychotria pubescens</i> Sw.	RE	Ab	Vv	1,2,3
134	<i>Rondeletia stenophyllon</i> Hemsl.	C	Aa	Vv	1,2,3
135	<i>Simira salvadorensis</i> (Standl.) Steyerm.	C	APA	Vv	1,2,3
	Rutaceae				

Apéndice 1. Continúa

Núm.	Familia Especies	FI	GF	MD	FC
136	<i>Citrus aurantiifolia</i> (Christm.) Swingle*	MA	Cu	H	1
137	<i>Citrus limetta</i> Risso*	MA	Cu	H	1
138	<i>Citrus sinensis</i> (L.) Osbeck*	MA	Cu	H	1
139	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	C	APi	Vv	1,2,3
	Sapindaceae				
140	<i>Cupania dentata</i> DC.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
141	<i>Sapindus saponaria</i> L.	MA	APB	Vv	1,2,3
142	<i>Talisia oliviformis</i> (Kunth) Radlk.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
	Sapotaceae				
143	<i>Manilkara chicle</i> (Pittier) Gilly	C	APA	Vnv-v	1,2,3
144	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	C	APA	Vnv-v	1,2,3
145	<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	RE	APA	Vnv	1,2,3
146	<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eymma	C	APA	Vnv	1,2,3
147	<i>Pouteria sapota</i> (Jacq.) H. E. Moore et Stearn.	RE	APA	Vnv	1,2,3
148	<i>Pouteria</i> sp. 1	C	APA	Vnv-v	1,2,3
149	<i>Pouteria</i> sp. 2	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
150	<i>Pouteria</i> sp. 3	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
151	<i>Sideroxylon</i> aff. <i>foetidissimum</i> (Pittier) T.D. Penn.	C	APA	Vnv-v	1
152	<i>Sideroxylon persimile</i> (Hemsl.) T. D. Penn.	RE	APA	Vnv-v	1,2,3
	Simaroubaceae				
153	<i>Simarouba glauca</i> DC.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
	Sterculiaceae				
154	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	MA	APi	Vnv-v	1,2,3
	Theaceae				
155	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltldl. et Cham.	MA	APi	Vv	1
	Tiliaceae				
156	<i>Berrya cubensis</i> (Griseb.) M. Gómez	RE	APB	Vv	1,2
157	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	C	APi	W	1,3
158	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i> Rose	C	APi	W	1,2,3
159	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	MA	APi	W	1
160	<i>Mortonioidendron guatemalense</i> Standl. et Steyerm.	C	APB	Vnv-v	1,2,3
161	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	C	APi	G	1,2
	Ulmaceae				
162	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	C	APA	Vv	1,2,3
163	<i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) Leroy	C	APA	Vnv-v	1,2,3
164	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	MA	APi	Vnv-v	1,3
	Urticaceae				
165	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	C	Pa	G	1,2,3
	Verbenaceae				
166	<i>Aegiphila monstrosa</i> Moldenke	C	APA	Vnv-v	1,2,3
167	<i>Gmelina arborea</i> Roxb.*	MA	Cu	G	1
168	<i>Lippia cardiostegia</i> Benth.	C	Pa	W	1,2,3
169	<i>Rehdera penninervia</i> Stand. et Moldenke	C	P	W	1,2,3
170	<i>Tectona grandis</i> L.f.*	MA	Cu	G	1
171	<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	C	APA	Vnv-v	1,2,3
	Violaceae				
172	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	C	Aa	Expl.	1,2,3



Diversity and biogeographic affinities of Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) along an altitudinal gradient in El Cielo Biosphere Reserve of northeastern Mexico

Diversidad y afinidades biogeográficas de Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) a lo largo de un gradiente altitudinal en la Reserva de la Biosfera El Cielo en el noreste de México

Robert W. Jones¹✉, Santiago Niño-Maldonado² y Jesús Luna-Cozar³

¹Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro, Avenida de las Ciencias, s/n, 76230 Juriquilla, Querétaro, México.

²Unidad Académica Multidisciplinaria Agronomía y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Centro Universitario, 87149 Ciudad Victoria, Tamaulipas, México.

³El Colegio de la Frontera Sur, Carr. Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290 San Cristóbal de las Casas, Chiapas, México.

✉ rjones@uaq.mx

Abstract. The altitudinal and temporal distributions of species in the family Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) were studied in El Cielo Biosphere Reserve (ECBR) in the state of Tamaulipas, northeastern Mexico. Species richness, diversity and abundance were recorded along an altitudinal gradient, from 100 to 1 900 m. A total of 571 individuals of 51 species were collected, representing 30% of the total species of Apionidae recorded for Mexico. Richness estimators (Chao 2) indicated that 75% of the species present were sampled. Species richness and diversity was greatest in tropical forests. Species geographic distributions were found to fall into 3 categories: mega-Mexico, tropical and temperate. The majority of the species (55.3%) were restricted to mega-Mexico (southern southwestern US to northern Nicaragua), with fewer species with tropical (27.7%) and temperate (17.0%) distributions. Species with tropical distributions had highest diversity and greater overall abundance in low elevations in tropical forests when compared to higher elevation forests (cloud and pine/oak). In contrast, diversity and abundance for species with temperate and mega-Mexican distributions were similar in all forest types. Greater richness and abundance occurred during the dry season (December through May) than the rainy season, suggesting populations of Apionidae were in immature stages during this latter period, with active adults predominating during the dry season, many of which were probably in a non-reproductive physiological state.

Key words: Coleoptera, biodiversity, biosphere reserve, Apionidae, neotropical.

Resumen. Se estudiaron las distribuciones altitudinales y temporales de especies de la familia Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) en la Reserva de la Biosfera El Cielo, en el norte de México. Riqueza, diversidad y abundancia fueron registrados a través de un gradiente altitudinal de 100 hasta 1 900 m. Se recolectó un total de 571 individuos de Apionidae de 51 especies. La diversidad de especies fue mayor en la selva tropical. La distribución geográfica de las especies corresponde a 3 categorías: mega-México, tropical y templada. La mayoría de las especies (55.3%) pertenecen a la categoría mega-México (sur del suroeste de los Estados Unidos hasta el norte de Nicaragua), seguido por especies con distribución tropical (27.7%) y templada (17.0%). Las especies con distribución tropical tuvieron mayor diversidad y abundancia en elevaciones bajas (selvas tropicales). En contraste, la diversidad y abundancia de las especies con distribución templada y mega-México fueron parecidas entre altitudes y tipos de vegetación. Se encontró mayor riqueza y abundancia durante la época de secas (diciembre a mayo) que en la época de lluvias, lo cual sugiere que las poblaciones de Apionidae estuvieron en etapa de inmaduros durante este último periodo, con una predominancia de adultos activos durante la época de secas, los cuales probablemente estuvieron en un estado fisiológico no-reproductivo.

Palabras claves: Coleoptera, biodiversidad, reserva biosfera, Apionidae, neotropical.

Introduction

Mexico has long been recognized as a “transition zone” between the Nearctic and Neotropical biogeographic realms (Wallace, 1876; Morrone, 2005). In generalized

biogeographic maps (Wallace, 1876; Udvardy, 1975; Olson et al., 2001; Cox and Moore, 2005), the Neotropical region of Mexico is generally shown to occur south of the Isthmus of Tehuantepec and extend north along both western and eastern coastal areas approximately to the Tropic of Cancer. In contrast, the Nearctic region extends from the Rocky Mountains south through the central Mexico plateau and along the 2 northern mountains ranges

(Sierra Madre Oriental and Occidental), terminating at the Transverse Neovolcanic Belt at approximately 18° latitude north. Although this generalized Nearctic-Neotropical pattern is useful for a rough depiction of the distribution within Mexico of species from these biogeographic regions, the actual distribution patterns of individual species and genera are complex and the result of dispersal and/or vicariant speciation processes associated with a wide range of possible geographical or environmental changes in geological time (Halfter, 1987; Noonan, 1988; Thomas, 1993; Rzedowski, 1993; Lobo and Halfter, 2000; Marshall and Liebert, 2000; Morrone and Márquez, 2008).

The northern extension of the Sierra Madre Oriental Biotic province (*sensu* Morrone et al., 2001), and in particular the region protected within the El Cielo Biosphere Reserve (ECBR), is one of the geographic areas of Mexico where the contrast and mixing between the nearctic and neotropical faunal and floral elements is most pronounced. This reserve is in the state of Tamaulipas, approximately 70 km south of Ciudad Victoria between 22°55' and 23°25' N and 99°05' and 99°26' W (Casas Gonzalez and Requena Lara, 2005). González-Medrano (2005) reports 10 distinct types of vegetation in ECBR including tropical deciduous forests, tropical semi-deciduous forest, cloud forest, pine forest, oak forest, pine-oak forest, and with 4 associations of xeric shrubs on the western portions of the reserve. These vegetation types are often found in close proximity and several associations can often be found within a distance of 10 km, especially where the terrain rises abruptly (Valiente-Banuet et al., 1995; Gonzalez-Medrano, 2005). These changes in vegetation provide an opportunity to examine how different floral and faunal groups are distributed and mix within the different habitats.

Our overall objective was to identify the species in the family Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea, *sensu* Alonso-Zarazaga and Lyal, 1999) and to characterize their distributions and associations in ECBR. Apionidae is a family of relatively small weevils (< 7 mm) with non-geniculate antenna, elongated trochanter and usually pear-like shape (Anderson and Kissinger, 2002). Apionidae are widely distributed with approximately 1 900 described species worldwide (Oberprieler et al., 2007) and reported from all the biogeographical regions of the world, except the Antarctica (Alonso-Zarazaga, 2004). They are phytophagous and relatively host plant specific (Alonso-Zarazaga, 2004) and immature stages develop in plant inflorescences, seeds, stems or roots (Anderson and Kissinger, 2002; Alonso-Zarazaga, 2004). The family Apionidae was selected for the following reasons: 1), identification to species was possible for most species; 2), distribution records were available for all identified species (Kissinger, 1968, 1989, 1992, 1998, 1999a, 1999b;

O'Brien and Wibmer, 1982); 3), although studies have examined the diversity of various tropical insect groups along altitudinal gradients (Sánchez-Ramos et al., 1993; Olson, 1994; Lobo and Halfter, 2000; Sandoval and Fagua, 2006), none have presented detailed, site specific diversity data for a phytophagous taxa such as Apionidae.

We determined the richness, abundance and diversity of Apionidae along an altitudinal gradient that included semi-deciduous tropical forest (100-700 m), cloud forest (800-1 400 m) and mixed pine-oak forests (1 500-1 900 m), with the limits of vegetation types based on Gonzalez-Medrano (2005). Using reported distribution data, we categorized distributions of species of Apionidae into 3 categories and compared species richness and abundance of the different biogeographic categories along the altitudinal gradient and temporally throughout a year of collection.

The principal questions addressed were the following: 1), what is the richness and diversity of Apionidae in the El Cielo Biosphere Reserve? 2), what are the basic biogeographic affinities the species of Apionidae within the reserve? 3), are the species of Apionidae of different biogeographic affinities restricted to different altitudes? and, 4), what are the seasonal patterns in abundances and altitudinal distributions of Apionidae within the vegetation types of the reserve?

Materials and methods

An altitudinal transect was established approximately 8 km north of the town of Gómez Farías, in the municipality of Gómez Farías, Tamaulipas, México, and oriented in a east to west direction from 23°07'56" N, 99°08'50" W to 23°07'56" N, 99°08'50" W. RBEC is situated in the terrestrial subregion of the Sierra Madre Oriental (Cuanalo de la Cerda et al., 1989), and situated in the Sierra de las Cucharas, part of the ancient Sierra de Guatemala (Cámara Artigas and González Rodríguez, 2005). The region is composed of tropical karst of medium tropical hills and mountains reaching a maximum of 2 320 m a.s.l., with karstic depressions in the valleys (Cámara-Artigas and González-Rodríguez, 2005). Soils are primarily litisols for the length of the transect. Using the system of classification of García (1973), the climate of the lower sections of the transect up to 700 m is classified as (A) C(w₂) and C(w₂) from 700 to 1 900 m (Casa-Gonzalez and Requena-Lara, 2005). Vegetation of the transect included deciduous and semi-deciduous tropical forest (*selva mediana caducifolia y subcaducifolia*) at 100-700 m; cloud forest (*bosque mesófilo de montaña*) from 700 to 1 400 m; and oak-pine forest (*bosque de encino-pino*) from 1 400 to 1 900 m (Cámara-Artigas and González-Rodríguez, 2005; González-Medrano, 2005).

Samples were taken monthly at 19 sites, each at 100 m intervals (19 x 12 months= 228 samples total), along an altitudinal transect from 100 m to 1 900 m a.s.l. within ECBR from January to December of 1998. Samples were taken at successive sites along the transect corresponding to 100 m of altitude from 100 a 1 900 m; the distance between sample sites depending on the steepness of the terrain. Of these sites, 7 sample sites were located in tropical deciduous forest, 7 with cloud forest and 5 within oak/pine forests. The classification and altitudinal extension of vegetation at sample locations were based on Gonzalez-Medrano (2005) and Puig (2005), with 7 sites categorized as tropical deciduous forest (100-700 m), 7 as cloud forest (800-1 400 m) and 5 as oak/pine forest (1 500-1 900 m). We found no standardized sampling procedure for Apionidae and considered standard sweep net samples appropriate given the small size of these weevils and their close association with plants (Alonso-Zarazaga, 2004). Samples at each site consisted of 200 sweeps of vegetation using a standard 38 cm diameter canvas sweep net. At each sample location, efforts were made to sweep all vegetation that was accessible within the area. All material from the 200 sweeps, including plant parts and assorted debris, was placed in 1 gallon Zip-Lock® plastic bags saturated with alcohol, labeled with date and collecting site, and brought to the laboratory. Adult weevils were separated from the samples by visual inspection using a 1.75x magnifying lamp, and then mounted and labeled. Individuals were sorted to morphospecies and then identified using the descriptions and keys in Kissinger (1968, 1989, 1992, 1998, 1999a, 1999b), or identified by David G. Kissinger of Loma Linda, California, as well as by comparison with identified material. All specimens were deposited in the entomological collection of the Universidad Autónoma de Querétaro, Querétaro, México (UAQE), or that of David G. Kissinger, Loma Linda, CA (DGK).

Species distributional analysis. The geographic distributions of species of Apionidae were divided into 3 categories: 1) mega-Mexico, 2) tropical, and 3) temperate. The category mega-Mexico corresponded to “mega-Mexico 3” of Rzedowski (1993); a distribution that includes the extreme southwestern United States, Mexico and northern Central America (to northern Nicaragua). Tropical species were those that occur within mega-Mexico 3, sometimes found as far north as the southwestern United States, but extend south beyond northern Central America into southern Central America and, rarely, into South America. The species categorized as temperate species had distributions extending north of the southwestern United States (north of the limits of mega-Mexico 3), with distributions extending south into Mexico and, rarely, into northern Central America.

Diversity measures and statistical analysis. The number of individuals per species was recorded for each sample and sample site. These data were used to estimate total weevil richness and diversity, as well as for separate estimates for tropical deciduous forest, cloud forest, and oak/pine vegetation types. The categories of vegetation were based on the classifications and geographic locations given by González-Medrano (2005). Species accumulation curves and estimators of diversity were calculated using EstimateS 6.0 computer program (Colwell, 1997). The species richness estimators Chao 2 and first order jackknife (Jack 1) (Colwell and Coddington, 1994) were chosen for use because Chao 2 has shown good performance with arthropod data, and Jackknife 1 is generally considered a conservative estimator (Magurran, 2004). These estimators were calculated for the entire transect and for each vegetation type. Diversity indices, Shannon (e^H) and Simpson's (inverse) were also calculated using EstimateS 6.0 for all samples and for each of the vegetation types and tested for significant differences between habitats using methods given by Magurran (2004). After testing for normal distributions, differences in abundance of individuals (all combined species for biogeographic categories, monthly and seasonal (totals) were investigated using Kruskal-Wallis and Mann-Whitney nonparametric procedures using the statistical software MiniTab®, Release 14.

Results

Species richness and diversity. A total of 571 individuals representing 51 species within 9 genera of Apionidae were collected (Table 1 and Appendix). The total species richness estimate suggested that approximately 75% of the total number of species of Apionidae were sampled (75.1% and 74.0 % for estimators Chao 2 and first order Jackknife, Table 1). Within the genera observed, *Trichapion* had 19 species, *Coelocephalapion* 14, *Kissingeria* 6, *Apionion* 3, *Chrysapion*, *Alocentron*, *Neapion*, and *Sayapion* each 2, and *Stenapion* had 1 species. The most abundant species were *Coelocephalapion decoloratum* (Smith) with 81 individuals, *Alocentron relictum* (Sharp) with 60, and *Kissingeria trichium* (Kissinger) with 51.

Species richness and diversity of Apionidae varied among forest types. Species richness was highest in the tropical semi-deciduous forest followed by cloud forest and oak-pine forest (Table 1). Richness estimates (Chao 2 and Jackknife1) also indicated that the tropical deciduous forest had the greatest richness followed by cloud forest and oak/pine forest although these differences were not significant (Table 1). Diversity measures and total abundances were significantly different among vegetation types (Table 1). Species diversity of Apionidae, measured

Table 1. Estimated richness and diversity indices of species of Apionidae (Insecta: Coleoptera) calculated from different vegetation types in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico

Vegetation type	Observed	Richness estimators ¹		Diversity index ²		
		Confidence interval, 95% (Mao Tao)	Chao 2	Jackknife 1	Shannon (Exponential: e^H)	Simpson (inverse)
Tropical Semi-Deciduous Forest	31	22.91 - 39.09	44.04 + 8.79 a	42.86 + 4.01 a	17.5 a	12.88 a
Cloud Forest	28	20.37 - 35.63	35.76 + 5.71 a	38.87 + 3.92 a	11.7 b	9.50 b
Oak-Pine Forest	19	14.36 - 23.64	24.90 + 4.89 a	27.85 + 2.74 a	7.5 c	5.24 c
Total	51	43.55 - 58.55	67.93 + 9.27	68.92 + 4.30	24.8	17.29

1/ Estimators within columns for vegetation types with the same letter not significantly different ($p > 0.05$) based on log linear confidence intervals calculated using EstimateS 6.0 software (Colwell 1997).

2/ All comparisons of diversity indices between vegetation types significantly different ($p < 0.05$); for all comparisons values of Students $t > 55.0$, $df > 350$.

by both Shannon (e^H) and Simpson (inverse) Indices, was greatest in the semi-deciduous tropical vegetation, followed in order by cloud forest and oak/pine forest vegetation (Table 1). Higher diversity in tropical vegetation was the result of both greater numbers of species and more uniform abundance patterns. In contrast, the uniformity of species abundance in oak/pine was low, reducing diversity measures, with 5 dominant species (*C. auctum*, *C. decoloratum*, *K. trichium*, *T. godmani*, *T. proclive*) accounting for 81% of the recorded individuals. In contrast to diversity values, overall abundance was not significantly different among forest types ($H = 1.6$, $df = 2$, $p > 0.05$).

Biogeographic affinities. The distribution of species of Apionidae from ECBR fit well into the 3 biogeographic patterns (Fig. 1). The geographic distribution of the majority of the Apionidae species (56.5%; 26 spp.) in the reserve corresponded to mega-Mexico 3 of Rzedowski (1993). Of these species, 15 (57.7%) had distributions restricted to regions north of the Isthmus of Tehuantepec and 3 (6.5%) have only been collected from the Sierra Madre Oriental. Tropical species, those with distributions whose northern limits are within mega-Mexico 3 but extend south beyond northern Central America, accounted for 28.3% (13) of the species. Of these, only 3 had distributions beyond Panama into South America. The species categorized as temperate species, with distributions extending north of the limits of mega-Mexico into the United States or rarely into Canada, accounted for only 15.2% of the total. Of these, none have been found in South America, southern Central America or the Caribbean and only 2 had distributions that extended beyond the Isthmus of Tehuantepec.

Species from the 3 biogeographic categories were found in all vegetation types (Fig. 2), and the proportions of the categories among the habitat types were not significantly different ($\chi^2 = 3.26$, $df = 2$, $p > 0.05$). However, of these categories, those with tropical distribution had greatest

differences in species richness and abundance among vegetation types (Fig. 2A, B). Greater species richness and significantly higher abundance of tropical species were found in tropical and cloud forests than in the oak/pine forests at higher elevations (Fig. 2B). Species richness for Apionidae with distributions within mega-Mexico was similar for all vegetation types (Fig. 2B). Species with temperate distributions had similar richness values for all

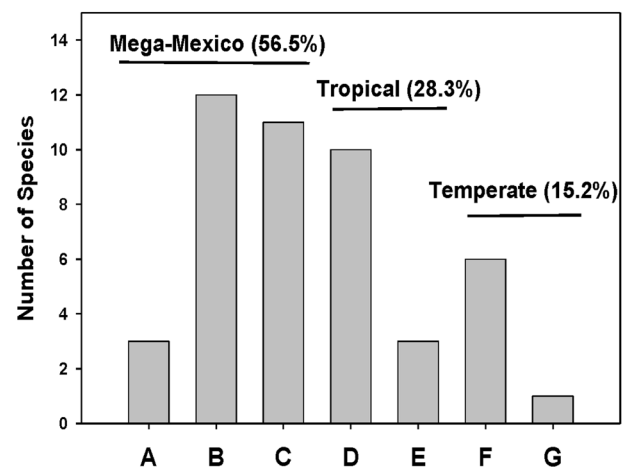


Figure 1. Geographic distributions of species of Apionidae in the El Cielo Biosphere reserve. See text for definition of the 3 geographic categories (mega-Mexico, tropical, and temperate). Distributions within these categories included: A, only recorded from the Sierra Madre Oriental; B, reported from northern mega-Mexico and not extending beyond the Isthmus of Tehuantepec; C, distributed throughout mega-Mexico (southwestern US to northern Central America); D, mega-Mexico to southern Central America; E, mega-Mexico to South America; F, USA and/or Canada to northern Mexico; G, USA and sometimes Canada to northern Central America.

vegetation types, with slightly greater abundance in oak-pine forests (Fig. 2B).

Seasonal abundance patterns. Species richness and abundance of Apionidae were greater during the dry season (December through May) than the rainy season (June through November). A total of 40 species were registered during the dry season compared with 28 collected from the rainy season. Likewise, overall abundance (individuals per sample) was significantly greater during dry season months than the wet season ($H = 7.4$, $p < 0.05$), as well as for each abundance within each biogeographic category; $U = 5012$, 6079 , and 4957 , ($p < 0.05$) respectively for tropical, temperate, and mega-Mexico affinities. However, despite differences in abundance, the proportions of species within the 3 biogeographic categories was not significantly different between seasons ($\chi^2 = 0.61$, $df = 4$, $p > 0.05$).

Monthly richness and abundance values for Apionidae were notable for marked decreases at the start of the rainy season in June and July (Fig. 3). Subsequently, richness generally increased throughout the rainy season and into the dry season, peaking during February, March and April. In contrast, abundance values were bimodal. The first peak occurred from February to May with the second peak from September through December. All abundance values for these months, with the exception of October, were significantly greater than the lowest abundance values at the beginning of the rainy season in June and July (Fig. 3).

Discussion

The number of species of Apionidae (51) collected within ECBR was notable for such a small sample area and represented 30% of the total number of species reported for Mexico by Alonzo-Zarazaga (2004). This richness is due, in part, to the reserve having both tropical and temperate climate regimes, as well as being located at a node of 3 biogeographic provinces (Morrone and Márquez, 2008): Sierra Madre Oriental, Gulf Coast and Tamaulipan. Richness estimators (Chao 2 and Jackknife 1) indicated that approximately 75% of the species of Apionidae were collected in the habitats sampled. Further collection effort within the western portions of the reserve with vegetation characteristic of the more arid Tamaulipan biotic province will undoubtedly contribute more species of Apionidae representative of northern Mexico.

Diversity was greater in the tropical deciduous forest, than in cloud or pine/oak forests, due to greater numbers of species combined with more uniform abundances in the former, although abundance was similar among forests. Because Apionidae are relatively host specific (Alonso-Zarazaga, 2004) these results are probably a product of the greater diversity of hosts plants in the tropical forest;

an explanation that is supported by general comparisons of diversities of insect herbivores between temperate and tropical forests (Novotny et al., 2006).

The biogeographic distributions of the majority of the species of Apionidae from ECBR were restricted to mega-Mexico 3, or from this region south into southern Central America (85% of total). Thus, although the reserve is only 350 km from the US border, the biogeographic affinities of the species of Apionidae are distinctly to the south. This pattern is in contrast to other taxa of ECBR, such as trees (Puig, 2005) and macrofungi (García-Jiménez and Valenzuela-Garza, 2005) of the cloud forests of ECBR that share many species with temperate regions of the southeastern United States. Only 7 of the species of Apionidae collected have distributions that extended north beyond the extreme southwestern United States (Fig. 1), and of these, only 3 have been reported from the eastern US. The low number of shared species between ECBR and the eastern United States may be the result of more rapid divergence and vicariant speciation of populations of Apionidae between these regions when compared to other taxa; this given that these insects often have multiple generations per year and can reach high local abundance.

Although the region of mega-Mexico 3 was originally conceived to describe distributions of plants (Rzedowski, 1993), the concept also characterizes well the majority of the distribution patterns of species of Apionidae from ECBR. Surprisingly, it also delimits the majority of all species of Apionidae recorded for North America (52%, $n = 246$; Kissinger, 1968); a figure similar to that reported here for the ECBR. It can be argued that the similarity in distribution between Apionidae and Mexican plants is because the insects simply track their host plants, but as so little is known of the host plants of Apionidae, this conclusion presently cannot be properly evaluated. Nonetheless, it is interesting to note that the one mega-Mexican species from this study with reliable host plant data (*Neapion xanthoxyli*), has a host plant with a much greater geographic distribution. Its host plant, *Zanthoxylum fagara* (L.) Sarg. is fairly common in Florida and in the Caribbean (Correll and Johnston, 1970). That the distribution of *N. xanthoxyli* is more restricted than that of its host plant is not surprising given that herbivores generally cannot colonize all plant populations, as has been noted by Gaston (2003). Further study is needed to determine if other species of Apionidae restricted to mega-Mexico do not extend to the full northern range of their host plants.

More species and individuals of Apionidae were found during the dry season than the rainy season which apparently reflects the basic life history of Apionidae in

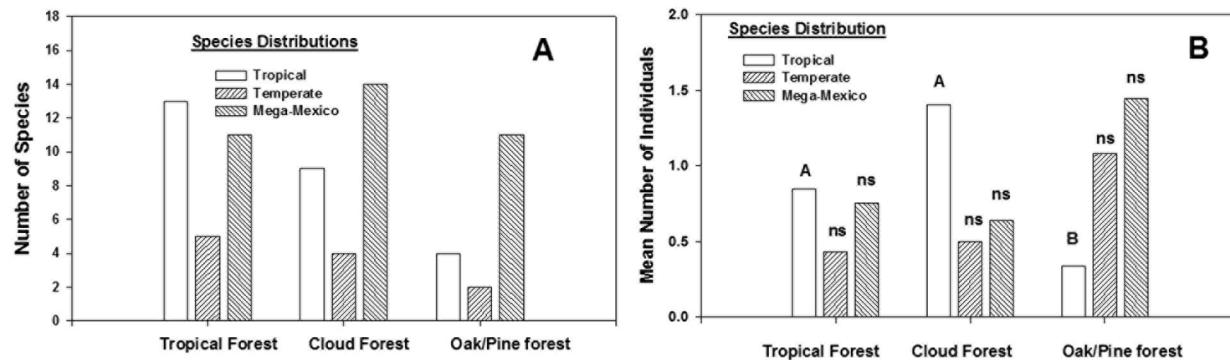


Figure 2. Comparison of species richness and total individual densities of Apionidae (Coleoptera) among vegetation types in the El Cielo Biosphere Reserve. A, numbers of species of each geographic distribution category compared among vegetation types. B, mean abundance of total individuals per sample of each geographic distribution category compared among vegetation types. Mean number of individuals of tropical distribution were significantly higher in tropical forest and cloud forests than oak/pine forests (Kruskal Wallis, $H=10.59$; $DF=3$; $p < 0.01$, separation of ranks between each forest type using Mann-Whitney Test).

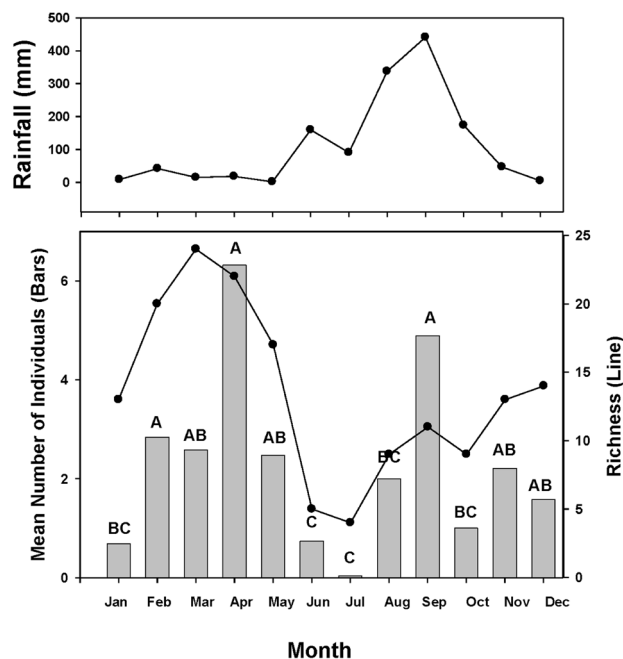


Figure 3. Monthly totals of rainfall (top) with species richness and mean abundance of Apionidae (bottom) in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. Bars with same letters not significantly different based on Kruskal-Wallis nonparametric test ($H=26.7$; $DF=3$; $p < 0.01$, separation of ranks between months using Mann-Whitney Test).

the reserve. As strictly herbivorous insects, Apionidae are limited to reproduction on a limited number of plant species with immature stages of Apionidae virtually immobile and restricted within reproductive and vegetative structures. Clearly adult females are obligated to be closely associated with the hosts at times of oviposition, but adults may be

on other plant species that are not larval hosts during mating flights or resting stages especially when hosts are unavailable (Alonso-Zarazaga, 2004). These host-free periods may be extensive, at times lasting more than 6 months, depending on climate and plant phenology. In the reserve, a significant drop in adult abundance during June and July at the initiation of the rainy season, suggested that populations were principally on primary hosts in immature stages at this time. As these stages developed into adults, these apparently began appearing in all habitats and reached peak richness and abundance in March and April. Individuals collected during these peak periods of abundance, were probably on non-reproductive hosts, as is commonly reported for Apionidae (Alonso-Zarazaga, 2004). This conclusion is supported by the presence of many individuals with distributions categorized as tropical or mega-Mexico in the higher elevation oak/pine forests at these peak abundance periods. This further suggests that at least some of the species of Apionidae may seasonally disperse during periods of adult aestivation from lower to cooler, higher elevations when host plants are not available and temperatures at the lower altitudes are extreme.

Clearly, more study is needed of the basic biology of species of Apionidae and their host plants in subtropical and tropical regions. In the present study, only 7 of the species have published reliable host records, of which 5 are for temperate species of Apionidae based on data recorded in the United States and Canada. More detailed host plant records would allow for interesting comparisons of the local and biogeographic distributions species of species of Apionidae with that of their host plants and give insight into life history traits and distribution and colonization patterns at various spatial scales.

Acknowledgments

We are indebted to David Kissinger of Loma Linda, California for identification of many of the collected specimens. We wish to thank Plácido Ornelas Linares, Julián Maldonado Contreras, Jesús Hernández Martínez, Humberto Osorio, Joaquín Parra Niño, Juan Córdoba y Teresa de Jesus Ornelas Linares who helped in the field work and Texas Southmost College, in Brownsville, Texas and their personnel at El Cielo Biological Station for providing housing and research space. Mahinda Martínez, Carlos López and Karina Acevedo-Whitehouse of the Universidad Autónoma de Querétaro provided valuable editorial advice. Funding was provided in part by the Comisión para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) and the Universidad Autónoma de Querétaro.

Literature cited

- Alonso-Zarazaga, M. A. 2004. Apionidae (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. IV, J. Llorente Bousquets, J. J. J. Morrone, O. Yáñez and I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Mexico, D. F. p. 705-712.
- Alonso-Zarazaga, M. A. and C. H. C. Lyal. 1999. A World Catalogue of Families and Genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera), (Excepting Scolytidae and Platypodidae). Entomopraxis, Barcelona. 315 p.
- Anderson, R. and D. G. Kissinger. 2002. Chapter 129. Brentidae. Billberg 1820. *In* American Beetles: Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, R. H. Arnett and M. C. Thomas, (eds.). CRC Press, New Cork. p. 711-719.
- Casas-González, S. L. and G. N. Requena-Lara. 2005. Chapter 3. Generalidades geográficas. *In* Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México, G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo and R. Dirzo (eds.). México, Universidad Autónoma de Tamaulipas. p. 38-50.
- Cámara-Artigas, R. and L. González-Rodríguez. 2005. 5. Un karst tropical en la Sierra Madre Oriental. *In* Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México, G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo and R. Dirzo (eds.). México, Universidad Autónoma de Tamaulipas. p. 63-66.
- Colwell, R. K. and J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Philosophical Transactions of the Royal Society 345:101-118.
- Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's guide and application: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/>; 28.VII.2011.
- Correll, D. S. and M. C. Johnston. 1979. Manual of the Vascular Plants of Texas. University of Texas, Austin, TX. 1881 p.
- Cox, B. C. and P. D. Moore. 2005. Biogeography: An ecological and evolutionary approach. 7th ed., Blackwell Scientific, Oxford. 326 p.
- Cuanalo-de la Cerda, H., E. Ojeda-Trejo, A. Santos-Ocampo and C. A. Ortiz-Solorio. 1989. Provincias, Regiones y Subregiones de México. Colegio de Postgraduados, Centro de Edafología, Chapingo, México. 621 p.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). 2. ed. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 220 p.
- García-Jiménez, J. and R. Valenzuela-Garza. 2005. Chapter 30. Hongos macromicetos. *In* Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México, G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo and R. Dirzo (eds.). México, Universidad Autónoma de Tamaulipas. p. 321-337.
- Gaston, K. J. 2003. The structure and dynamics of geographic ranges. Oxford University Press, Oxford. 266 p.
- Gonzalez-Medrano, F. 2005. Chapter 7. La vegetación. *In* Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México, G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo, and R. Dirzo (eds.). Universidad Autónoma de Tamaulipas. Universidad Autónoma de Tamaulipas. México. p. 88-105.
- Green, R. H. 1966. Measurement of non-randomness in spatial distributions. Researches Population Ecology 8:1-7.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the Montane Entomofauna of Mexico and Central America. Annual Review of Entomology 32:95-114.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4:9.
- Kissinger, D. G. 1968. Curculionidae subfamily Apioninae of North and Central America, with reviews of the World genera of Apioninae and World subgenera of *Apion* Herbst Coleoptera. Taxonomic Publications, South Lancaster. 559 p.
- Kissinger, D. G. 1989. Apionidae from North and Central America. Part 1. Notes on the classification of the Apion subgenus *Trichapion* Wagner with description of new species from the United States of America. (Coleoptera). Insecta Mundi 3:271-287.
- Kissinger, D. G. 1992. Apionidae from North and Central America. Part 4. Generic classification and introduction to the genus *Coelocephalapion* Wagner, with new species from Mexico and Venezuela (Coleoptera). Insecta Mundi 6:65-77.
- Kissinger, D. G. 1998. Apionidae from North and Central America. Part 5. Description of genus *Apionion* and 4 new species (Coleoptera). Insecta Mundi 12:93-102.
- Kissinger, D. G. 1999a. Description of a new genus, *Sayapion*, from from North and Central America. (Coleoptera: Apionidae). Insecta Mundi 13:72.

Kissinger, D. G. 1999b. Apionidae from North and Central America. Part 6. Description of new species of *Apionion* Kissinger, *Coelocephalapion* Wagner and *Trichapion* Wagner (Coleoptera). *Insecta Mundi* 13:21-37.

Lobo, J. M. and G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals Entomological Society of America* 93:115-126.

Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Pub. New York. 256 p.

Marshall, C. J. and J. K. Liebert. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.

Morrone, J. J., D. Espinosa and J. Llorente. 2002. Mexican biogeographic provinces: Preliminary scheme, general characterizations, and synonymies. *Acta Zoológica Mexicana* 85:83-108.

Morrone, J. J. and J. Márquez. 2008. Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana* 24:15-41.

Noonan, G. R. 1988. Biogeography of North American and Mexican insects, and a critique of vicariance biogeography. *Systematic Zoology* 37:366-384.

Novotný, V. and Y. Basset. 2000. Rare species in communities of tropical insect herbivores: pondering the mystery of singletons. *Oikos* 89:564-572.

Novotny, V., P. Drozd, S. Miller, M. Kulfan, M. Janda, Y. Basset and G. D. Weiblen. 2006 Why are there so many species of herbivorous insects in tropical rain forests? *Science* 313:1115-1118.

Oberprieler, R. G., A. E. Marvaldi and R. S. Anderson. 2007. Weevils, weevils, everywhere. *Zootaxa* 1668:491-520.

O'Brien, C. W. and G. J. Wibmer. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America and the West Indies (Coleoptera : Curculionidae). *Memoirs American Entomological Institute*. 34:1-382.

Olson, D. M., E. Dinerstein, E. D. Wikramanayake, N. D. Burgess, G. V. N. Powell, E. C. Underwood, J. A. D'amico, I. Itoua, H. E. Strand, J. C. Morrison, C. J. Loucks, T. F. Allnutt, T. H. Ricketts, Y. Kura, J. F. Lamoreux, W. W. Wettengel, P. Hedao and K. R. Kassem. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience* 51:933-938.

Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10:129-150.

Puig, H. 2005. La biogeografía de las plantas del bosque mesófilo. *In* Historia Natural de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Chapter 6, G. Sánchez-Ramos, P. Reyes-Castillo, and R. Dirzo (eds.). Universidad Autónoma de Tamaulipas. México. p. 67-87.

Rzedowski, J. 1993. Diversity and origins of the Phanerogamic flora of Mexico. *In* Biological diversity of Mexico. Origins and distributions, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa (eds.). Oxford University Press, New York. p. 129-146.

Sánchez-Ramos, G., J. Lobo. M. Lara-Villalón and P. Reyes-Castillo. 1993. Distribución altitudinal y estacional de la entomofauna necrófila en la Reserva de la Biosfera "El Cielo", Tamaulipas, México. *Biotam*:13-22.

Sandoval-Mojica, A. and G. Fagua. 2006. Estructura de las comunidades de Orthoptera (Insecta) en un gradiente altitudinal de un bosque andino. *Revista Colombiana de Entomología* 32:200-213.

Thomas, D. B. 1993. Scarabaeidae (Coleoptera) of the Chiapanecan forests: a faunal survey and chorographic analysis. *Coleopterist Bulletin* 47:363-408.

Udvardy, M. D. F. 1975. A classification of the biogeographical provinces of the world. IUCN Occasional Paper no. 18. Morges, Switzerland: IUCN.

Valiente-Banuet, A., M. F. González and D. Piñero. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botanica Mexicana* 33:1-36.

Wallace, A. R. 1876. The geographical distribution of animals. MacMillan, London. 1110 p.

Appendix. Species list and number of individuals of Apionidae (Coleoptera: Curculionoidea) collected in various forest types in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas, Mexico. Tribal and subtribal arrangements based on Alonso-Zarazaga and Lyal (1999) and species names used as in Alonso-Zarazaga (2004).

Species	NUMBER OF INDIVIDUALS					Geographic distribution
	Sum	Trop. Forest	Cloud forest	Oak/Pine		
APIONINAE						
Aspidapiini						
<i>Alocentron chiriquense</i> (Sharp)	14	14	0	0	Tropical	USA: (IL); MEXICO (Gro., Mor., Tamps., Ver.); Guat.; Nic. Pan.

Appendix. Continues.

Species	NUMBER OF INDIVIDUALS					Geographic distribution
	Sum	Trop. Forest	Cloud forest	Oak/ Pine		
<i>A. relictum</i> (Sharp)	60	20	39	1	Tropical	MEXICO (Chis., Dgo., Gro., Mor., Nay., Pue., S.L.P., Sin., Tab., Ver.); GUAT.; EL SALV.; HOND.; C. RICA
Ixapiini						
<i>Neapion xanthoxyli</i> (Fall)	1	0	0	1	Mega-Mexico	USA (TX); MEXICO (Tamps., Oax. Ver)
<i>N. cretaceicolle</i> (Sharp)	6	5	0	1	Mega-Mexico	MEXICO (Tamps.); GUAT.
Piezotrachelini						
<i>Chrysapion auctum</i> (Sharp)	21	1	4	16	Tropical	USA (AZ, BJ, CA, TX); MEXICO (Col., DF, Gro., Mich., Hgo., S.L.P., Ver., Mex.); GUAT.; EL SALV.; C.RICA
<i>C. chrysocomun</i> (Gerstaecker)	16	10	6	0	Tropical	MEXICO (Chis., Mich., S.L.P., Tab., Ver.); Guat.; Hond.; El Salv.; Pan.
Oxystomatini						
Oxystomatina						
<i>Coelocephalapion ablulum</i> (Kissinger)	2	0	0	2	Mega-Mexico	MEXICO (N.L., Dgo.)
<i>C. absonum</i> (Kissinger)	1	1	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (Ver.), El Salv.
<i>C. aduncirostre</i> (Gerstaecker)	6	1	5	0	Tropical	MEXICO (Chis., Gro., Hgo., Jal., Pue., Mex., Mich., Nay., S.L.P., Tab., Ver.); EL SALV.; GUAT.; HOND.; PAN.; SOUTH AMERICA
<i>C. carinatum</i> (Smith)	25	17	8	0	Temperate	USA (East, Central, West); MEXICO (S.L.P.)
<i>C. decoloratum</i> (Smith)	81	31	6	44	Temperate	USA (East y Centro); MEXICO (Chis., D.F., Dgo., Jal., Mich., S.L.P., Ver.)
<i>Coelocephalapion emaciipes</i> (Fall)	1	1	0	0	Temperate	CANADA; USA (East, Centro, Sur, TX); MEXICO (Chis., S.L.P., Ver.)
<i>C. epicum</i> (Sharp)	1	1	0	0	Tropical	MEXICO (Tamps.); PAN.
<i>C. germanum</i> (Sharp)	1	1	0	0	Tropical	MEXICO (Mich, Nor., S.L.P., Sin., Tab., Ver.); EL SALV.; PAN.
<i>C. luteirostre</i> (Gerst.)	1	1	0	0	Tropical	MEXICO (S.L.P, Ver.); SOUTH AMERICA
<i>C. pallitarse</i> (Sharp)	2	2	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (Tab.); EL SALV.
<i>C. prosolitare</i> (Kissinger)	20	20	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (S.L.P., Pue., Mor.)
<i>C. solitare</i> (Sharp)	1	1	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (Gro., Tab. Ver.)
<i>C. subornatum</i> (Fall)	7	1	6	0	Mega-Mexico	USA (TX); MEXICO (Dgo., N.L., Hgo., Sin., Son., Ver.),
<i>Coelocephalapion</i> sp. 1	7	0	0	7	-	-
<i>Coelocephalapion</i> sp. 2	4	0	0	4	-	-
Oxystomatini						
Trichiapiina						
<i>Apionion fenyesi</i> (Kissinger)	24	11	11	2	Tropical	MEXICO (Chis., Mor., N.L., Q.Roo., Tamps.); PAN.
<i>A. howdeni</i> (Kissinger)	1	0	1	0	Mega-Mexico	MEXICO (N.L., S.L.P., Chis.)
<i>A. subauratum</i> (Sharp)	1	0	1	0	Mega-Mexico	MEXICO (S.L.P., Ver., Tamps.); GUAT.

Appendix. Continues.

Species	NUMBER OF INDIVIDUALS					Geographic distribution
	Sum	Trop. Forest	Cloud forest	Oak/Pine		
<i>Kissingeria amaura</i> (Kissinger)	4	0	4	0	Temperate	CANADA; USA (AZ, CA, NM, OK, TX, ID, OR, UT, WA, AB, CO, IA, KS, MB, MT, ND); MEXICO (B.C.)
<i>Kissingeria trichium</i> (Kissinger)	51	0	0	51	Mega-Mexico	MEXICO (D.F., Hgo., Pue)
<i>Sayapion terale</i> (Kissinger)	1	1	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (S.L.P., Tamps.)
<i>Trichapion consanguineum</i> (Wagner)	20	10	8	2	Mega-Mexico	MEXICO (Gro., Hgo., Mor., S.L.P., Sin.); NIC.
<i>T. godmani</i> (Wagner)	15	0	0	15	Mega-Mexico	USA (TX, AZ); MEXICO (Coah.; D.F., Gro., Hgo., Pue., Mex., Mich., Son., Ver.); GUAT., HOND.
<i>T. gracilirostre</i> (Sharp)	2	0	2	0	Mega-Mexico	MEXICO (Gro., Hgo., Pue., Mich.); GUAT.; HOND.
<i>T. hadromerum</i> (Wagner)	1	0	0	1	Mega-Mexico	MEXICO (D.F., Dgo., Mich., Mor., Hgo., Sin.); GUAT.
<i>T. innocens</i> (Kissinger)	9	7	2	0	Mega-Mexico	MEXICO (Hgo., S.L.P.)
<i>T. lassum</i> (Sharp)	23	5	17	1	Tropical	MEXICO (Pue., S.L.P., Ver.); GUAT.; PAN.
<i>T. macropus</i> (Wagner)	1	1	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (Chis., Gro., S.L.P.); GUAT.; EL SALV.
<i>T. modicum</i> (Kissinger)	7	7	0	0	Temperate	USA (IL, AZ, CO, MB, NE, WI)
<i>T. murinum</i> (Gerstaecker)	17	0	17	0	Mega-Mexico	MEXICO (Gro., Hgo., Mor., Pue.)
<i>T. occiduum</i> (Kissinger)	4	0	0	4	Mega-Mexico	USA (AZ); MEXICO (Tamps.)
<i>T. oscillator</i> (Sharp)	25	25	0	0	Mega-Mexico	MEXICO (Tab.); Guat.
<i>T. plectrocolum</i> (Kissinger)	1	0	1	0	Mega-Mexico	MEXICO (D.F.)
<i>T. proclive</i> (LeConte)	20	0	0	20	Temperate	CANADA; USA (AZ, BJ, CA, NM, BC, ID, NV, OR, UT, WA, CO, MT, WY); MEXICO (B.C., Dgo., Mex., Pue.)
<i>T. quicorne</i> (Kissinger)	1	0	0	1	Mega-Mexico	MEXICO (D.F., Pue., Mich.)
<i>T. rufipenne</i> (Gyllenhal)	34	33	1	0	Tropical	MEXICO (Gro., S.L.P., Tab., Ver.); GUAT.; BEL.; COLOM.; VEN.
<i>T. submetallicum</i> (Boheman)	7	0	1	6	Mega-Mexico	USA (TX, AZ); MEXICO (D.F., Dgo., Gro., Hgo., Pue, Mex., Mor.)
<i>Trichapion</i> sp. 1	1	1	0	0	-	-
<i>Trichapion</i> sp. 2	3	3	0	0	-	-
<i>Trichapion</i> sp. 3	4	4	0	0	-	-
Incertae sedis						
' <i>Apion</i> ' <i>disparipes</i> Fall	1	0	0	1	Mega-Mexico	USA (AZ, NM, TX); MEXICO (D.F., Dgo., Gro., Jal., Mex., Mor., Pue., Son.)
' <i>Apion</i> ' <i>disparatum</i> Sharp	4	4	0	0	Temperate	CANADA (AB, MB,); USA: (AZ, CA, NM, TX, ND); MEXICO (Dgo., Jal., Mor., Nay., Pue., Son.); GUAT.
' <i>Apion</i> ' <i>pauper</i> Sharp	2	2	0	0	Tropical	MEXICO (Mich., Mor., Nay., Pue., Ver.); GUAT.; EL SALV.; PAN.
' <i>Apion</i> ' <i>seminudum</i> Wagner	5	5	0	0	Tropical	MEXICO (S.L.P., Tamps., Ver.); GUAT.; EL SALV.; HOND.; PAN.
<i>Stenapion colle</i> (Kissinger)	4	2	2	0	Mega-Mexico	MEXICO (Tamps.)
TOTAL	571	249	142	180		



Host use by *Philornis* sp. in a passerine community in central Argentina

Uso de hospedadores por *Philornis* sp. en una comunidad de aves passeriformes de la parte central de Argentina

Martín A. Quiroga¹✉, Juan C. Reboreda² and Adolfo H. Beltzer¹

¹Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL), Santa Fe, 3000 Santa Fe, Argentina.

²Departamento de Ecología, Genética y Evolución, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pabellón II Ciudad Universitaria, C1428EGA Buenos Aires, Argentina.

✉ mquiroga@inali.unl.edu.ar

Abstract. We studied host use by parasitic botflies (*Philornis* sp.) in a passerine community in central Argentina and analyzed characteristics of nests and hosts associated with botfly parasitism. We conducted a four-year field study as well as a bibliographical survey where we determined: presence of botfly parasitism, type of nest, presence of green material and small sticks in the nest, average height of the nest, date of last nesting attempt during the breeding season and egg volume (as a surrogate of species body mass). Our field study of 3 birds species showed that botflies parasitized *Troglodytes aedon* (25% of nests), but not *Sicalis flaveola* and *Tachycineta leucorroha* in spite of nesting in similar boxes, at the same place and during the same time of the year. However *T. aedon* built nests using dry material while *S. flaveola* and *T. leucorroha* used green material. The analysis of published data (35 species considered) showed a negative association between botfly parasitism and presence of green material in the nest, and a positive association between botfly parasitism and presence of small sticks in the nest and date of the last nesting attempt during the breeding season. Our results indicate that the materials used to build the nest and the extent of the breeding season are factors that influence host use by botflies in central Argentina.

Key words: birds, central Argentina, host use, miasis, ectoparasites.

Resumen. Analizamos el uso de hospedadores de moscas parásitas del género *Philornis* en una comunidad de aves passeriformes en la región centro de Argentina, así como las características de nidos y hospedadores asociadas con el parasitismo de *Philornis*. Se realizó un estudio de campo de 4 años así como una revisión bibliográfica donde determinamos: presencia de parasitismo de *Philornis*, tipo de nido, presencia de material verde y pequeñas ramas en el nido, altura promedio del nido, fecha del último intento de nidificación y volumen del huevo (como un estimador de la masa corporal de las especies). Los datos de nuestro estudio de campo mostraron que *Philornis* parasitó a *Troglodytes aedon* (25% de los nidos), pero no nidos de *Sicalis flaveola* y *Tachycineta leucorroha*, a pesar de estar nidificando en cajas nidos en un mismo sitio y época del año. Sin embargo, *T. aedon* utilizó material seco para construir el nido, mientras que *S. flaveola* y *T. leucorroha* lo hicieron con material verde. El análisis de la información bibliográfica (35 especies consideradas) mostró una asociación negativa entre el parasitismo de *Philornis* y la presencia de material verde en el nido y una asociación positiva entre el parasitismo de *Philornis* y la presencia de pequeñas ramas en los nidos y la fecha del último intento de nidificación en la temporada reproductiva. Nuestros resultados indican que los materiales usados para construir los nidos y la duración de la temporada reproductiva son factores que afectan el uso de hospedadores por parte de *Philornis* en la región central de Argentina.

Palabras clave: aves, región central de Argentina, uso de hospedador, miasis, ectoparásitos.

Introduction

Nests of alticial birds are microhabitats inhabited by a wide variety of invertebrates (Hicks, 1971; Szabó et al., 2002; Turienzo and Di Iorio, 2007) that find there a source of energetic resources and protection (Majka et al., 2006). Some of these species are external parasites

like feather lice (Phthiraptera, Clayton et al., 1999, 2008), mites (Parasitiformes and Acariformes, Proctor and Owens, 2000), fleas (Ceratophyllidae, Tripet and Richner, 1999) and bugs (Hemiptera, Brown and Brown, 2004). Other species, like flies of the genus *Philornis* (Diptera) are typically subcutaneous parasites (i.e. Texeira, 1999; Spalding et al., 2002).

The genus *Philornis* (hereafter botflies) comprises approximately 50 species with neotropical distribution (Dodge and Aitken, 1968). This group has special interest

because their larvae parasitize nestlings establishing different types of associations (coprophagous, semihaematophagous or subcutaneous) and reduce markedly chick survival (i.e. Couri and Carvalho, 2003; Dudaniec and Kleindorfer, 2006). Previous studies on botflies have mostly focused on the impact they produce on host growth and survival (see Dudaniec and Kleindorfer, 2006), and on the influence of some environmental conditions on the frequency of parasitism (Delannoy and Cruz, 1991; Arendt, 2000; Antoniazzi et al., 2010), but to our knowledge, no previous studies have analyzed the pattern of host use by botflies in a passerine community.

Botfly parasitism may be influenced by host characteristics. For example, it has been reported that frequency of botfly parasitism increases as the breeding season advances (Arendt, 1985a, 1985b; Young, 1993; Rabuffetti and Rebores, 2007) and therefore, early breeder species would have a higher probability to escape parasitism. Similarly, the materials used to build the nest, the type of nest (i.e. open or closed), or its location could also influence the probability of botfly parasitism. Clark (1990) stated that the presence of secondary compounds in green material (leaves) used to build the nest might reduce the probability of ectoparasites (Nest Protection Hypothesis) and some hosts reduce the load of ectoparasites (i.e. blowflies, Ontiveros et al., 2007 or fleas, Shutler and Campbell, 2006) by adding nest material with secondary volatile compounds. Host body mass may also be important for explaining patterns of botfly parasitism as larger hosts can support higher parasite loads (Dudaniec and Kleindorfer, 2006; Dudaniec et al., 2007) and therefore could be preferred by botflies.

The objective of this study is to describe host use by botflies in a passerine community of central Argentina and analyze characteristics of hosts and nests associated with botfly parasitism. Considering the previous information on the interactions between botflies and their hosts we expect a negative association between host use and presence of green material in the nest and a positive association between host use and 1) date of last nesting attempt during the breeding season and 2) body mass of the host.

Materials and methods

Field study. We collected data on botfly parasitism on 3 potential hosts that nest in cavities (House Wren, *Troglodytes aedon*, Saffron Finch, *Sicalis flaveola*, and White-rumped Swallow, *Tachycineta leucorroha*) at 2 sites near the city of Santa Fe (Argentina), during the breeding seasons (October – February) 2004-2005, 2005-2006, 2006-2007 and 2007-2008. Site A was located on the campus of University of Litoral (31°38' S, 60°40' W) and site B at a private cattle ranch about 10 km away from Site A (31°38' S, 60°35' W).

Study sites were seasonally flooded marsh/woodland areas located at the Paraná River floodplain and surrounded by many watercourses like Setubal lagoon and Colastiné River. Sites included environmental units such as aquatic vegetation, forest, beach and gallery forest where *Salix humboldtiana*, *Acacia caven*, *Tessaria integrifolia*, *Azola* sp., *Salvinia* sp. and *Pistia stratiotes* were strongly represented. Mean monthly temperatures for the studied years were 27.6°C in January (mid-summer) and 13.9°C in July (mid-winter). Average annual rainfall at this site was 1083 ± 54 mm (mean ± SE for the period 1989-2008).

To facilitate data collection we placed 60 and 56 nest boxes at sites A and B, respectively. Boxes were on poles at a height of 1.6 m and at least 20 m apart. Their external measurements were 25.4 x 16.5 x 17.8 cm (height, width, depth) and had a 3.8 cm (in diameter) entrance hole and a lateral opening. We checked nest boxes daily during laying and near the time of hatching, and every 2-3 days during incubation and after hatching. We checked nests until chicks were 12 days of age (House Wren and Saffron Finch) and 15 days of age (White-rumped Swallow). At that time, we stopped physically checking the nests to avoid premature fledging. Each nestling was carefully examined looking for botfly larvae and the day each nest had its first chick infested was registered. We also recorded the material used to build each nest.

At our study site the House Wren and Saffron Finch began laying during early October and continued until early-mid February. Clutch size was 3-5 eggs (modal size= 4) and eggs were incubated for 13-14 days. Nestlings fledged when they were 14-15 days of age (Quiroga, 2009). White-rumped Swallows began laying during late September and continued until early December. Clutch size was 3-6 eggs (modal size= 5) and eggs were incubated for 13-14 days. Nestlings fledged when they were 20-22 days of age (2004-2006: Lorenzón 2010; 2007-2008: Quiroga unpublished data).

Bibliographical review. Based on results observed from our field data we decided to test if the observed pattern (see results) was consistent at a community level. We then collected published information of host use by botflies through a bibliographical survey of studies on the breeding biology of passerine species of central Argentina. We did not include our own field data here since it was collected from nest boxes instead of wild nests (as provided by bibliographical data). Because most studies did not identify the parasite to the species level and did not provide data on intensity of parasitism, for our analysis we considered hosts as parasitized by botflies (i.e. flies of the genus *Philornis*) and did not include intensity of parasitism as a variable. The species of *Philornis* reported for this region are *P. seguiri* and *P. torquans* (Couri et al., 2009). Data on host use were

obtained from 3 studies conducted in Santa Fe Province (De la Peña et al., 2003; De la Peña 2005, 2010). We obtained additional data from another study conducted by Nores (1995), in Cordoba Province.

Statistical analysis. For our analysis we only included data of species with 5 or more nests with chicks (n= 35 species, Appendix 1). For each species we collected the following information: 1), presence of botflyparasitism (0/1); 2), type of nest (open or closed, we included dome like and cavity nests in the latter category); 3), presence of green material (0/1) and small sticks (0/1) in the nest; 4), average height of the nest; 5), date of the last nesting attempt during the breeding season, and 6), volume of host eggs (as a surrogate of host body mass). Egg volumes were calculated based on average values of egg length and width reported by De la Peña (2005, 2010) using Hoyt's (1979) formula:

$$\text{volume} = 0.0051 \times \text{length} \times \text{width}^2$$

We used contingency tests to analyze the association between botfly parasitism and presence of green material and small sticks in the nests and type of nest. To analyze the association between botfly parasitism (dichotomous variable) and other continuous variables we performed a logistic regression with presence of botfly parasitism (0/1) as dependent variable and: 1), date of the last nesting attempt during the breeding season (day 0= September 15th); 2), nest height, and 3), egg volume as independent variables. All tests were 2 tailed, and differences were considered significant at $p < 0.05$. Reported values are means \pm SE.

Results

We surveyed 157 House Wren, 62 Saffron Finch and 97 White-rumped Swallow nests. Frequency of parasitism in the House Wren was 25% and did not differ significantly among years (goodness of fit: $G_3 = 5.9$, $p = 0.18$) or sites (goodness of fit: $G_3 = 3.37$, $p = 0.07$). Botflies parasitized 147 House Wren chicks in 39 nests. We did not detect any evidence of parasitism in the Saffron Finch and the White-rumped Swallow and no other parasites were found on nestlings or nests of the 3 studied species. The House Wren used dry material (small sticks) to build their nests while the Saffron Finch and the White-rumped Swallow built their nests with green material (swallows also added feathers). Egg morphology and breeding season span of the studied species are shown in Table 1.

Nest boxes were occasionally used by House Sparrows (*Passer domesticus*). However as a consequence of the low number of cases (n= 8) and nest architecture (dome shaped) we decided not to check nestlings in order to avoid destroying the nests.

Table 1. Egg morphology and breeding season span (years 2004 to 2008 combined) of 3 species nesting in nest boxes in central Argentina. Reported values are means \pm SE

Species	EL	EW	EM	EV	FNA	LNA
<i>T. aedon</i>	17.02 \pm 0.04	12.93 \pm 0.02	1.58 \pm 0.04	1.46 \pm 0.07	Sept 9 th	Feb 15 th
<i>S. flaveola</i>	19.08 \pm 0.1	13.86 \pm 0.05	1.97 \pm 0.02	1.871 \pm 0.17	Nov 15 th	Feb 14 th
<i>T. leucorroha</i>	20.25 \pm 0.99	14.13 \pm 0.56	2.17 \pm 0.21	2.04 \pm 0.14	Sept 26 th	Dec 5 th

EL= egg length (mm). EW= egg width (mm). EM= egg mass (g). EV= egg volume (cm³). FNA= date of first nesting attempt. LNA= date of the last nesting attempt.

We also analyzed botfly parasitism (whether bird species were parasitized or not) in 35 passerines species belonging to 10 families (Appendix 1), where 11 of them (31%) were parasitized by botflies, 30 (86%) had open nests and 23 (66%) used green material to build the nest. Nest height ranged from 45 to 490 cm, date of the last nesting attempt varied between November 6 and March 14 and egg volume varied between 1.12 and 6.32 cm³.

The proportion of species parasitized with botflies was lower for species with green material in the nest than in those without green material (with: 4/23, without: 7/12, Contingency test, $\chi^2 = 6.13$, $p = 0.01$, $n = 35$). On the contrary, the proportion of species parasitized with botflies was higher in the species with small sticks in the nest than those without small sticks (with: 7/11, without: 4/24, Contingency test, $\chi^2 = 7.72$, $p = 0.005$, $n = 35$). There was no association between botfly parasitism and type of nest (open nests 9/30, closed nests 2/5, Contingency test, $\chi^2 = 0.33$, $p = 0.85$, $n = 35$). In addition, there was a positive association between botfly parasitism and date of the last nesting attempt during the breeding season (Logistic regression, $\chi^2 = 4.34$, $p = 0.04$, $n = 35$ [Fig. 1]), but there was no association between botfly parasitism and nest height (Logistic regression, $\chi^2 = 0.35$, $p = 0.54$, $n = 35$). With regard to botfly parasitism and host egg volume there was a tendency (although nonsignificant) towards a positive association (Logistic regression, $\chi^2 = 3.2$, $p = 0.07$, $n = 35$).

Discussion

Our field data indicated that despite nesting at the same location, at the same time and in the same type of nest-boxes, botflies parasitized House Wrens, but did not parasitize Saffron Finches and White-rumped Swallows. The main difference between these 3 species is that the

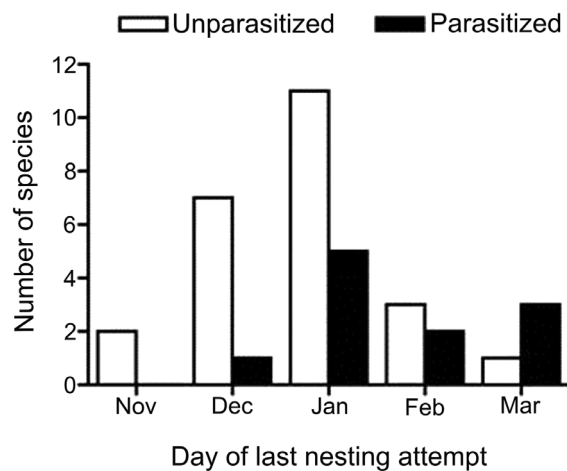


Figure 1. Number of passerine species of a region of central Argentina unparasitized and parasitized by botflies (*Philornis* spp.) according to the date of the last nesting attempt in the breeding season (n= 35).

Saffron Finch and the White-rumped Swallow used green material to build their nests, while the House Wren used small dry sticks. We considered this may be the reason why the first 2 species were not parasitized. Egg morphology and breeding season span data collected from our nest box study was similar to that provided by the bibliographical survey. Prevalence of parasitism in House Wrens (16.7%) was slightly higher than that observed by Antoniazzi et al. (2010) for this species in a nearby area and similar to other species (*Pitangus sulphuratus*: 25%, *Paroaria coronata*: 20% and *Phacellodomus sibilatrix*: 23%). Studies by Young (1993) of the House Wren in a different geographical area (Costa Rica) and parasitized by another botfly species (*P. carinatus*), mention an average prevalence of parasitism of 22.1% (La Lucha: 27.3%, San Luis: 30.6 and Monteverde: 8.4), values which are similar to those reported in our study.

As observed in our field study, the analysis of host use by botflies in 35 passerine species of central Argentina also showed a negative association between botfly parasitism and presence of green material in the nest, and a positive association between botfly parasitism and presence of small sticks in the nest. These associations were not independent, as most nests that contained green material did not contain small sticks and viceversa.

In a recent study, Antoniazzi et al. (2010) also described botfly parasitism in a bird community of central Argentina (31°23' S, 60°55' W). These authors reported 12 species with 5 or more nest records that were parasitized by botflies, 10 of which coincided with those reported in our study.

Our results were consistent with the hypothesis of a repellent effect of green material on ectoparasites (Nest Protection Hypothesis, Clark, 1990), but also with the hypothesis of an attractive effect on botflies of the dry material. In regard to the former hypothesis, several studies have noted that some secondary metabolites present in plants may act as toxins for arthropods (Lozano, 1998; Petit et al., 2002; Dawson, 2004; Shutler and Campbell, 2006). Moreover, experimental work demonstrated that the addition of plants containing secondary volatile compounds to the nest resulted in a marked reduction on the load of mites (Clark and Mason, 1988) and fleas (Shutler and Campbell, 2006). The effect of some secondary compounds has been also tested in laboratory studies, which show that the growth and development of mites are effectively reduced by exposing them to plant species present in nest material (Clark and Mason, 1985). However, because our study is correlational and the presence of green and dry material in the nest are negatively associated, we cannot rule out the hypothesis of an attractive effect of the dry material on botflies.

We also found that species that nested late in the breeding season have a higher probability of botfly parasitism. The same pattern has been found within species (i.e. increase in the frequency of parasitism with time of breeding, Arendt, 1985a, 1985b; Young, 1993; Dudaniec et al., 2007; Rabuffetti and Reboreda, 2007). This association could be the result of seasonal variation in food resources available for adult botflies, or variation in ambient temperature or rainfall (Arendt 1985b, 2000; Delannoy and Cruz, 1991). Alternatively, the increase in frequency of parasitism with time of breeding could be the result of an increase in botfly population. Because hosts are not available during winter it is likely, as observed in other dipterans (i.e. Krafur et al., 1985; Schmidtman and Pickens, 1986; Danks, 2006), that botflies have overwintering pupae. This would allow the survival of a few individuals from the end of one breeding season to the beginning of the following one. At that time, a few adults will start to reproduce and, as new adults emerge, the size of botfly population and the frequency of botfly parasitism will increase.

To summarize, our results indicate that the materials used to build the nest and the extent of the breeding season are factors that influence host use by botflies. Further studies on the mechanisms involved in host selection may help us to better understand the population dynamics of these parasites and to predict the impact they may produce on preferred host species. It is also desirable for future studies to consider intensity of infestation (and not just presence/absence and prevalence of parasitism) since this may highly influence chick survival.

Acknowledgements

We thank the University Nacional del Litoral (UNL), CERIDE-CONICET and Mr. Francisco Caminos for allowing us to conduct part of this study on their grounds. We also thank L. Auce and R. Lorenzón for field assistance and to R. Regner, E. Lordi and E. Creus (INALI-CONICET-UNL) for setting up and maintaining nest boxes. MAQ was supported by a doctoral fellowship from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET). AHB and JCR are research fellows of CONICET.

Literature cited

- Antoniazzi, L., D. Rohrmann, M. Saravia, L. Silvestri and P. Beldomenico. 2010. Climate variability affects the impact of parasitic flies (*Philornis torquans*) on Argentinean forest birds. *Journal of Zoology* 753:1-9.
- Arendt, W. 1985a. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers I. Impact on growth and development of nestlings. *Auk* 102:270-280.
- Arendt, W. 1985b. *Philornis* ectoparasitism of Pearly-eyed Thrashers II. Effects on adults and reproduction. *Auk* 102:281-292.
- Arendt, W. 2000. Impact of nest predators, competitors, and ectoparasites on Pearly-eyed Thrashers, with comments on the potential implications for Puerto Rican Parrot recovery. *Ornitología Neotropical* 11:13-63.
- Brown, C. and M. Brown. 2004. Group size and ectoparasitism affect daily survival probability in a colonial bird. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56:498-514.
- Clark, L. 1990. Starling as herbalists: countering parasites and pathogens. *Parasitology Today* 6:358-360.
- Clark, L. and J. Mason. 1985. Use of nest material as insecticidal and antipathogenic agents by the European Starling. *Oecologia* 67:169-176.
- Clark, L. and J. Mason. 1988. Effect of biologically active plants used as nest material and the derived benefit to starling nestlings. *Oecologia* 77:174-180.
- Clayton, D., R. Gregory and R. Price. 1999. Comparative ecology of Neotropical bird lice (Insecta, Phthiraptera). *Journal of Animal Ecology* 61:781-795.
- Clayton, D., R. Adams and S. Bush. 2008. Phthiraptera, the Chewing Lice. In *Parasitic diseases of wild birds*, T. Atkinson, N. Thomas and B. Hunter (eds.). Wiley-Blackwell, Iowa. p. 515-526.
- Couri, M. and C. Carvalho. 2003. Systematic relations among *Philornis* Meinert, *Passeromyia* Rodhain and Villeneuve and allied genera (Diptera, Muscidae). *Brazilian Journal of Biology* 63:223-232.
- Couri, M., L. Antoniazzi, P. Beldomenico and M. Quiroga. 2009. Argentine *Philornis* Meinert species (Diptera: Muscidae) with synonymic notes. *Zootaxa* 2261:52-62.
- Danks, H. 2006. Short life cycles in insects and mites. *Canadian Entomologist* 138:407-463.
- Dawson, R. 2004. Does fresh vegetation protect avian nests from ectoparasites? An experiment with Tree Swallows. *Canadian Journal of Zoology* 82:1005-1010.
- De la Peña, M., P. Beldomenico and L. Antoniazzi. 2003. Pichones de aves parasitados por larvas de *Philornis* sp. (Diptera: Muscidae) en un sector de la provincia biogeográfica del Espinal de Santa Fe, Argentina. *Revista FAVE – Ciencias Veterinarias* 2:141-146.
- De la Peña, M. 2005. Reproducción de las Aves Argentinas (con descripción de pichones). Literature of Latin America. Buenos Aires. 846 p.
- De la Peña, M. 2010. Nidos de Aves Argentinas. Ediciones Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe. CD book.
- Delannoy, C. and A. Cruz. 1991. *Philornis* parasitism and nestling survival of the Puerto Rican Sharp-shinned Hawk. In *Bird-Parasite Interactions. Ecology, evolution and behaviour*, J. Loye and M. Zuk (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 93-103.
- Dodge, H. and T. Aitken. 1968. *Philornis* flies from Trinidad (Diptera, Muscidae). *Kansas Entomological Society* 41:134-154.
- Dudaniec, R. and S. Kleindorfer. 2006. Effects of the parasitic flies of the genus *Philornis* (Diptera: Muscidae) on birds. *Emu* 106:13-20.
- Dudaniec, R., B. Fessl and S. Kleindorfer. 2007. Interannual and interspecific variation in intensity of the parasitic fly, *Philornis downsi*, in Darwin's finches. *Biological Conservation* 139:325-332.
- Hicks, E. 1971. Check-list and Bibliography on the Occurrence of Insects in Bird's nest. Supplement II. – *Iowa State Journal of Science* 46:123-338.
- Hoyt, D. 1979. Practical methods of estimating volume and fresh weight of bird eggs. *Auk* 96:73-77.
- Krafsur, E., R. Moon and C. Church. 1985. Age structure and reproductive history of some overwintering face fly (Diptera: Muscidae) populations in North America. *Annals of the Entomological Society of America* 78:480-87.
- Lorenzón, R. 2010. Biología reproductiva de la Golondrina ceja blanca *Tachycineta leucorrhoa* en el valle de inundación del río Paraná medio, Santa Fe, Argentina. Bachelor dissertation. Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe. 49p.
- Lozano, G. 1998. Parasitic stress and self-medication in wild animals. *Advances in the study of behavior* 27:291-317.
- Majka, C., J. Klimasewski and R. Lauff. 2006. New Coleoptera records from owl nests in Nova Scotia, Canada. *Zootaxa* 1194:33-47.
- Nores, A. 1995. Botfly ectoparasitism of the Brown Cacholote

- and the Firewood-gatherer. *Wilson Bulletin* 107:734-738.
- Ontiveros, D., J. Caro and M. Pleguezuelos. 2007. Green plant material versus ectoparasites in nests of Bonelli's eagle. *Journal of Zoology* 274:99-104.
- Petit, C., M. Hossaert-McKey, P. Perret, J. Blondel and M. Lambrechts. 2002. Blue tits use selected plants and olfaction to maintain an aromatic environment for nestlings. *Ecology Letters* 5:585-589.
- Proctor, H. and I. Owens. 2000. Mites and birds: diversity, parasitism and coevolution. *Trends in Ecology and Evolution* 15:358-364.
- Quiroga, M. 2009. Interacciones entre moscas parásitas del género *Philornis* (Diptera: Muscidae) y su hospedador *Troglodytes aedon* (Aves: Trogloditidae): ciclo de vida del parásito e impacto sobre el éxito reproductivo del hospedador. Phd. dissertation, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. 159 p.
- Rabufetti, F. and J. Reboreda. 2007. Early infestations by botflies (*Philornis seguyi*) decreases chick survival and nesting success in Chalk-Browed Mockingbirds (*Mimus saturninus*). *Auk* 124:898-906.
- Schmidtman, E. and L. Pickens. 1986. Phenology of diapause induction in a Maryland population of the face fly, *Musca autumnalis* DeGeer. *Journal of Agricultural Entomology* 3:297-303.
- Shutler, D. and A. Campbell. 2006. Experimental addition of greenery reduces flea loads in nests of a non-greenery using species, the Tree Swallow *Tachycineta bicolor*. *Journal of Avian Biology* 38:7-12.
- Spalding, M., J. Mertins, P. Walsh, K. Morin, D. Dunmore and D. Forrester. 2002. Burrowing fly larvae (*Philornis porteri*) associated with mortality of Eastern Bluebirds in Florida. *Journal of Wildlife Diseases* 38:776-783.
- Szabó, K., A. Szalmás, A. Liker and Z. Barta. 2002. Effects of haematophagous mites on nestling House Sparrows (*Passer domesticus*). *Acta Parasitologica* 47:318-322.
- Teixeira, D. 1999. Myiasis caused by obligatory parasites, Ib. General observations on the biology of species of genus *Philornis* meinert. In *Myiasis in man and animals in the Neotropical Region*, Guimaraes, J. and N. Papavero (eds.). Pleidae, São Paulo. p. 51-70.
- Tripet, F. and H. Richner. 1999. Density-dependent processes in the population dynamics of a bird ectoparasite *Ceratophyllus gallinae*. *Ecology* 80:1267-1277.
- Turienzo, P. and O. Di Iorio. 2007. Insects found in birds nests from Argentina. Part I: a bibliographical review, with taxonomical corrections, comments and a hypothetical mechanism of transmission of cimicid bugs. *Zootaxa* 1561:1-52.
- Young, B. 1993. Effects of the parasitic botfly *Philornis carinatus* on nestling House Wrens, *Troglodytes aedon*, in Costa Rica. *Oecologia* 93:256-262.

Appendix 1. List of species unparasitized and parasitized by botflies (*Philornis* sp.) in a passerine community of central Argentina, and species and nests characteristics. Data were obtained from: a), De la Peña et al. (2003); b), De la Peña (2005); c), De la Peña (2010), and d), Nores (1995). # nests: number of nests surveyed. Par: absence (0) or presence (1) of *Philornis* parasitism. Type of nest: open (0) or closed (1) nests. Nest height: average nest height (m). Date: date of the last nesting attempt in the breeding season.

Species	Family	# nests	Par	Type of nest	Nest height	Date	EV	GM	DM
<i>Furnarius rufus</i> ^{b,c,d}	Furnariidae	6	0	1	1.86	15-Dec	6.02	0	0
<i>Pseudoseisura lophotes</i> ^d	Furnariidae	67	1	0	4.9	12-Jan	6.32	0	1
<i>Certhiaxis cinnamomea</i> ^{a,b,c,d}	Furnariidae	5	1	0	1.22	16-Jan	2.2	0	1
<i>Anumbius annumbi</i> ^d	Furnariidae	50	1	0	2.27	2-Jan	3.88	0	1
<i>Schoeniophylax phryganophila</i> ^{a,b,c,d}	Furnariidae	5	1	0	3.38	14-Feb	2.45	0	1
<i>Phacellodomus ruber</i> ^{a,b,c,d}	Furnariidae	5	1	0	3.71	2-Jan	3.86	0	1
<i>Phacellodomus sibilatrix</i> ^{b,c,d}	Furnariidae	7	0	0	2.6	30-Dec	2.51	0	1
<i>Phacellodomus striaticollis</i> ^{b,c,d}	Furnariidae	5	0	0	1.7	30-Dec	3.16	0	1
<i>Xolmis irupero</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	7	0	1	2.32	27-Nov	3.59	0	1
<i>Fluvicola albiventer</i>	Tyrannidae	8	0	0	1.6	28-Jan	1.95	1	0
<i>Satrapa icterophrys</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	6	0	0	1.96	1-Dec	2.23	1	0
<i>Pitangus sulphuratus</i> ^{a,b,c,d}	Tyrannidae	5	1	0	3.56	15-Jan	5.88	1	0
<i>Tyrannus savana</i>	Tyrannidae	9	0	0	3.75	18-Jan	2.67	1	0
<i>Empidonomus aurantioatrocristatus</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	10	0	0	3.47	18-Jan	2.36	0	1
<i>Sublegatus modestus</i> ^{a,b,c,d}	Tyrannidae	5	1	0	1.54	24-Dec	1.59	1	0

Appendix 1. Continues.

<i>Species</i>	<i>Family</i>	<i># nests</i>	<i>Par</i>	<i>Type of nest</i>	<i>Nest height</i>	<i>Date</i>	<i>EV</i>	<i>GM</i>	<i>DM</i>
<i>Myiophobus fasciatus</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	5	0	0	1.28	10-Feb	1.78	1	0
<i>Pyrocephalus rubinus</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	7	0	0	3.1	2-Jan	1.46	1	0
<i>Elaenia spectabilis</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	9	0	0	3.9	14-Feb	3.28	1	0
<i>Elaenia parvirostris</i> ^{b,c,d}	Tyrannidae	13	0	0	3.43	17-Feb	2.08	1	0
<i>Tachycineta leucorroha</i> ^{b,c,d}	Hirudinidae	62	0	1	2.41	16-Dec	2.1	1	0
<i>Troglodytes aedon</i> ^{b,c,d}	Troglodytidae	23	1	1	1.77	4-Mar	1.56	0	1
<i>Mimus saturninus</i> ^{a,b,c,d}	Mimidae	19	1	0	2.15	1-Feb	6.28	0	1
<i>Turdus amaurochalinus</i> ^{b,c,d}	Turdidae	5	0	0	2.98	27-Dec	5.58	1	0
<i>Turdus rufiventris</i> ^{b,c,d}	Turdidae	5	0	0	3.06	18-Jan	5.91	1	0
<i>Polioptila dumicola</i> ^{b,c,d}	Poliopitidae	29	0	0	2.19	12-Jan	1.12	1	0
<i>Saltator aurantirostris</i> ^{b,c,d}	Cardinalidae	8	0	0	2.73	12-Jan	4.82	1	0
<i>Paroaria coronata</i> ^{a,b,c,d}	Emberizidae	14	1	0	3.56	14-Mar	3.31	1	0
<i>Sporophila caerulescens</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	9	0	0	0.52	18-Jan	1.33	1	0
<i>Sicalis flaveola</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	34	0	1	2.75	1-Mar	1.94	1	0
<i>Zonotrichia capensis</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	11	0	0	1.43	22-Dec	2.23	1	0
<i>Poospiza nigrorufa</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	6	0	0	0.45	2-Jan	2.26	1	0
<i>Poospiza melanoleuca</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	5	0	0	1.7	27-Nov	1.75	1	0
<i>Saltatricula multicolor</i> ^{b,c,d}	Emberizidae	6	0	0	1.35	15-Jan	3.03	1	0
<i>Icterus cayanensis</i> ^{b,c,d}	Icteridae	6	0	0	3.75	25-Jan	2.99	1	0
<i>Agelaioides badius</i> ^{a,b,c,d}	Icteridae	11	1	1	2.59	10-Mar	3.61	1	0

EV= average volume of host eggs (cm³). GM= absence (0) or presence (1) of green material (leaves of different vegetal species) in the nest. DM= absence (0) or presence (1) of small sticks (dry material) in the nest.



Environmental factors associated with fish assemblage patterns in a high gradient river of the Gulf of Mexico slope

Factores ambientales asociados a los patrones en las comunidades de peces en un río de alta pendiente en la vertiente del golfo de México

Norman Mercado-Silva^{1✉}, John Lyons², Edmundo Díaz-Pardo³, Saúl Navarrete³, Altagracia Gutiérrez-Hernández³

¹School of Natural Resources and the Environment, University of Arizona; 325 Biosciences East, Tucson, AZ 85721, USA.

²University of Wisconsin Zoological Museum and Wisconsin Department of Natural Resources, 2801 Progress Road, Madison WI 53716.

³Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Autónoma de Querétaro. Avenida de las Ciencias S/N. Col. Juriquilla, 76230 Querétaro, Querétaro, Mexico.

✉ nmercado@u.arizona.edu

Abstract. Using multivariate analyses of fish community and environmental data, we explored associations among 13 fish species and 9 ecological guilds and identified ecological gradients that explain patterns in the fish community of the La Antigua River (Veracruz, Mexico). Altitude, distance to ocean, stream width, and water temperature were the most important variables explaining community composition. Sites with high altitudes ($> 1\,393$ m), cold water ($< 17^{\circ}\text{C}$), located far from the ocean (> 100 km) and less than 5 m wide were dominated by non-native *Onchorhynchus mykiss*. Many sites exclusively inhabited by native poeciliids were also narrow (< 2 m), but were located at intermediate altitudes (1 039-1 400 m) and distances to the ocean (> 80 km, < 100 km) and had warmer water temperatures ($> 20^{\circ}\text{C}$). Because 7 guilds were exclusive to a single species, results from the guild analysis were very similar to species-specific analyses. Higher species and guild diversity were found in wider sites (> 5 m), sites with lower altitudes (< 600 m), and sites closer to the ocean (< 71 km). Variables related to human influence did not explain trends found in the fish communities.

Key words: Veracruz, fish community, Mexican rivers, La Antigua River, ecological gradients.

Resumen. Utilizamos datos de la comunidad de peces y de variables ambientales y análisis multivariados para explorar asociaciones entre 13 especies y 9 gremios ecológicos en el río La Antigua (Veracruz, México). Además, identificamos gradientes ecológicos que explicaron los patrones en las comunidades de peces. Las variables más importantes en la determinación de la composición de la comunidad fueron altitud, distancia al océano, ancho de río y temperatura del agua. Los sitios ubicados a gran altitud ($> 1\,393$ m), con aguas frías ($< 17^{\circ}\text{C}$), lejos del océano (> 100 km) y menos de 5 m de ancho estuvieron dominados por la especie no nativa *Onchorhynchus mykiss*. Muchos sitios habitados exclusivamente por poecílidos nativos también fueron angostos (< 2 m), pero se ubicaron a altitudes intermedias (1 039-1 400 m), tuvieron temperaturas más cálidas ($> 20^{\circ}\text{C}$) y estuvieron a distancias intermedias al océano (> 80 km, < 100 km). Siete de los gremios ecológicos fueron exclusivos de una especie por lo que los resultados del análisis de gremios fueron similares a los análisis de las especies taxonómicas. La diversidad específica y de gremios fue mayor en sitios más anchos (> 5 m), con menor altitud (< 600 m) y más cercanos al océano (< 71 km). Las variables relacionadas con la influencia antropogénica no tuvieron relevancia en la explicación de las tendencias encontradas.

Palabras clave: Veracruz, comunidad de peces, ríos mexicanos, río La Antigua, gradientes ecológicos.

Introduction

Multiple geological, historical and ecological factors determine the composition and structure of riparian fish communities. These factors operate at a variety of spatial

and temporal scales. Several models have proposed a hierarchy of factors that can help explain trends in the assemblage of fish communities (Angermeier and Karr, 1983; Lamoroux et al., 2002; Hoeinghaus et al., 2007; Ibanez et al., 2007). Atop these hierarchies, long-duration evolutionary and zoogeographical processes (i.e., volcanic events, stream capture) determine the species that can potentially be present in ecosystems within a

region. At lower hierarchies, smaller scale factors (i.e., water temperature, channel depth, biological interactions) determine which species are actually capable of occupying a particular area of a river (Angermeier and Winston, 1998; Matthews and Robison, 1998; Lyons and Mercado-Silva, 1999; D'Ambrosio et al., 2009).

A number of fish community patterns in lotic systems are well studied in temperate areas. For example, an increase in species richness in an upstream-downstream gradient as a result of increased habitat size, diversity, or both, is a general attribute for most river systems (other general trends reviewed in Matthews, 1998). A growing body of literature has tested these patterns in tropical systems around the world (Cop Ferreira and Petrere, 2009; Ibañez et al., 2009) often finding support for general trends. Most of these studies have focused on taxonomic richness as the variable to test against biotic and abiotic determining factors. Fewer studies have tested the influence of these factors in structuring the functional assemblage of fish communities (e.g., Schlosser 1982, Higgins 2009, Higgins and Strauss 2008).

The information that can be obtained from carrying out community comparisons between areas based on taxonomic identities is valuable, but can be much improved by analyzing functional attributes of the recorded organisms (Welcomme et al., 2006; Elliot et al., 2007). Integration of species into guilds has been used to increase the information on functioning, hierarchical structure and connectivity, and to simplify complex ecosystem analysis (Elliot et al., 2007). Guilds are defined as a group of species that exploit the same class of environmental resources in a similar way (Root, 1967).

Multivariate analyses have been broadly used to estimate the relative importance of ecological and geographic variables that explain the composition and structure of fish communities in freshwater ecosystems. The use of these methods in Mexican tropical systems is incipient. At the national level, only a few studies have attempted to determine the relative importance of multiple habitat, ecological or geographic variables in structuring fish communities (Díaz-Pardo et al., 1993; Paulo-Maya and Ramírez-Enciso, 1997; Lyons and Mercado-Silva, 1999; Ruiz-Gómez et al., 2008). These studies are lacking in Mexican rivers draining into the Gulf of Mexico, systems that carry a rich and complex freshwater fish fauna in very diverse freshwater environments.

Species descriptions, their distribution, and their parasites have mostly been the focus of freshwater ichthyological studies in the State of Veracruz, Mexico, and the Gulf of Mexico coast in general (Obregón-Barbosa et al., 1994; Garrido-Olvera et al., 2006; McEachran and Dewitt, 2008; Mercado-Silva et al., 2011). Little is known about how various ecological parameters may be affecting

the composition and structure of fish communities in this region. This information is of utmost importance not only for our understanding of the basic biology and ecology of species, but also for understanding how fish communities are affected by a wide array of anthropogenic factors present in this area of the country, and to better inform fish and freshwater ecosystem conservation and protection measures.

The objective of this study was to explore not only associations among species and ecological guilds, but also to identify ecological gradients that could explain patterns in the fish community in a river draining into the Gulf of Mexico. We used multivariate analyses of community and environmental data and other statistical analyses to test our specific expectations of higher taxonomic and functional group richness in an upstream-downstream gradient, and a relatively restricted distribution of specialized functional groups to upper areas of the basin.

Materials and methods

Study area. The La Antigua river is a high gradient piedmont river originating from the Cofre de Perote volcano and adjacent mountains (Sierra Madre Oriental) (altitude= 4 200 m) in the states of Puebla and Veracruz (Mexico) that runs approximately 100 km east into the Gulf of Mexico. The La Antigua River is the 6th largest system in the state of Veracruz and has a total basin area of 2 326 km² (Fig. 1) and an annual water discharge of 2.8 million m³ (Tamayo, 1996; Miller et al., 2005). The La Antigua river watershed has been declared by the National Biodiversity Commission (Conabio) as one of high

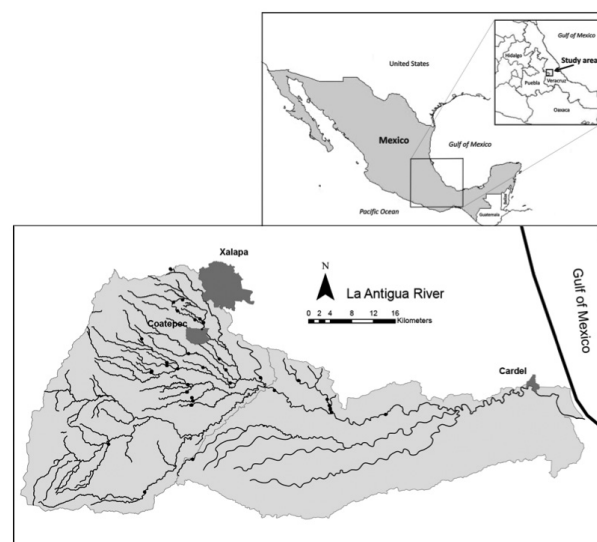


Figure 1. Map of the La Antigua River basin (Veracruz, Mexico). Sampling sites are indicated.

diversity and of great hydrological importance (Conabio, 2000). The river plays an important role supplying water to urban centers, agriculture, and supporting commercial and subsistence fisheries. Typical of rivers in hilly terrain, in La Antigua numerous headwater streams coalesce to form montane and piedmont canyons, before the river arrives at the coastal plain. The La Antigua runs through a variety of landscapes, ranging from relatively undisturbed fragments of alpine to deciduous tropical and riparian forests, to sugar cane plantations and urban areas. Cattle grazing, shade coffee and mango plantations are common in the area. Deforestation due to increased agriculture and animal husbandry practices is an ongoing problem in the region (Muñoz-Villers and López-Blanco, 2007; Martínez et al., 2009). Land use changes have resulted in reduced water quality in different areas of the basin (Martínez et al., 2009). The La Antigua region has 3 seasons: wet (Jun.-Oct.), cool dry (Nov.- Mar.) and warm dry (Mar. – May). Our sampling sites were located between 19°35' and 19°10' N, and 96°38' and 97°10' W at altitudes ranging approximately from 200 to 1 800 m (Fig. 1).

Data collection. Water and habitat quality, and fish community data were collected between February and September 2007 from 34 sites in the La Antigua river basin. Eleven sites were visited more than once, resulting in 56 total collections available for analysis. The 11 sites were visited during each season. The remaining 23 sites were visited during only 1 of the 3 seasons. Two of the 23 sites had no fish and were dropped from analyses. Specific collection information is located in the Appendix.

We used seines, DC backpack electroshockers, and dipnets, as required, to obtain representative samples of the fish community in all habitats at each sampling site. Sampling efforts were continued until we detected no changes in the number of species captured or their relative abundance. Collection effort (CPUE) was calculated as number of fish per minute of total sampling time across all collection methods. All fishes captured were identified and counted. Voucher specimens for some of the collections were deposited in the Colección de Peces of the Universidad Autónoma de Querétaro, in Querétaro, Mexico. Most of the fishes captured were released unharmed after processing.

Water, habitat and geographic information were obtained for each site via direct measurements in the field (indicated by ^a) or by analysis of existing ArcGis layers (indicated by ^b) (obtained from topographic maps of scale 1:50 000) and satellite images (Google Earth[®]) (indicated by ^c) for the following 16 variables: mean stream width^a, maximum depth^a, water velocity^a, habitat diversity^a, substrate diversity^a, cover for fishes^a, amount

of erosion in land surrounding each site^a, landuse type^a, water clarity^a, quality of riparian forest at the site^a, site altitude^c, horizontal distance via stream channels to the Gulf of Mexico^c, basin area upstream from the sampling point^c, stream order (Strahler method)^b, distance via stream channels to nearest upstream urban area^c, and water temperature^a. Units and categorical values for each variable are included in Table 1. Most of these variables are known as determinants of fish community composition in streams and rivers in North and Central America (Winemiller and Leslie, 1990; Rahel and Hubert, 1991; Lyons and Mercado-Silva, 1999).

Criteria for the construction of ecological guilds. We categorized each species into ecological guilds based on their reproduction, size, diet, position in the water column, and migratory tendencies. All of these guild attributes have been reported as useful for understanding the functional attributes of a fish community (Welcomme et al., 2006). Information for each species was obtained from literature (Table 2). Based on their reproductive strategies, fishes were categorized as having simple, complex or viviparous reproductive strategies. Simple reproduction refers to an oviparous strategy without nest building or parental care; complex reproduction refers to an oviparous strategy with either nest building or parental care. Fishes with a typical maximum adult total length (ATL) < 100 mm were categorized as *small*, fishes with ATL between 100 mm and 200 mm were categorized as *medium*, and fishes with ATL > 200 mm were categorized as *large*. Diet categories were *herbivore* (> 75% of diet dominated by plant materials), *omnivore* (with ≥ 25% animal material and ≥ 25% plant material or detritus) and *carnivore* (> 75% of diet dominated by animals). Fishes that are normally in constant contact with substrates were categorized as benthic, whereas those that occupy positions between the stream bottom and the water surface were categorized as *water column* fishes. Fishes that require migrations to brackish/salt water environments to complete their life cycles were categorized as *migratory*, while those that can complete their life cycles within their immediate habitat were categorized as *local*. We further identified species native and exotic to the Antigua basin, but did not include this information as part of our analyses.

Analysis. We built separate databases that contained geographic variables, habitat variables, and fish collection information. Separate fish collection databases were built using CPUE for species and CPUE for ecological guilds found at a site. We carried out preliminary analyses of species richness and species' relative abundances among samples from each site taken in different seasons; no relevant differences at any of the sites for either richness or relative abundance were related to season. Thus, for

Table 1. Habitat and geographic variables for sites in La Antigua basin, Veracruz, Mexico. Categorical and quantitative variables are included. Categorical variables: width, depth, water velocity, habitat variability, substrate diversity, cover for fish, bank erosion, landuse, water clarity, riparian vegetation. Each categorical variable was examined in NMDS using the “Score” given at each site, except for those with specific quantitative units (n/a)

<i>Variable</i>	<i>Score</i>	<i>River attributes, variable units, or notes.</i>
Width	1	Mean river width < 2 m
	2	Mean river width 2-5 m
	3	Mean river width > 5 m
Depth	1	Maximum depth <0.5 m
	2	Maximum depth 0.5 - 1 m
	3	Maximum depth > 1 m
Water velocity	1	High: Higher than 20 cm*s ⁻¹
	2	Moderate: Approximately 10-20 cm*s ⁻¹
	3	Low: No flow to ~10 cm*s ⁻¹
Habitat diversity	1	Single habitat type (i.e., runs, riffles, pools) covering ≥ 90% of sampling reach.
	2	Two or more habitat types covering ≥ 90% of sampling reach.
	3	Three or more habitat types present in the sampling reach.
Substrate diversity	1	Soft sediments covering ≥ 90% of the sampling reach.
	2	Rocky substrates covering ≥ 90% of the sampling reach or a mixture of 2 substrate types (> 10% of each).
	3	A mixture of 3 or more substrates types.
Cover for fish	1	≤ 5% of the sampling reach with structures or areas for fish cover (i.e., boulders, logs, macrophytes, undercuts).
	2	5-10% of the sampling reach with structures or areas for fish cover.
	3	> 10% of the sampling reach with structures or areas for fish cover.
Bank erosion	1	Erosion is evident in river banks. Denuded soil is present in the banks. < 50% of the bank is protected by vegetation.
	2	Erosion is present along banks in the sampling reach. 50 – 90% of banks are protected by vegetation.
	3	No erosion present in the bank along the entire sampling reach. >90% of the bank is protected by vegetation.
Landuse	1	Urban or pasture surrounding the sampling reach
	2	Agriculture interspersed with natural vegetation surrounding the sampling reach.
	3	Completely natural vegetation surrounding the sampling reach.
Water clarity	1	Turbid, contaminated water in the sampling reach.
	2	Moderately turbid water in the sampling reach.
	3	Transparent or naturally tainted water in the sampling reach
Riparian vegetation	1	Denuded soil or pasture in river banks. No riparian vegetation present
	2	Only fragments of riparian vegetation interspersed with agriculture present in river banks.
	3	Completely natural riparian forest present in river banks. No apparent effect of agriculture or other anthropogenic activities along river banks.
Site Altitude	n/a	Meters above sea level
Distance to the Gulf of Mexico	n/a	Kilometers along the river
Basin area upstream from sampling point	n/a	Hectares
Stream Order	n/a	Determined using the Strahler technique and ArcGis maps of scale 1:50 000
Distance to nearest upstream town	n/a	Kilometers
Water Temperature at sampling	n/a	Degrees Centigrades

those sites sampled more than once, we retained only the sample from May 2007 (the year when most of the other collections were made) resulting in a total of 31 samples, 1 from each of the 31 sites, in the final dataset used for analyses.

We used Non Metric Multidimensional Scaling (NMDS), implemented through PC-ORD software

(Version 5.18; McCune and Mefford 2006), to ordinate sites based on the 13 species, and separately on the 9 guilds, and then correlated site scores for NMDS results with values for the environmental variables, in order to identify ecological gradients. Our use of NMDS follows from the inclusion of non-linear and categorical data in our analysis; NMDS is an appropriate ordination

Table 2. Ecological attributes and guilds for fishes captured in La Antigua river Basin, Veracruz, Mexico. Please refer to methods section for considerations in species classification. Under guild, the combination of ecological attributes creates the ecological guild to which a species belongs; this combination is identified by a specific letter (in superscript)

Family Species name (acronym)	Rep.	Size	Diet	Position	Mobility	Guild (group)	Source
Characidae							
<i>Astyanax mexicanus</i> (ASME)	S	S	O	P	L	SSOPL ^(g)	B
Pimelodidae							
<i>Rhamdia guatemalensis</i> (RHGU)	S	L	C	B	L	SLCBL ^(e)	A
Salmonidae							
<i>Onchorhynchus mykiss</i> (ONMY)	S	L	C	P	L	SLCPL ^(d)	B
Mugilidae							
<i>Agonostomus monticola</i> (AGMO)	S	L	O	P	M	SLOPM ^(f)	B
Poeciliidae							
<i>Poecilia sphenops</i> (POSP)	V	S	O	P	L	VSOPL ^(h)	B, D
<i>Poecilia mexicana</i> (POME)	V	S	O	P	L	VSOPL ^(h)	B, E
<i>Xiphophorus helleri</i> (XIHE)	V	S	O	P	L	VSOPL ^(h)	B, F
<i>Poeciliopsis gracilis</i> (POGR)	V	S	O	P	L	VSOPL ^(h)	B
<i>Heterandria bimaculata</i> (HEBI)	V	S	C	P	L	VSCPL ⁽ⁱ⁾	B,D
Symbranchidae							
<i>Ophisternon aenigmaticum</i> (OPAE)	S	L	C	B	L	SLCBL ^(e)	A
Gobiidae							
<i>Sycidium gymnogaster</i> (SYGY)	C	M	H	B	M	CMHBM ^(c)	B
Cichlidae							
<i>Vieja fenestrata</i> (VIFE)	C	L	O	P	L	CLOPL ^(a)	A
<i>Thorichthys ellioti</i> (THEL)	C	M	C	P	L	CMCPL ^(b)	A, C

For reproduction (Rep.) C= complex, S= simple, V= viviparous; for size, L= large, M= medium, S= small; for diet O= omnivore, H= herbivore, C= carnivore; for position in water column (Position) P= pelagic, B= benthic; for mobility L= local, M= migratory. Sources of information: A= Miller et al., 2005; B= Mercado-Silva et al., 2002; C= Hulsey, 2006; D= Trujillo-Jimenez and Toledo-Beto, 2006; E= Tobler, 2008; F= Dawes, 1991.

technique for community analyses (Kenkel, 2006). For each ordination, we calculated 2 ordination axes, and the statistical significance of similarity in species' distributions among sites on each axis and for the overall ordination was determined by a Monte Carlo re-sampling procedure. For each ordination, bi-plots (sites and either species or guilds) were generated showing their relationships in multivariate space.

In the plots, samples that fell close to each other had similar species or guild composition, whereas those far apart had different fish assemblages. Similarly, species or guilds that were close in the plot had similar distribution patterns among sites, whereas those far apart had different distribution patterns. We used the results from the NMDS to interpret possible relationships among the sites and either species or guilds to our geographical and habitat variables for the following characteristics: altitude, temperature, stream width at site, basin area at site, and distance to the ocean. These relationships were studied using correlation analysis (Kendall's τ). Environmental variables were then added to the bi-plot (based on correlations with sample

scores) to reveal these additional relationships within the context of the original bi-plot.

Results

We collected 5 412 individuals of 13 species in 8 families (Table 2). Two exotic species, *Onchorhynchus mykiss* and *Xiphophorus helleri*, were captured. Among all species collected, *Heterandria bimaculata*, *Poecilia sphenops* and *Xiphophorus helleri* (Table 3) were most numerous and widespread. We found 9 ecological guilds (Table 2). Seven guilds each comprised a unique species. Guilds VSOPL and VSCPL were the most abundant and widely distributed (Table 3).

Sites located at higher altitudes had lower water temperatures ($r = -0.831$, $p < 0.001$), smaller stream width ($r = -0.392$, $p = 0.029$), smaller basin area ($r = -0.367$, $p = 0.042$) and a larger distance to the ocean ($r = 0.908$, $p > 0.001$). Sites farther from the ocean also had lower water temperature ($r = -0.768$, $p > 0.001$), smaller stream width ($r = -0.411$, $p = 0.024$), and smaller basin area ($r = -0.393$,

$p < 0.029$). Sites with greater basin area had higher water temperature ($r = 0.411$, $p = 0.024$).

Both of the NMDS ordinations and axes accounted for significantly more of the patterns in similarity among species distributions among sites than would be expected by chance. For the fish species ordination, the first 2 axes accounted for 62% of the similarity in fish distribution and abundance among sites, with each of the axis explaining 31%. For the first axis, *H. bimaculata*, *Xiphophorus helleri* and *A. monticola* had negative loadings and the remaining 11 species had positive loadings, which were relatively strong for 8 species (Table 3). Thus, sites with low scores on this axis were most likely to have relatively high abundance of either *H. bimaculata* or *A. monticola* and low abundance of most of the remaining species, whereas the opposite was true for sites with high scores. For the second axis, 11 species had negative loadings, with the largest magnitude for *A. monticola*, whereas *H. bimaculata* and *X. helleri* had relatively small magnitude and positive loadings. Sites with low scores on the second axis had relatively high numbers of many species, whereas sites with high scores would tend to have mainly *H. bimaculata* and *X. helleri*. For the fish guild ordination, the first 2 axis explained 86% of the variation in guild distribution and abundance among sites, with the first axis explaining 63% and the second 23%. For the first axis,

3 guilds had positive loadings, with VSCPL (i) having the greatest magnitude. The remaining 8 guilds in the first axis had negative scores, with SLCPL (d) having the greatest magnitude (Table 3). For the second axis, only 1 guild, SLCPL, had a positive loading, and the rest were negative, with the greatest magnitude for SLPOM (f) and CLOPL (a). For both axes in the guild ordination, sites with lower scores were more likely to comprise fish of several guilds, whereas sites with higher scores had fewer guilds present.

Patterns in the distribution of species and guilds were evident from the ordination plots. For the species ordination, sites dominated by *H. bimaculata* were distinctive from other sites and tended to have low scores on axis 1 and high scores on axis 2 (Fig. 2a). All other sites, including those dominated by *O. mykiss*, were not distinctive from one another, and clustered together with sites that had higher species richness. No sites had high scores on both axis 1 and axis 2. For the guild analysis, sites dominated by guild SLCPL (d, uniquely *O. mykiss*) were distinctive, with high scores on axis 2 and low scores on axis 1 (Fig. 2b). Sites dominated by guild VSCPL (i, uniquely *H. bimaculata*) had high scores on both axis 1 and axis 2. Other sites contained several different guilds, had low to intermediate scores on axis 1, and intermediate to high scores on axis 2.

Table 3. Distribution, number of individuals, and non-metric multidimensional scaling ordination results of fish species and guilds in the La Antigua River basin, Veracruz, Mexico. Results for 2 axes of ordination are shown. For guild definitions please see Table 2

Species	No. Sites	No. individuals	Axis 1	Axis 2
<i>Heterandria bimaculata</i>	24	2 222	-0.60161	0.15783
<i>Poecilia sphenops</i>	9	1 066	0.87765	-0.63091
<i>Xiphophorus helleri</i>	14	876	-0.06195	0.08277
<i>Poeciliopsis gracilis</i>	7	380	0.77193	-0.76565
<i>Thorichthys ellioti</i>	7	236	0.86781	-0.62686
<i>Poecilia mexicana</i>	7	167	0.8122	-0.68132
<i>Onchorhynchus mykiss</i>	7	138	0.33422	-0.79939
<i>Vieja fenestrata</i>	7	133	0.73105	-0.74519
<i>Sycidium gymnogaster</i>	8	82	0.1618	-0.81585
<i>Ophisternon aenigmaticum</i>	9	51	0.74534	-0.25617
<i>Astyanax mexicanus</i>	9	29	0.68883	-0.32352
<i>Rhamdia guatemalensis</i>	8	27	0.75454	-0.32479
<i>Agonostomus monticola</i>	1	5	-0.49789	-1.21425
Guild (No. of species in guild)				
VSOPL (4)	15	2 489	0.02359	-0.7441
VSCPL (1)	24	2 222	0.59726	-0.01972
CMCPL (1)	7	236	-0.06574	-0.82815
SLCPL (1)	7	138	-1.38736	0.75337
CLOPL (1)	7	133	-0.15618	-0.86157
CMHBM (1)	8	82	-0.26403	-0.8347
SLCBL (2)	7	78	0.00971	-0.72663
SSOPL (1)	7	29	-0.01968	-0.73813
SLOPM (1)	1	5	-0.6739	-0.98043

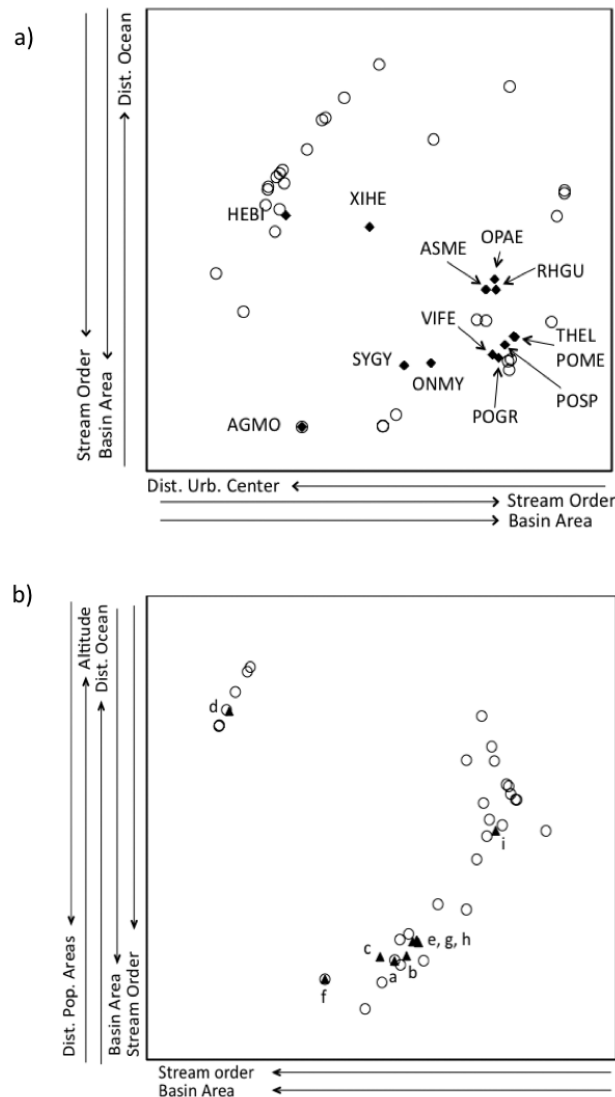


Figure 2. Non-metric multidimensional scaling plots for the analysis of fish communities and environmental data: a) upper plot for all 31 sites (open circles) and 13 species (closed diamonds), b) lower plot for all 31 sites and 9 ecological guilds. Text indicates either species or guilds as in Table 2. In both figures, environmental variables responsible for clustering are shown; the direction of arrow identifies greater dimensions for the variable.

Site scores from the 2 ordinations were significantly related to environmental variables. For the species ordination, the first axis was negatively correlated with distance from urban centers (Kendall's tau $[\tau] = -0.268$) and positively correlated with stream order ($\tau = 0.180$) and basin area ($\tau = 0.172$). In other words, sites with higher (magnitude) scores on this axis tended to be of higher stream order and greater basin area (i.e., larger streams) and were

located relatively close to population centers, whereas the opposite was true of sites with lower scores. The second axis was negatively correlated with stream order ($\tau = -0.408$) and basin area ($\tau = -0.353$), and positively correlated with distance to the ocean ($\tau = 0.233$). Sites with higher scores on this axis were relatively smaller and located relatively farther from the ocean. For the guild ordination, the first axis was significantly negatively correlated with stream order ($\tau = -0.372$) and basin area ($\tau = -0.177$). Sites with higher scores on this axis tended to occur in smaller streams. The second axis had strong positive correlations with altitude ($\tau = 0.646$) and distance from the ocean ($\tau = 0.547$) and negative correlations with basin area ($\tau = -0.366$), stream order ($\tau = -0.342$), and distance from population centers ($\tau = -0.268$). Sites with higher scores on this axis were mainly found on relatively smaller streams located at higher altitudes and farther from the ocean, but relatively closer to population centers.

Discussion

Abiotic and biotic variables are important in structuring stream fish assemblages (Gilliam and Fraser 2001; Higgins and Wilde 2005). The physical structure of a stream channel, along with flow regimes and energy inputs produce a consistent pattern of structure along a stream (Vannote et al. 1980). This pattern has been widely used to explain the spatial and temporal structure of fish assemblages (Hoeinghaus et al. 2003; Higgins 2009; Ibañez et al., 2009) in many lotic systems around the globe. Stream size and geographic attributes are associated with differences in the species composition and guild structure of fish communities in the La Antigua river system. Longitudinal zonation in species diversity and composition is common in stream-fish assemblages (Oberdorff et al., 1993; Ostrand and Wilde, 2002). Stream order, related to altitudinal position and stream size, has been linked to changes in species diversity (Hawkes, 1975; Godinho et al., 2000). Especially in large scale studies such as this, abiotic (e.g., climatic, geographic) factors often appear as drivers of community composition and assemblage structure and become more important than biotic factors (Jackson et al., 2001). The sharp inclination of the terrain and high altitudinal gradient of the La Antigua system may be the most important factors determining which species can be found in different areas of the river. High river slopes are known to affect upstream fish movement, impeding the passage of many species from lower to higher portions of the river (Lyons and Navarro-Pérez, 1990; Lyons et al., 1998; Rodiles-Hernández et al., 1999). In addition, along its short course from the high altitude volcanoes to the coastal plateau the La Antigua river has numerous falls >10m in altitude that likely block fish movement.

Several environmental variables used in our analysis are correlated with altitude and distance from the ocean. Water temperature is lower in higher elevation montane areas influenced by snowmelt from nearby volcanoes. In the La Antigua river, such low temperatures (10-20°C) can only be tolerated by *O. mykiss*, an introduced species from aquaculture activities. As the river descends, increasing temperatures allow for higher species richness, including species accustomed to warmer waters (for example, the families Cichlidae and Pimelodidae), and those which carry out seasonal reproductive migrations (*S. gymnogaster* and *A. monticola*) between fresh and saline waters. Distance to the ocean thus has an important effect on the composition of the fish communities.

The native fish fauna in the La Antigua basin is neotropical and includes most elements of the Papaloapan-Usumacinta division of Miller et al. (2005). We only found 2 non-native species in the area we sampled, *O. mykiss* (rainbow trout) and *X. helleri*. Numerous trout farming operations exist in the higher elevation areas of the La Antigua basin and adjacent basins, and trout are widely used in the restaurant industry of the region. Trout are commonly raised in artificial tanks that extract water from the numerous rivers in the basin. During the rainy season, it is common that the water-holding capacity of the tanks is surpassed and trout escape to the main stream. It is unknown if trout have established self-sustained, naturalized populations in the river. *Xiphophorus helleri* have most likely been introduced to the La Antigua river basin as escapees from the aquarium industry which is prevalent in the region. However, the status of *X. helleri* as a non-native species in high elevation areas of the basin is uncertain because native populations may exist in lower portions of the La Antigua basin (Rosen, 1960). Our collections failed to produce other non-native fishes that are known from several coastal systems in Veracruz: *Oreochromis* spp., *Carassius auratus* and *Cyprinus carpio*. It is likely that these species utilize low-flow, turbid-water habitats located lower areas in the basin than those we sampled.

Only 1 of the species we captured, *Rhamdia guatemalensis*, is listed as a species with special protection by the Mexican federal government (NOM-059-SEMARNAT-2001). However, it is important to note that the fish fauna in the La Antigua river is facing several conservation issues. A few samples, particularly those near sugar processing plants, in areas with intensive agriculture, and near urban centers, produced no fish. In some of these collection efforts low water quality (i.e., high turbidity, presence of detergents and other contaminants, or excess nutrients) was evident. An active commercial and subsistence fishery is present in the lower portions of the La

Antigua basin. It is unknown if fishing activities are having adverse effects on fish populations in these areas.

Aside from variables like stream width, altitude, water temperature, distance to the ocean, and basin area, other variables did not help to explain the variability found in our fish collections. This may stem from the strong correlations that exist among the most explanatory variables on these 2 axes, which may obscure the effects of any other non-correlated variables. Alternatively, variables measured in our samples may not reflect the diverse habitat conditions that can be found throughout the basin. We expected that some variables related to habitat quality (i.e., cover for fish, bank erosion, quality of riparian vegetation) would help determine some of the trends we found in the communities. The absence of these may reflect some or all of several factors, such as insufficient sampling across the entire continuum of habitat quality existing in the basin, little effect of habitat quality on the viability of fish communities, or as stated above, the strong influence that geographic variables have in structuring the communities of the La Antigua river. Similarly, we may have insufficiently sampled higher order systems in the basin. Increased geographical coverage of sampling efforts could help in providing a better description of environmental factors that determine fish assemblage in the basin.

Similar to other studies in Mexican systems (Lyons and Mercado-Silva, 1999), the relatively high number of ecological guilds found in the fish community of the La Antigua river reflects that ecological differences follow taxonomical differences in these fish assemblages. This result may be a product of the criteria chosen for the definition of the guilds. These criteria were chosen since they may reflect the diversity of habitats that species can use within an ecosystem and may allow our understanding of a species' function in the community. Other criteria, based on other aspects of the life history of the species (Winemiller, 2005), could group more species into fewer guilds, which could change some of the interpretation of our results. The use of these criteria however could be hampered by the lack of information on the basic biology of many of the species in the La Antigua basin. Guild-based analyses of fish communities will benefit from further study of species life histories, especially those that can help in determining whether a species does or does not change its ecological function in the community as a result of ontogeny or opportunity (Jackson et al., 2001). We encourage future studies to consider other guilds that might be more responsive to the same or different environmental variables. Additionally, we suggest that future studies attempt to represent an entire study region or basin in a more balanced way in their sampling efforts. In our results, some overlap among ecological guilds may result simply from an unbalanced distribution of sampling sites.

It is important to note that other native species are known from the La Antigua basin and were not captured in our efforts. Especially in areas located near the Gulf of Mexico at lower altitudes, Eleotrids, Ictalurids, other species of Cichlids, and Gobiids are present. In locations near some of our sampling sites, *Parachromis friedrichstalli* (Cichlidae), *Poecilia latipinna*, and *Poeciliopsis catemaconis* (Poeciliidae) have also been collected (EDP – unpublished data). The fish fauna of the lower La Antigua river, remains largely unstudied.

To our knowledge, this is one of the first community-level studies of the fish assemblages in Mexican rivers of the Gulf Coast, especially for the numerous rivers that originate from the Neovolcanic Axis in Central Mexico. In addition to providing information on the composition and ecological attributes of the fish communities in this region, we believe the information presented herein could be important for future investigations and management decisions as to the conservation of the fish fauna of the State of Veracruz.

Acknowledgements

We are thankful to Emanuel Mimila, Miguel Rubio, Lyssette Muñoz-Villers, Gabriela Vázquez, David Escandón, Enrique Meza, Guillermo Salgado, Rosario Landgrave, Javier Tolome, Ariadna Martínez, I. Chacón, A. Barrera and two anonymous reviewers for their assistance with field work, technical support, and in the preparation of this manuscript. A portion of the work for this project was part of NMS postdoctoral research at the Instituto de Ecología, A.C. Funding for this research was provided by CONACYT project No. 43082 and FOMIX project No. 32679.

Literature cited

- Angermeier, P. L. and J. R. Karr. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. *Environmental Biology of Fishes* 9:117-138.
- Angermeier, P. L. and M. R. Winston. 1998. Local versus regional influence on local diversity in stream communities in Virginia. *Ecology* 79:911-927.
- Conabio. 2000. Regiones hidrológicas prioritarias para la conservación de la biodiversidad. Consejo Nacional para la Conservación de la Biodiversidad, México D.F., México.
- Cop Ferreira, F. and M. Petrere Jr. 2009. The fish zonation of the Itanhaém river basin in the Atlantic forest of southeast Brazil. *Hydrobiologia* 636:11-34.
- D'Ambrosio, J. L., L. R. Williams, J. D. Witter and A. Ward. 2009. Effects of geomorphology, habitat, and spatial location on fish assemblages in a watershed in Ohio, USA. *Environmental Monitoring and Assessment* 148:325-341.
- Dawes, J. A. 1991. Livebearing fishes. A guide to their aquarium care, biology and classification. Blandford. London. 240 p.
- Díaz-Pardo, E., M. A. Godínez-Rodríguez, E. López-López and E. Soto-Galera. 1993. Ecología de los peces de la cuenca del río Lerma, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 39:103-127.
- Elliott, M., A. K. Whitfield, I. C. Potter, S. J. M. Blaber, D. P. Cyrus, F. G. Nordlie and T. D. Harrison. 2007. The guild approach to categorizing estuarine fish assemblages: a global review. *Fish and Fisheries* 8:241-268.
- Garrido-Olvera, L., L. García-Prieto and G. Pérez-Ponce de León. 2006. Checklist of the adult nematode parasites of fishes in freshwater localities from Mexico. *Zootaxa* 1202:1-45.
- Gilliam, J. F. and D. F. Fraser. 2001. Movement in corridors: Enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology* 82:258-273.
- Godinho, F. M., M. T. Ferreira and J. M. Santos. 2000. Variation in fish community composition along an Iberian river basin from low to high discharge: relative contributions of environmental and temporal variables. *Ecology of Freshwater Fish* 9:22-29.
- Hawkes, H. A. 1975. River zonation and classification. In *River Ecology*, B. R. Whitton, (ed.). Berkeley, University of California Press. p. 312-374.
- Higgins, C. L. 2009. Spatiotemporal variation in functional and taxonomic organization of stream-fish assemblages in central Texas. *Aquatic Ecology* 43:1133-1141.
- Higgins, C. L. and R. E. Strauss. 2008. Modeling stream-fish assemblages with niche apportionments models: patterns, processes and scale dependence. *Transactions of the American Fisheries Society* 137:696-706.
- Higgins, C. L. and G. R. Wilde. 2005. The role of salinity in structuring fish assemblages in a prairie stream system. *Hydrobiologia* 549:197-203.
- Hoeinghaus, D. J., C. A. Layman, D. A. Arrington and K. O. Winemiller. 2003. Spatiotemporal variation in fish assemblage structure in tropical floodplain creeks. *Environmental Biology of Fishes* 67:379-387.
- Hoeinghaus, D. J., K. O. Winemiller and J. S. Birnbaum. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34:324-338.
- Hulsey, C. D. 2006. Function of a key morphological innovation: fusion of the cichlid pharyngeal jaw. *Proceedings of the Royal Society B* 273:669-675.
- Ibanez, C., T. Oberdorff, G. Teugeis, V. Mamonekene, S. Lavoue, Y. Fermon, D. Paugy and P. K. Tohams. 2007. Fish assemblages structure and function along environmental gradients in rivers of Gabon (Africa). *Ecology of Freshwater Fish* 16:315-334.
- Ibañez, C., J. Belliard, R. M. Hughes, P. Irz, A. Kamdem-

- Toham, N. Lamoroux, P. A. Tedesco and T. Oberdorff. 2009. Convergence of temperate and tropical fish assemblages. *Ecography* 32:685-670.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto and J. D. Olden. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities - the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58:157-170.
- Kenkel, N. C. 2006. On selecting an appropriate multivariate analysis. *Canadian Journal of Plant Science* 86:663-676.
- Lamoroux, N., N. L. Poff and P. L. Angermeier. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83:1792-1807.
- Lyons, J., G. González-Hernández, E. Soto-Galera and M. Guzmán-Arroyo. 1998. Decline of freshwater fishes and fisheries in selected drainages of west central Mexico. *Fisheries* 23:10-18.
- Lyons, J. and N. Mercado-Silva. 1999. Patrones taxonómicos y ecológicos entre comunidades de peces en ríos y arroyos en el oeste de Jalisco, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (Zoología)* 70:169-190.
- Lyons, J. and S. Navarro-Pérez. 1990. Fishes of the Sierra de Manantlán. *The Southwestern Naturalist* 35:32-46.
- Martínez, M. L., O. Pérez-Maqueo, G. Vázquez, G. Castillo-Campos, J. García-Franco, K. Mehlreter, M. Equihua and R. Landgrave. 2009. Effects of land use change on biodiversity and ecosystem services in tropical montane cloud forests of Mexico. *Forest Ecology and Management* DOI: 10.1016/j.foreco.2009.02.023.
- Matthews, W. J. 1998. Patterns in freshwater fish ecology. Norwell, Kluwer Academic Publishers. 784 p.
- Matthews, W. J. and H. W. Robison. 1998. Influence of drainage connectivity, drainage area and regional species richness on fishes in the interior highlands of Arkansas. *American Midland Naturalist* 139:1-19.
- McCune, B. and M. J. Mefford. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 5.18. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- McEachran, J. D. and T. J. Dewitt. 2008. A new livebearing fish, *Heterandria tuxtlaensis*, from Lake Catemaco, Veracruz, Mexico (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Zootaxa* 1824:45-54.
- Mercado-Silva, N., E. Díaz-Pardo, A. Gutierrez-Hernandez and E. Soto-Galera. 2011. Peces Dulceacuícolas. In *La biodiversidad en Veracruz: estudio de Estado*, vol. II, G. C. Castillo-Campos, C. Landero-Sánchez, J. Lorea-Hernández, E. Morales-Mávil, M. Soto-Esparza and E. Olguín-Palacios (eds.). Conabio/Gobierno del Estado de Veracruz/Universidad Veracruzana/Instituto de Ecología, A.C. México, D.F. p. 495-504.
- Mercado-Silva, N., J. Lyons, G. Salgado-Maldonado and M. Medina-Nava. 2002. Validation of a fish-based index of biotic integrity for streams and rivers of central Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:179-191.
- Miller, R. R., W. L. Minckley and S. R. Norris. 2005. Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press. Chicago. 490 p.
- Muñoz-Villers, L. E. and J. López-Blanco. 2007. Land use/cover changes using Landsat TM/ETM images in a tropical and biodiverse mountainous area of central-eastern Mexico. *International Journal of Remote Sensing* 29:71-93.
- NOM-059-SEMARNAT-2001 (Norma Oficial Mexicana). 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. SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales).
- Oberdorff, T., E. Guilbert and J. C. Lucchetta. 1993. Patterns of fish species richness in the Seine River basin, France. *Hydrobiologia* 259:157-167.
- Obregón-Barbosa, H., S. Contreras-Balderas and M. d. L. Lozano-Vilano. 1994. The fishes of northern and central Veracruz, Mexico. *Hydrobiologia* 286:79-95.
- Ostrand, K. G. and G. R. Wilde. 2002. Seasonal and spatial variation in a prairie stream-fish assemblage. *Ecology of Freshwater Fish* 11:137-149.
- Paulo-Maya, J. and A. Ramírez-Enciso. 1997. Distribución espacio-temporal de la ictiofauna del río Cutzamala, Michoacán, México. *Revista Biología Tropical* 45:845-853.
- Rahel, F. J. and W. A. Hubert. 1991. Fish assemblages and habitat gradients in a Rocky Mountain - Great Plains stream; biotic zonation and additive patterns of community change. *Transactions of the American Fisheries Society* 102:319-332.
- Rodiles-Hernández, R., E. Díaz-Pardo and J. Lyons. 1999. Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja River, Chiapas, Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* 14:455-468.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs* 37:317-350.
- Rosen, D. E. 1960. Middle-American Poeciliid fishes of the genus *Xiphophorus*. *Bulletin of the Florida State Museum* 5:1-242.
- Ruiz-Gómez, M. d. L., J. F. Méndez-Sánchez, F. d. J. Rodríguez-Romero and C. M. Taylor. 2008. Spatiotemporal changes in fish assemblages of Los Terreros Creek, an isolated stream system in headwaters of the Lerma River, Central Mexico. *The Southwestern Naturalist* 53:224-229.
- Schlösser, I. J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52:395-414.
- Tamayo, J. L., 1996. Geografía Moderna de México, 10th ed., Trillas. México, D. F. 400 p.
- Trujillo-Jiménez, P. and H. Toledo-Beto. 2007. Alimentación de los peces dulceacuícolas tropicales *Heterandria bimaculata*

- y *Poecilia sphenops* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Revista de Biología Tropical* 55:603-615.
- Tobler, M. 2008. Divergence in trophic ecology characterizes colonization of extreme habitats. *Biological Journal of the Linnean Society* 95:517-528.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell and C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137.
- Welcomme, R. L., K. O. Winemiller and I. G. Cowx. 2006. Fish environmental guilds as a tool for assessment of ecological condition of rivers. *River Research and Applications* 22:377-396.
- Winemiller, K. O. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:872-885.
- Winemiller, K. O. and M. A. Leslie. 1990. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* 34:29-50.

Appendix. Collection details for sites in La Antigua basin, Veracruz, Mexico. Data are presented in the following sequence: Site number / UTM Coordinates X, Y (UTM Region 14 for all sites); Altitude (m) / Mean stream width, maximum depth, water velocity, habitat diversity, substrate diversity, cover for fish, bank erosion, land use, water clarity, riparian vegetation, basin area, stream order at site, distance to ocean, distance to nearest human population upstream / Sampling date (month in year 2007) (species code-individuals captured, species 2 code-individuals captured, etc.) / Time sampled (minutes) in sample 1, sample 2, etc. / Temperature (°C) sample 1, sample 2, etc. For species codes see Table 2.

- Site 1 / UTM 2146077, 705656; Alt. 1393 / 2, 1, 2, 2, 3, 2, 1, 1, 3, 2, 407, 2, 92.68, 0 / 02 (HEBI-8); 03 (HEBI-10, ONMY-4); 05 (HEBI-33, ONMY-1) / 14, 26, 18 / 18.4, 18.7, 21.
- Site 2 / UTM 2147646, 708438; Alt. 1299 / 2, 2, 2, 3, 3, 1, 2, 1, 2, 1, 196, 1, 88.8, 0 / 02 (HEBI-94); 03 (HEBI-39); 05 (HEBI-151) / 20, 14, 14 / 21, 18.3, 20.5.
- Site 3 / UTM 2147057, 708476; Alt. 1278 / 1, 2, 2, 3, 3, 2, 2, 2, 3, 2, 443, 2, 88.79, 0 / 02 (HEBI-77); 03 (HEBI-47); 05 (HEBI-74) / 36, 10, 20 / 18.8, 19.2, 22.4.
- Site 4 / UTM 2139820, 713020; Alt. 1145 / 1, 1, 2, 2, 2, 3, 2, 2, 1, 2, 82, 1, 99.64, 1435 / 02 (HEBI-37); 03 (HEBI-47); 05 (HEBI-31) / 21, 20, 18 / 17.6, 19.5, 18.
- Site 5 / UTM 2140567, 713260; Alt. 1039 / 2, 2, 2, 3, 3, 3, 2, 2, 3, 2, 1500, 3, 98, 2471 / 02 (HEBI-83, XIHE-26); 03 (HEBI-30, XIHE-24, SYGY-4), 05 (HEBI-107, XIHE-30, SYGY-5) / 25, 27, 20 / 22, 20.4, 20.8.
- Site 6 / UTM 2142182, 712154; Alt. 1105 / 2, 2, 2, 3, 1, 2, 2, 2, 1, 2, 2169, 2, 101, 0 / 02 (HEBI-40); 03 (HEBI-16); 05 (HEBI-68) / 19, 21, 15 / 23.7, 19.6, 23.1.
- Site 7 / UTM 2143528, 712324; Alt. 1097 / 2, 2, 2, 2, 3, 2, 2, 2, 2, 2, 1568, 3, 97, 0 / 02 (HEBI-71); 03 (HEBI-55); 05 (HEBI-47) / 17, 22, 15 / 20.6, 21.3, 23.5.
- Site 8 / UTM 2138472, 738880; Alt. 308 / 2, 3, 3, 3, 3, 3, 2, 2, 3, 2, 6993, 3, 62.3, 0 / 02 (HEBI-21, XIHE-14, THEL-46, VIFE-18, ASME-1, SYGY-1, POGR-56, RHGU-5, POSP-173, POME-47); 03 (HEBI-10, XIHE-12, THEL-23, VIFE-9, OPAE-7, POGR-35, RHGU-1, POSP-147, POME-9); 05 (HEBI-26, XIHE-3, THEL-27, VIFE-8, OPAE-7, ASME-4, SYGY-3, POGR-12, RHGU-3, POSP-159, POME-34); 07 (HEBI-46, XIHE-9, THEL-34, VIFE-17, OPAE-5, ASME-4, SYGY-2, POGR-30, RHGU-3, POSP-175, POME-13) / 27, 28, 23, 44 / 21.7, 20.9, 23.4, 24.6.
- Site 9 / UTM 2145817, 705542; Alt. 1401 / 2, 2, 1, 2, 2, 3, 2, 2, 3, 2, 3800, 3, 92.56, 0 / 02 (ONMY-7) / 17 / 16.5.
- Site 10 / UTM 2141135, 713071; Alt. 1051 / 1, 1, 2, 2, 2, 3, 2, 2, 1, 2, 124, 1, 97.9, 0 / 02 (HEBI-11); 03 (HEBI-22); 05 (HEBI-15) / 15, 17, 19 / 18.7, 18.6, 20.8.
- Site 11 / UTM 2142217, 712211; Alt. 1115 / 1, 1, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 1, 2, 457, 1, 102, 0 / 02 (HEBI-14); 03 (HEBI-6); 05 (HEBI-19) / 18, 10, 14 / 22.1, 20.5, 21.
- Site 12 / UTM 2154984, 715207; Alt. 1245 / 3, 3, 2, 2, 3, 3, 2, 1, 3, 2, 7268, 4, 101.41, 0 / 05 (HEBI-92, XIHE-13); 06 (HEBI-61).
- Site 13 / UTM 2164912, 709102; Alt. 1862 / 2, 2, 2, 3, 2, 3, 1, 1, 3, 1, 1578, 3, 120, 0 / 05 (ONMY-23) / 16 / 14.
- Site 14 / UTM 2159228, 711353; Alt. 1433 / 2, 2, 3, 3, 3, 3, 2, 1, 3, 2, 1406, 3, 109.66, 0 / 05 (ONMY-24) / 23 / 14.7.
- Site 15 / UTM 2158742, 709688; Alt. 1573 / 2, 2, 2, 3, 3, 3, 3, 2, 3, 3, 959, 3, 111.78, 0 / 05 (ONMY-51) / 34 / 15.
- Site 16 / UTM 2146240, 719366; Alt. 664 / 2, 2, 1, 2, 2, 3, 1, 1, 1, 1, 1454, 2, 89.99, 1743 / 06 (No fish collected) / 16 / 23.
- Site 17 / UTM 2148299, 718132; Alt. 1041 / 2, 2, 2, 3, 3, 3, 3, 2, 2, 2, 1046, 2, 91.84, 4601 / 06 (HEBI-54, POSP-6) / 22 / 24.9.
- Site 18 / UTM 2143911, 720170; Alt. 830 / 3, 3, 1, 3, 3, 3, 2, 2, 1, 2, 8958, 4, 87.62, 10526 / 06 (HEBI-127, XIHE-27) / 30 / 18.7.
- Site 19 / UTM 2146684, 715112; Alt. 1075 / 1, 1, 3, 1, 1, 1, 3, 3, 3, 3, 7, 1, 95.59, 0 / 06 (No fish collected) / 2 / 20.8.
- Site 20 / UTM 2149295, 712447; Alt. 1147 / 3, 3, 1, 3, 3, 3, 2, 1, 1, 2, 2727, 4, 99.07, 1601 / 06 (XIHE-146) / 28 / 19.4.
- Site 21 / UTM 2138046, 748841; Alt. 222 / 3, 3, 1, 3, 2, 3, 1, 1, 1, 1, 157495, 5, 57, 13501 / 07 (HEBI-1, XIHE-4, THEL-1, VIFE-8, ASME-1, SYGY-30, POGR-13, POSP-11, AGMO-5, POME-12) / 38 / n/a.
- Site 22 / UTM 2151983, 703802; Alt. 1749 / 3, 3, 1, 2, 2, 2, 3, 2, 1, 1, 2068, 3, 96.17, 0 / 08 (ONMY-17) / 27 / 14.2.
- Site 23 / UTM 2153608, 714914; Alt. 1180 / 2, 1, 1, 2, 2, 2, 1, 1, 2, 1, 2386, 3, 107.43, 100 / 08 (HEBI-106, XIHE-9) / 22 / 16.9.

Appendix. Continues.

Site 24 / UTM 2144873, 725752; Alt. 617 / 2, 3, 3, 1, 2, 2, 3, 2, 3, 2, 806, 2, 81.74, 2085 / 08 (HEBI-126; XIHE-183) / 19 / 23.

Site 25 / UTM 2138954, 738611; Alt. 306 / 3, 3, 2, 3, 3, 2, 3, 2, 3, 2, 6474, 3, 62.93, 0 / 07 (HEBI-16, XIHE-10, THEL-15, VIFE-23, OPAE-1, SYGY-9, POGR-58, POSP-63, POME-8) / 34 / 23.

Site 26 / UTM 2139186, 738631; Alt. 316 / 3, 2, 2, 3, 2, 2, 3, 2, 3, 2, 6469, 3, 63.15, 0 / 08 (HEBI-8, XIHE-22, THEL-9, VIFE-7, OPAE-1, ASME-1, SYGY-9, POGR-56, POSP-92, POME-12) / 34 / 26.2.

Site 27 / UTM 2138954, 738611; Alt. 306 / 3, 3, 2, 3, 2, 2, 3, 2, 3, 2, 6474, 3, 62.93, 0 / 07 (HEBI-19, XIHE-14, THEL-20, VIFE-20, OPAE-3, ASME-1, SYGY-9, POGR-69, RHGU-1, POSP-81, POME-11) / 38 / 27.

Site 28 / UTM 2139737, 738436; Alt. 328 / 3, 2, 2, 3, 3, 2, 3, 2, 3, 2, 6438, 3, 63.82, 0 / 08 (HEBI-44, XIHE-68, THEL-38, VIFE-11, OPAE-5, ASME-7, SYGY-6, POGR-27, RHGU-5, POSP-85, POME-11) / 60 / 24.8.

Site 29 / UTM 2140846, 738053; Alt. 345 / 3, 3, 2, 2, 3, 2, 2, 2, 3, 3, 5968, 3, 65.12, 0 / 08 (HEBI-33, XIHE-60, THEL-31, VIFE-12, OPAE-12, ASME-5, SYGY-4, POGR-24, RHGU-6, POSP-73, POME-10) / 55 / 24.5.

Site 30 / UTM 2144308, 732737; Alt. 600 / 3, 2, 2, 3, 3, 2, 2, 2, 3, 3, 142, 2, 71.12, 0 / 08 (HEBI-74, XIHE-202, OPAE-10, ASME-5, RHGU-3, POSP-1) / 38 / 22.1.

Site 31 / UTM 2129846, 713226; Alt. 1230 / 2, 3, 3, 2, 2, 2, 3, 2, 1, 2, 308, 2, 85.75, 0 / 09 (HEBI-67) / 16 / 19.

Site 32 / UTM 2155647, 714556; Alt. 1235 / 2, 3, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 2, 351, 1, 102.66, 0 / 09 (No fish collected) / 17 / 19.1.

Site 33 / UTM 2157133, 710433; Alt. 1522 / 3, 3, 1, 2, 3, 3, 2, 2, 3, 2, 31.56, 1, 114.86, 0 / 09 (ONMY-11) / 30 / 17.2.

Site 34 / UTM 2155493, 713651; Alt. 1254 / 2, 1, 3, 2, 1, 2, 2, 2, 3, 2, 90.85, 1, 103, 0 / 09 (HEBI-41) / 12 / 19.3.



Biological and ecological aspects of *Xantusia sanchezi*, an endangered lizard in an oak forest in the state of Jalisco, Mexico

Aspectos biológicos y ecológicos de *Xantusia sanchezi*, una lagartija en peligro en un bosque de encino en el estado de Jalisco, México

Daniel Cruz-Sáenz^{1,2}✉ and David Lazcano²

¹Centro de Estudios en Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias (CUCBA), Universidad de Guadalajara, Apartado postal 1-1919, 44101 Guadalajara, Jalisco, México.

²Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Apartado postal 513, 66450 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

✉ dcruzaenz@hotmail.com

Abstract. *Xantusia sanchezi* is an endangered species that is endemic to Mexico and is known only from the states of Jalisco and Zacatecas. We studied a population from a locality known as Huaxtla, in the municipality of Zapopan in the state of Jalisco. Sampling was conducted over a period of 7 months in an area of 1.5 hectares of grassland and oak forest with boulders. Collected data included: body measurements (total length, snout-vent length, tail length, head length, head width, head height, femur length, and femoral pores), sex, weight, habitat and average temperature and humidity. Habitat characterization was made using a coverage analysis. A total of 29 individuals were captured with 7 re-captures. This work provides the first data on the biology and ecology of this species, which is known in Jalisco from only a small area under tremendous threat due to urban development.

Key words: habitat, biometric, feeding.

Resumen. Se realizó el estudio de una población de *Xantusia sanchezi*, una lagartija endémica de México y en peligro de extinción, que habita en los estados de Jalisco y Zacatecas. El muestreo se llevó a cabo por un periodo de 7 meses en una superficie de 1.5 hectáreas cuyo tipo de vegetación es pastizal con bosque de encino y afloramientos rocosos. El muestreo se efectuó en la localidad conocida como Huaxtla, ubicada en el municipio de Zapopan en el estado de Jalisco. Se tomaron diversos datos de los ejemplares, sexo, peso, hábitat y variables climáticas como temperatura y humedad. Además, se caracterizó el hábitat de la especie mediante el uso de análisis de las coberturas. Se registraron 29 ejemplares, algunos de estos fueron recapturados en distintas ocasiones. Este trabajo aporta datos sobre la biología y ecología de la especie, en una zona donde enfrenta fuertes presiones debido a los desarrollos habitacionales que se están construyendo y los que se tienen contemplados.

Palabras clave: hábitat, biometría, alimentación.

Introduction

Xantusia sanchezi is a small lizard that inhabits a limited area in the states of Jalisco and Zacatecas. It was described by Bezy and Flores-Villela in 1999 from the southern portion of the state of Zacatecas. It was reported for the state of Jalisco by Ponce-Campos et al. (2001) and from the locality of Huaxtla, Zapopan, Jalisco by Cruz-Sáenz et al. (2008). *X. sanchezi* is the only species of the Xantusiidae that is known from the state of Jalisco (Cruz-Sáenz et al., 2009; Fig. 1).

No information exists on the ecology, biology, distribution limits, and disjunct populations of this

endemic species of Mexico. In addition, *X. sanchezi* is categorized by the Mexican NOM-ECOL-059-2001 (SEMARNAT, 2002), as being in danger of extinction. Like other night lizards, it is highly specialized and requires specific habitat conditions (Bezy, 1988), making it particularly vulnerable to habitat alternation. *X. sanchezi* lives under the bark of mesquite (*Prosopis* sp.) trees (Bezy and Flores-Villela, 1999), under the bark of oaks, and under rocks, in very rocky areas (Ponce-Campos et al., 2001). This is a small lizard; Bezy and Flores-Villela (1999) list 43 mm snout-vent-length (SVL) and 57 mm tail-length (T_aL) and Ponce-Campos et al. (2001) pointed out that in Jalisco the lizards are slightly larger, measuring 50 mm (SVL) and 59 mm (T_aL).

Materials and methods

Huaxtla is located in the northern part of the state of Jalisco, UTM 664429 2315806 at 1 458 meters of altitude within the municipality of Zapopan and located 20 km northwest of the metropolitan area of Guadalajara. This site is accessed by the Federal Highway # 123 to Colotlán. The mountains belong to the Sierra de San Esteban and the dominant vegetation is oak forest, with some patches of tropical deciduous forest on a few slopes and in ravines. At the study site, 24 species of amphibians and reptiles coexist with *X. sanchezi*, 8 of these are protected by the Mexican NOM-ECOL-059-2001 (Cruz-Sáenz and Lazcano, 2010).

Our sampling occurred over a period of 7 months from September 2009 to March 2010. Intensive sampling was done within a polygon of 1.5 hectares, which was designated as the study area with grassland and boulders with rock crevices. The site was chosen based on prior information on this population by Cruz-Sáenz et al. (2008). The study site is located on a slope which is almost devoid of trees and shrubs, the surface being covered by various species of herbaceous plants, as well as a rocky outcrop. It is a cleared area that was previously used for agriculture purposes; the surrounding vegetation is well preserved oak forest (Fig. 1).

Measurements taken for each individual were: total length (TL), snout-vent length (SVL), tail length (T_aL), head length (HL), head width (HW), head height (HH), femur length (FL), femoral pores (FP), weight, sex, life stage (neonate, juvenile or adult). After taking the measurements all individuals were released *in situ*. Measurements were taken with a digital caliper AutoTECTM and biomass was determined using a digital Grobet® scale (used by jewelers).

Based on the total range in observed snout-vent length, we set up 3 stages with equal ranges: juvenile 25-35 mm, adult I 36-45 mm, and adult II 46-55 mm.

Crevice width was measured with a digital caliper taking the narrowest point of the crevice, with the intention of determining the relationship between the width of crevice and that of the lizards. Sex was determined using the technique proposed by Davis and Leavitt (2007) and Brown (2009) with a Maglight® lamp model Minimaglite®.

To characterize habitat structure, relevant variables were quantified (Greenberg et al., 1994 and Jellinek et al.,

2004) within a radius of 3 m of the capture site, including: percentage of rocks, shrubs, trees, herbaceous plants, bare ground, leaf litter, and fallen logs.

Results

After 7 months (September 2009-March 2010) of sampling and 21 field trips, 29 individuals were captured, with an additional number of 7 re-captures. Of the total individuals registered, 26 were females and 3 were males. All individuals were found in rock crevices within the study site, never under rocks.

Individuals were detected in an altitude gradient from 1 402 to 1 471m. At the moment of capture, temperature and measurements of the rock crevice were taken.

Based on the data, individuals had preferences for rock crevice temperature of 22.22 °C ($\pm 5.02^\circ\text{C}$) and a width of 5.48 mm (± 1.09 mm). Measurements for the 29 lizards captured are in Table 1.

The results of the habitat structure data for *X. sanchezi* show that this species has a preference for rocky areas, which was the predominant cover in each of the sites where individuals were found. Bare ground had less coverage (Fig. 2).

Incidental to our work we observed 2 instances of feeding. We observed one individual feeding on a Lepidoptera larva and another on a *Argiope* sp. spider (Cruz-Sáenz et al., in press).

Discussion

All individuals were found in rock crevices. This finding differs from that of Bezy and Flores-Villela (1999) in Zacatecas who found the species only under *Prosopis* bark, and that of Ponce-Campos et al. (2001), who observed individuals under oak bark or rocks at the locality known as El Diente in the municipality of Zapopan, Jalisco. Rock-crevice microhabitat has been reported for other species of *Xantusia*, such as *X. henshawi* (Lee, 1975), *X. arizonae*, *X. bezyi*, and *X. sierrae* (Bezy, 1988). The observed rock crevice preference could be attributed to the low concentration of trees within the site and the presence of a rocky outcrop. Whether the species

Table 1. Mean values of biometric measures of lizards with standard deviation (SD) on the right side of each measurement in the different stages

Stage	TL	SVL	T_aL	FL	HL	HW	HH	FP	W	°C
Juvenile	74.24	33.53	40.71	5.00	8.72	5.57	3.37	11.57	1.10	27.16
Adult I	94.00	42.65	51.35	6.42	9.58	6.68	4.56	16.30	1.83	28.44
Adult II	104.96	49.28	55.67	6.73	10.81	7.33	4.23	16.75	2.56	27.94



Figure 1. The 3 known localities for *X. sanchezi*.

is restricted to rock crevices within the oak forest remains to be determined.

All sampled individuals of *X. sanchezi* in the study were found in crevices, to which their flattened body is adapted. As mentioned by Cooper et al. (2000), crevices between rocks and other hard objects, as well as burrows in relatively hard soil, serve as refuges from predators in a wide variety of lizards. This would be the case for *X. sanchezi*, but depending on the physical characteristics of the crevices, snakes may have a better chance of preying on this lizard than mammals or birds (Cruz-Sáenz and Lazcano, 2010).

There were no significant differences between males and females in the biometric data, and whether sexual dimorphism exists in *X. sanchezi* requires further investigation. The flattened form of *X. sanchezi* and a number of the measurements taken such as: head length, width and height, appear to be correlated with width of crevices (Table 1).

Diet of this genus has been documented by Brattstrom (1952) who studied *X. arizonae*, *X. henshawi* and *X. riversiana*, and reported that they prey on a variety of food items, mainly on insects and spiders. *X. riversiana* also appears to be extensively herbivorous (Brattstrom, 1952; Fellers and Drost, 1991). Nothing has been published on the diet of *X. sanchezi*. We found individuals of *X. sanchezi* feeding on spiders and Lepidoptera larvae consistent with the previous studies (Cruz-Sáenz et al., in press).

Sierra San Esteban is the southern most known area of distribution of *X. sanchezi*, and is an exceptional site to study this species. Due to the fragmentation of this delicate habitat, which already has been altered to some degree, the few populations of *Xantusia*, surviving in the area, could be further isolated. The proximity of Sierra de San Esteban to the metropolitan area of Guadalajara adds additional

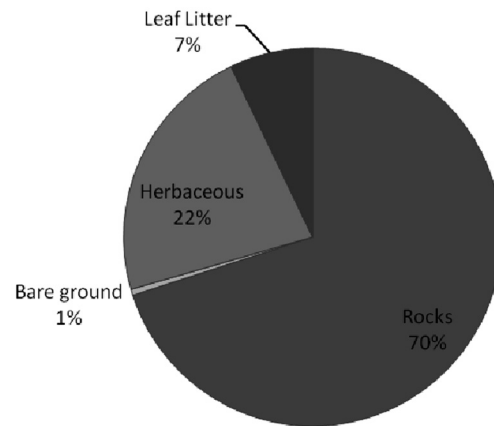


Figure 2. Percentage of coverage of different substrata in the habitat structure of *X. sanchezi*.

pressure to this ecosystem due to intensive urbanization, use by an increasing number of city visitors, causing the further isolation of remaining species of the flora and fauna.

Acknowledgments

To CONACYT for the supporting scholarship given to the main author CONACYT-229132 and SEMARNAT for issuing a collecting permit (SGP/DGVS/ 06423/09). We also thank the following persons for their participation in field work, Eduardo Gudiño-Larios and Edgar Flores-Covarrubias.

Literature cited

- Bezy, R. L. 1988. The natural history of the night lizard's family Xantusiidae. In Proceedings of the conference on California herpetology. 1-12, H. F. DeLisle, P. R. Brown, B. Kaufman and B. M. McGurty (eds.). Southwestern Herpetologists Society Special Publication 4:1-143.
- Bezy, R. L. and O. A. Flores-Villela. 1999. A new species of *Xantusia* (Squamata: Xantusiidae) from Zacatecas Mexico. *Herpetologica* 55:174-184.
- Brattstrom, B. H. 1952. The food of the night lizards, genus *Xantusia*. *Copeia* 3:168-172.
- Brown, D. 2009. Hemipenial transillumination as a sexing technique in Varanids. *Biawak* 3:26-29.
- Cruz-Sáenz, D., E. Gudiño-Larios, C. D. Jimeno-Sevilla, R. López-Velázquez and J. Cortés-Aguilar. 2008. Guía de reptiles y anfibios de Arcediano. Comisión Estatal del Agua Jalisco. 126 p.
- Cruz-Sáenz, D., S. Guerrero, D. Lazcano and J. Téllez-López. 2009. Notes on the Herpetofauna of the Western Mexico 1: The Herpetofauna of the State of Jalisco, Mexico. *Bulletin of*

- Chicago Herpetological Society 44:105-113.
- Cruz-Sáenz, D. and D. Lazcano. 2010. Notes on the Herpetofauna of Western Mexico 3: Herpetofauna sympatric with *Xantusia sanchezi* in an oak forest of Jalisco, Mexico. Bulletin of Chicago Herpetological Society 45:173-176.
- Cruz-Sáenz, D, D. Lazcano and S. Guerrero-Vázquez. *Xantusia sanchezi* (Zacatecas night lizard). Diet. Herpetological Review (In press).
- Cooper, W. Jr., J. H. Van Wyk, P. Le F. N. Mouton, A. M. Al-Johany, J. A. Lemos-Espinal, M. A. Paulissen and M. Flowers. 2000. Lizard antipredatory behaviors preventing extraction from crevices. Herpetologica 56:394-401.
- Davis, A. and D. Leavitt. 2007. Candlelight *vigilis*: A non invasive method for sexing small, sexually monomorphic lizards. Herpetological Review 38:402-404.
- Fellers, G. M. and C. A. Drost. 1991. Ecology of the island night lizard, *Xantusia riversiana*, on Santa Barbara Island, California. Herpetological Monographs 5:28-78.
- Lee, J. C. 1975. The autecology of *Xantusia henshawi henshawi* (Sauria: Xantusiidae). Transactions of the San Diego Society of Natural History 17:257- 277.
- SEMARNAT. 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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.



Fisonomía vegetal y abundancia de aves en un bosque templado con dos niveles de perturbación en el Eje Neovolcánico Transversal

Vegetation physiognomy and abundance of birds in a temperate forest with two disturbance levels in the Eje Neovolcanico Transversal

Saúl Ugalde-Lezama¹, José Luis Alcántara-Carbajal¹, Luis Antonio Tarango-Arámbula^{2✉}, Gustavo Ramírez-Valverde¹ y Germán David Mendoza-Martínez³

¹Programas de Ganadería y Estadística, Colegio de Postgraduados, Km. 36.5 Carretera México-Texcoco, Montecillo 56230, Estado de México, México.

²Colegio de Postgraduados, Campus San Luis Potosí, Iturbide 73, Salinas de Hidalgo 78600 San Luis Potosí, San Luis Potosí, México.

³Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco, Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud, Del. Coyoacán, 04960 México, D. F., México.

✉ltarango@colpos.mx

Resumen. Durante noviembre 2003 y junio 2004 se estudió la abundancia de especies de aves y su relación con la fisonomía vegetal en un bosque templado bajo 2 condiciones: bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2) de la Estación Forestal Experimental Zoquiapan (EFEZ), Estado de México. Para el conteo de aves se empleó el método de puntos de conteo con radio fijo (25 m). Los principales gradientes de las variables descriptivas de la vegetación se determinaron con análisis de componentes principales (ACP) y la relación fisonomía-abundancia por especie y grupos de aves mediante análisis de regresión *Poisson* (ARP). Los ejes principales del ACP explicaron el 84.3, 83.4 y 81.7% de la variabilidad presente en la vegetación de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2. La cobertura, diámetro y altura de árboles fueron las variables que explicaron el 41.5, 43.7 y 41.8% de la varianza para el componente 1. La cobertura, diámetro y altura de arbustivas explicaron el 28.4, 25.0 y 25.3% para el 2; por último, la cobertura de herbáceas y arbustivas el 14.4, 14.6 y 14.5% para el componente 3. Los ARP indicaron una relación estadísticamente significativa ($p < 0.05$) entre la fisonomía vegetal (descrita por los 3 primeros ejes del ACP) y la abundancia en 19 (ZOQ1) y 24 (ZOQ2) especies de aves registradas; así como en los 3 grupos de aves analizados, lo cual evidencia un efecto de la fisonomía vegetal sobre ciertas especies y grupos avifaunísticos.

Palabras clave: puntos de conteo, bosque de pino no perturbado, bosque de pino perturbado, Eje Neovolcánico Transversal, abundancia de aves, fisonomía vegetal.

Abstract. From November 2003 to June 2004, we studied the abundance of bird species and their relationship with vegetation physiognomy (structure) in a temperate forest under 2 conditions: undisturbed forest (ZOQ1) and disturbed forest (ZOQ2) of the Zoquiapan Forest Experimental Station (EFEZ, acronym in Spanish) in central Mexico. Birds were recorded using the method of fixed radius point counts (25 m). We identified the major gradients of variation of descriptive variables of vegetation using Principal Component Analysis (PCA), and the relationship between vegetation physiognomy and bird abundance through Poisson regression analyses (ARP). The three main axes of PCA explained the 84.3, 83.4 and 81.7% of the variability present in the vegetation of ZOQ1, ZOQ2 and ZOQ1-ZOQ2, respectively. Tree cover, diameter and tree height explained the 41.5, 43.7 and 41.8% of the variance for component 1. Bush cover, diameter and bush height contributed to 28.4, 25.0 and 25.3% for component 2, while herbaceous and bush cover explained the 14.4, 14.6 and 14.5% for component 3. The ARP indicated a statistically significant relationship ($p < 0.05$) between vegetation physiognomy (described by the first 3 axes of the ACP) and the abundance in 19 (ZOQ1) and 24 (ZOQ2) species of birds recorded; as well as in the three groups of birds analyzed, which indicates that some habitat features had an effect on the abundance of particular bird species.

Key words: counting points, undisturbed pine forest, disturbed pine forest, Eje Neovolcánico Transversal, abundance of birds, vegetation physiognomy.

Introducción

Los bosques montanos mexicanos han disminuido su extensión notablemente en los últimos años, quedando para el año 2000 alrededor de 21 millones de hectáreas con vegetación primaria conservada. Esto representa el 37.9% de su extensión original (SARH, 1994; INEGI-UNAM, 2001). Estos bosques se localizan en regiones templadas, subhúmedas y frías entre los 1 500 y 4 000 m snm (Miranda y Hernández-X, 1963; Rzedowski, 1978). Los principales agentes de perturbación de los bosques montanos en México son las actividades agropecuarias, la tala inmoderada, la extracción de resinas y los incendios naturales o inducidos. Estos eventos han provocado un decremento de la cobertura vegetal y un efecto negativo sobre la estructura forestal, principalmente en bosques templados (Masera, 2001). Las perturbaciones producen mosaicos de vegetación con diferente complejidad estructural que tienen un papel importante en el mantenimiento de la diversidad de especies (Pickett y White, 1985). Además, las modificaciones en la estructura de la vegetación pueden potencialmente ocasionar cambios en las poblaciones de algunas especies animales, particularmente de aves (Marsden y Fielding, 1999; Flores et al., 2002).

Algunos autores (MacArthur y MacArthur, 1961; MacArthur et al., 1962; MacArthur y Levins, 1964; MacArthur, 1965; Willson, 1974; Dickson y Noble, 1978; Wiens, 1989; Rappole et al., 1998; Bojorges y López, 2001; MacFaden y Capen, 2002; Lantschner y Rusch, 2007) han demostrado que las aves son muy susceptibles a los efectos de las perturbaciones tanto los individuos (cambios en conducta y fisiología), como sus poblaciones y comunidades (cambios en riqueza, diversidad, abundancia y distribución), situación que es aún más grave en el caso de especies endémicas o raras, que llegan a desaparecer. Por ello y debido a que la heterogeneidad en las características de la vegetación determina potencialmente su distribución, las aves pueden ser utilizadas como indicadoras del estado de las comunidades bióticas (Hill et al., 1997). Sin embargo, la manera específica en que la estructura vegetal de los bosques del Eje Neovolcánico Transversal (ENT) afecta la abundancia de las aves es poco conocida. Por lo tanto, los bosques del ENT, en particular los de la sierra Nevada en el Estado de México y sus condiciones actuales de perturbación constituyen sistemas idóneos para el estudio de la relación entre la fisonomía vegetal y la abundancia de ciertas especies de aves en el contexto de su manejo y conservación. El grado de perturbación de estos bosques puede definirse por su composición vegetal; por ejemplo, los bosques de aile, pino y oyamel (*Alnus jorullensis* [H. B. K], *Pinus hartwegii* [Lindl.] y *Abies religiosa* [Cham y Schl.], respectivamente) que representan

estados sucesionales intermedios (ZOQ2), que contrastan con el bosque de pino (*P. hartwegii*) con zacatonal (*Muhlenbergia macroura*), que representa un estado sucesional menos avanzado (ZOQ1; Zavala, 1984; Rzedowski, 1996).

Además, en los bosques montanos mexicanos no se han desarrollado estudios en los que se relacione la estructura vegetal y la abundancia de aves, los cuales pudieran evidenciar patrones similares a los detectados en las selvas medianas de Veracruz y las altas de Chiapas, donde se ha documentado la relevancia ecológica de los hábitats fragmentados, producto de la perturbación en el mantenimiento de la riqueza y abundancia de ciertas especies avifaunísticas (Bojorges y López, 2001; Altamirano et al., 2002; Ramírez-Albores, 2006). Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar la relación entre la fisonomía (estructura) vegetal y la abundancia de especies de aves en un bosque templado, bajo 2 condiciones: bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2).

Materiales y métodos

El área de estudio se ubica en la porción sur del Parque Nacional Zoquiapan, entre 19°12'30"-19°20'00" N, 98°30'00"-98°42'30" O, a 3 080 y 3 690 m snm; forma parte del Eje Neovolcánico Transversal, porción sierra Nevada (Blanco et al., 1981; Nosedal, 1984). En esta área se delimitaron 2 sitios (condiciones) de 22 ha cada uno con base en la composición de su cubierta arbórea y grado de perturbación (Ugalde-Lezama et al., 2010): *a*), bosque de pino (*P. hartwegii*) no perturbado (sin evidencias de incendios; ZOQ1) y *b*), bosque de pino perturbado (*A. jorullensis*-*P. hartwegii*-*A. religiosa*; con evidencias de incendios naturales e inducidos: ZOQ2; Miranda-Hernández-X, 1963).

Para llevar a cabo los muestreos de vegetación se establecieron 24 unidades circulares de muestreo (UM; las cuales tuvieron un radio de 37.5 m y una superficie de 0.45 ha); 12 en cada condición del bosque (ZOQ1 y ZOQ2). Las unidades se definieron a través de un diseño de muestreo sistemático cuadrado con distancias predeterminadas de 150 m entre cada UM. En cada una de las UM seleccionadas al interior de ZOQ1 y ZOQ2, el monitoreo y registro de las variables dasométricas de la fisonomía vegetal se llevaron a cabo a través de 2 esquemas de muestreo: cuadros empotrados (Oosting, 1956) para vegetación herbácea y arbustiva y; cuadrantes con punto central (Cottam y Curtis, 1956) para especies arbóreas. Estas metodologías, son las más utilizadas en bosques templados (Zavala, 1984; Woltman, 2003). Para describir la fisonomía vegetal en los planos horizontal y vertical de ZOQ1 y ZOQ2, se utili-

zaron los resultados publicados por Ugalde-Lezama et al. (2009), quienes definieron el valor de la importancia relativa en la determinación de la composición florística, así como 3 estratos, en función de la altura de las comunidades vegetales.

El número de individuos (abundancia relativa) por especie de ave dentro de cada UM se obtuvo con la metodología de puntos de conteo extensivos de radio definido (Ambrose, 1989). Este método consistió en establecer puntos de conteo con un radio fijo de 25 m en cada una de las 12 UM elegidas en ZOQ1 y ZOQ2, mediante el diseño de muestreo propuesto. Dichos puntos fueron establecidos de manera sistemática a manera de cuadrícula con distancias predeterminadas de 150 m entre cada UM, cubriendo de manera regular y equitativamente a ZOQ1 y ZOQ2. Esta disposición de los puntos permite una adecuada independencia estadística en los datos (Ralph et al., 1996). Al interior de cada punto de conteo o UM se realizaron las observaciones de aves con binoculares (Bushnell de 25 × 50) por un solo observador (Karr, 1971; Hutto et al., 1986; López-DeCasenave et al., 1998; Rappole et al., 1998; Ugalde-Lezama et al., 2009), con la expectativa de que todas las aves podrían ser detectadas e identificadas a esa distancia durante un intervalo de recuento. Las observaciones comenzaron una vez que el observador llegó al centro de cada UM y el comportamiento de las aves se ajustó a la presencia del mismo; posteriormente, todas las aves detectadas visual y auditivamente durante un periodo de 10 min fueron registradas. Los datos recabados para cada una incluyeron: especie, número de individuos, distancia del ave al observador y características del hábitat. El trabajo de campo se llevó a cabo de 06:00 a 12:00 h en ZOQ1 y ZOQ2, horario en que las aves tienen mayor actividad (Silva y Sherry, 1992; Lovette y Holmes, 1995). Las observaciones se realizaron media hora después de salir el sol y solamente en días con óptimas condiciones climáticas (Reynolds et al., 1980). Un periodo de monitoreo consistió en muestrear 12 puntos en cada condición de bosque (ZOQ1 y ZOQ2) en un día, rotando el orden en el que los puntos fueron visitados en cada periodo. Es decir, el primer muestreo se inició en el punto 1, el segundo muestreo en el punto 2, y así sucesivamente para disminuir los efectos del sesgo por secuencia-horario (Gram y Faaborg, 1997). Durante noviembre 2003 y junio 2004 se condujeron 12 periodos de muestreo en ZOQ1 y 12 en ZOQ2.

Para determinar la relación entre la fisonomía vegetal y la abundancia de las especies de aves, se extrajeron los principales gradientes de variación de las variables descriptoras de la vegetación a través de un análisis multivariado de tipo indirecto (Jongman et al., 1995) denominado "Análisis de Componentes Principales" (ACP; Hotelling, 1933; James, 1971; Morse, 1985; Carrascal y Tellería, 1989;

Rey et al., 1997; Morrison et al., 1998; Gómez, 2002). La expresión que describió las puntuaciones factoriales de cada componente principal fue:

$$X_{ij} = a_{i1} * Z_{1j} + \dots + a_{ik} * Z_{kj} = \sum a_{is} * Z_{sk}$$

donde las a son los coeficientes y las Z son los valores estandarizados que tienen las variables en cada uno de los sujetos de la muestra (Terrádez, 2003).

El ACP consistió en la ordenación de 7 variables descriptoras de la estructura de la vegetación: 1), cobertura de la vegetación herbácea; 2), cobertura de la vegetación arbustiva; 3), cobertura arbórea; 4), diámetro de la vegetación arbustiva; 5), diámetro a la altura del pecho (dap) de la vegetación arbórea; 6), altura de la vegetación arbustiva y 7), altura de la vegetación arbórea (Bibby et al., 1992).

Posteriormente, la relación entre la abundancia de 51 especies de aves y los gradientes vegetales descritos se determinó utilizando los 3 primeros ejes del ACP (x) en cada una y para ambas condiciones (ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2) mediante un análisis de regresión *Poisson* (ARP; Said-Infante y Zárate, 2003). Para ello, se usaron solamente los datos de las especies de aves más abundantes (≥ 21 registros). Asimismo, modificando los criterios empleados por MacGregor-Fors y Schondube (2011) se formaron y analizaron 3 grupos de especies con base en su presencia en cada condición del bosque: 1), especies exclusivas de ZOQ1; 2), especies exclusivas de ZOQ2 y 3), especies presentes en ambas condiciones (ZOQ1-ZOQ2). Para ello, se realizaron ajustes de las variables "y" a las variables "x" mediante modelos lineales generalizados (GLM; González-Oreja, 2003). En los análisis, se consideraron como coeficientes estadísticamente significativos aquéllos en los que $p < 0.05$ (McCullagh y Nelder, 1989). En todos los casos, se adoptó una distribución *Poisson* para la abundancia y grupos de las especies, con el logaritmo como función de relación (vínculo). La estructura de los modelos se ajustó mediante un proceso de regresión *Poisson* cuadrática por pasos hacia atrás, incorporando en él, los 3 componentes principales obtenidos mediante el ACP (Guisan y Zimmermann, 2000) y para determinar cuál de ellos explicó la máxima variabilidad existente en la relación estructura vegetal-abundancia de aves y grupos de especies se empleó el siguiente modelo cuadrático (Rotenberry y Wiens, 1980):

$$\ln \lambda = \beta_0 + \beta_1 CP_1 + \beta_2 CP_{12} + \beta_3 CP_2 + \beta_4 CP_{22} + \beta_5 CP_3 + \beta_6 CP_{32}$$

Los análisis descritos se llevaron a cabo utilizando el procedimiento GLM del paquete estadístico *R*-versión 2.0.1. (*R*: Copyright, 2004). De esta manera, primero se extrajeron los principales gradientes de variación a partir

de las variables descriptoras de la vegetación, y posteriormente se estudió su efecto sobre la abundancia de aves (Manel et al., 1999; Winter y Faaborg, 2000; Siriwardena et al., 2001; González-Oreja, 2003).

Resultados

La composición florística con mayores valores de importancia en ZOQ1 fue la forma de vida arbórea de *P. hartwegii*, las arbustivas *Penstemon gentianoides* (H.B.K.; Poiret.) y *Senecio asteraceae* (H. B. K.; Poiret.) y algunas herbáceas (gramíneas). En contraste, para ZOQ2 lo fueron los árboles de *A. jorullensis*, *P. hartwegii* y *A. religiosa*, los arbustos de *S. asteraceae*, *P. gentianoides* y *Lupinus montanus* (H. B. K.) y algunas herbáceas (gramíneas). La estructura vegetal en el plano vertical para ZOQ1 y ZOQ2 se definió por 3 estratos: inferior (< 3 m), medio (de 3 a 9 m) y superior (> 9 m; Ugalde-Lezama et al., 2009). No obstante, dicha fisonomía vegetal fue más heterogénea en ZOQ2 que en ZOQ1.

En este estudio, se registraron 51 especies de aves, de las cuales 36 se registraron en ZOQ1, 46 en ZOQ2 y 31 en ambas condiciones (Cuadro 1). Las especies encontradas pertenecen a 5 órdenes y 20 familias. El orden más común fue Passeriformes con 40 especies (78%), después Trochiliformes con 5 (10%), Piciformes con 3 (6%), Strigiformes con 2 (4%) y Caprimulgiformes con 1 especie (2%). Las familias con más especies fueron Tyrannidae con 8 (15%); Emberizidae, Turdidae y Parulidae con 6 (12%) cada una; Trochilidae con 5 (10%); Picidae con 3 (6%); Strigidae, Regulidae y Sittidae con 2 (4%) cada una. Las otras 11 familias presentaron 1 especie cada una y sumaron el 21% de la riqueza total (Cuadro 1; Ugalde-Lezama et al., 2010).

Los ACP muestran que los 3 primeros ejes explican el 84.3, 83.4 y 81.7% de la variabilidad (acumulada) en la caracterización vegetal realizada para ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2 (Cuadro 2). Las variables cobertura, diámetro y altura de arbóreas determinaron la máxima variabilidad (41.5, 43.7 y 41.8%) en el componente 1 que describe la fisonomía de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2. El componente 2 definió la estructura vegetal en función de la cobertura, diámetro y altura de arbustivas en ZOQ1 (28.4%) y ZOQ1-ZOQ2 (25.3%); por el diámetro y altura de arbustivas para ZOQ2 (25.07%). Por su parte, el componente 3 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 determinó que dicha fisonomía se conformó en menor medida por la cobertura de herbáceas (14.4 y 14.5%); por las coberturas de herbáceas y arbustivas (14.6%) para ZOQ2 (Cuadro 2).

Los componentes generados en el ACP indican que el componente principal 1 en ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2 está fuertemente ligado a las variables asociadas con la

vegetación arbórea, donde las 3 variables (cobertura, diámetro y altura) tienen un peso similar, lo que significa que éstas son igualmente importantes para las aves en esas condiciones de bosque. El hecho de que los valores de estas variables sean positivos (Cuadro 2), implica que al aumentar el valor de alguna de ellas, el componente principal 1 aumentará. De esta manera, el componente principal 1 podría actuar como un índice que refleja las características de la vegetación arbórea, donde el aumento de los valores de este componente significa un aumento en la condición de cobertura, diámetro y altura de la vegetación arbórea en ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2.

El componente principal 2 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 se determinó principalmente por la cobertura, diámetro y altura de la vegetación arbustiva con valores también muy similares pero negativos, lo que implica que al aumentar alguna de las variables asociadas a la vegetación arbórea, el componente principal 2 disminuirá. Para ZOQ2 la cobertura arbustiva prácticamente no participa en la determinación del componente principal 2; sin embargo, el diámetro y la altura de arbustivas tienen aproximadamente el mismo peso. A diferencia de ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2, en ZOQ2 al aumentar el valor del componente principal 2 significa que las variables asociadas al diámetro y a la altura de la vegetación arbustiva tenderán a aumentar. Por lo tanto, el componente principal 2 (valores negativos) puede pensarse para ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 como un índice que refleja las condiciones de las variables asociadas a la vegetación arbustiva. Valores altos de este índice indicarán la tendencia a tener valores bajos en las variables asociadas a este tipo de vegetación. Por su parte, en ZOQ2 el componente principal 2 puede interpretarse como un índice asociado a las características de la vegetación arbustiva (altura y diámetro que presentan valores positivos) más no a su cobertura cuyo valor es negativo; en ese sentido, valores altos del componente principal 2 se traducirá en una vegetación arbustiva que tiende a tener valores altos en su diámetro y altura.

El componente principal 3 en ZOQ1 y ZOQ1-ZOQ2 se determinó sólo por la cobertura herbácea con valor positivo. Por lo que al aumentar la cobertura herbácea aumentará el valor de dicho componente. En ZOQ2, dicho componente se determinó por la cobertura herbácea y arbustiva con valor positivo y negativo, respectivamente y con sus correspondientes implicaciones en el valor del componente 3, al variar el valor de alguna de ellas.

El análisis de regresión *Poisson* mostró que las abundancias de las aves con los gradientes vegetales descritos por el ACP se relacionan significativamente en 19 (ZOQ1) y 24 (ZOQ2) especies de las 51 analizadas. Las funciones (significancias) para cada una de las especies de aves analizadas (≥ 21 registros) fueron combinaciones de 1 o

Cuadro 1. Especies de aves registradas (51 especies) en las condiciones de bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y bosque de pino perturbado (ZOQ2)

Núm. spp.	Especie	(A.O.U., 1998)		Condiciones	
		Género	Familia	ZOQ1	ZOQ2
1	<i>Colibri thalassinus</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
2	<i>Eugenes fulgens</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
3	<i>Hylocharis leucotis</i>	Apodiformes	Trochilidae	1	1
4	<i>Selasphorus platycercus</i>	Apodiformes	Trochilidae	1	1
5	<i>Stellula calliope</i>	Apodiformes	Trochilidae	0	1
6	<i>Phalaenoptilus nuttallii</i>	Caprimulgiformes	Caprimulgidae	0	1
7	<i>Carduelis pinus</i>	Fringillidae	Carduelinae	0	1
8	<i>Certhia americana</i>	Passeriformes	Certhiidae	1	1
9	<i>Cyanocitta stelleri</i>	Passeriformes	Corvidae	1	1
10	<i>Atlapetes pileatus</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
11	<i>Diglossa baritula</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
12	<i>Junco phaeonotus</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
13	<i>Melospiza lincolni</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
14	<i>Oriturus superciliosus</i>	Passeriformes	Emberizidae	1	1
15	<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	Passeriformes	Emberizidae	0	1
16	<i>Stelgidopteryx serripennis</i>	Passeriformes	Hirundinidae	1	1
17	<i>Lanius ludovicianus</i>	Passeriformes	Laniidae	0	1
18	<i>Poecile sclateri</i>	Passeriformes	Paridae	1	1
19	<i>Dendroica coronata</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
20	<i>Dendroica townsendi</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
21	<i>Ergaticus ruber</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
22	<i>Myioborus miniatus</i>	Passeriformes	Parulidae	0	1
23	<i>Parula superciliosa</i>	Passeriformes	Parulidae	0	1
24	<i>Vermivora celata</i>	Passeriformes	Parulidae	1	1
25	<i>Peucedramus taeniatus</i>	Passeriformes	Peucedramidae	1	1
26	<i>Regulus calendula</i>	Passeriformes	Regulidae	1	1
27	<i>Regulus satrapa</i>	Passeriformes	Regulidae	1	1
28	<i>Sitta carolinensis</i>	Passeriformes	Sittidae	1	0
29	<i>Sitta pygmaea</i>	Passeriformes	Sittidae	1	1
30	<i>Piranga flava</i>	Passeriformes	Thraupidae	1	0
31	<i>Troglodytes aedon</i>	Passeriformes	Troglodytidae	1	1
32	<i>Catharus occidentalis</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
33	<i>Catharus guttatus</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
34	<i>Catharus ustulatus</i>	Passeriformes	Turdidae	1	0
35	<i>Sialia mexicana</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
36	<i>Turdus grayi</i>	Passeriformes	Turdidae	1	0
37	<i>Turdus migratorius</i>	Passeriformes	Turdidae	1	1
38	<i>Camptostoma imberbe</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
39	<i>Empidonax difficilis</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
40	<i>Empidonax fulvifrons</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
41	<i>Empidonax hammondi</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
42	<i>Empidonax oberholseri</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
43	<i>Empidonax spp.</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
44	<i>Empidonax traillii</i>	Passeriformes	Tyrannidae	0	1
45	<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	Passeriformes	Tyrannidae	1	1
46	<i>Vireo huttoni</i>	Passeriformes	Vireonidae	1	1
47	<i>Colaptes auratus</i>	Piciformes	Picidae	1	1
48	<i>Picoides stricklandi</i>	Piciformes	Picidae	1	0
49	<i>Picoides villosus</i>	Piciformes	Picidae	1	1
50	<i>Glaucidium gnoma</i>	Strigiformes	Strigidae	1	1
51	<i>Otus flammeolus</i>	Strigiformes	Strigidae	0	1

1, presente; 0, ausente. Fuente: Ugalde-Lezama et al., 2010.

Cuadro 2. Resultados del ACP en el bosque de pino no perturbado (ZOQ1), bosque de pino perturbado (ZOQ2) y ZOQ1-ZOQ2

Variable	Código	Tres primeros ejes del ACP ZOQ1 ZOQ2 ZOQ1-ZOQ2								
		Comp...1	ZOQ1 comp....2	Comp.3	Comp.1	Comp.2	Comp.3	Comp.1	Comp.2	Comp.3
Cobertura herbáceas	X.Cob.	0.122	-0.049	0.95	0.268	0.054	0.623	0.211	0.000	0.675
Cobertura arbustivas	X.Cob..1	0.116	-0.496	-0.265	0.200273	-0.06422	-0.769	0.151	-0.174	-0.718
Cobertura arbóreas	X.Cob..2	0.521	0.233	-0.15	0.51	-0.174	-0.066	0.520	0.199	-0.112
Diámetro arbustivas	X.Diam.	0.237	-0.547	0.037	0.147	0.688	-0.014	0.197	-0.658	0.104
Diámetro arbóreas	X.Diam..1	0.555	0.131	-0.051	0.545	-0.079	0.017	0.555	0.111	-0.037
Altura arbustivas	X.h.	0.197	-0.582	0.041	0.142	0.683	-0.111	0.186	-0.663	0.054
Altura arbóreas	X.h..1	0.545	0.208	0.008	0.538	-0.125	0.054	0.530	0.215	0.027
Autovalor (Eigenvalue)		2.907	1.988	1.008	3.064	1.755	1.024	2.930	1.772	1.022
λ^2		41.529	28.404	14.402	43.776	25.078	14.624	41.854	25.311	14.593
λ^2		41.529	69.933	84.335	43.776	68.854	83.478	41.854	67.164	81.757
acumulado										

Factores de carga del Análisis de Componentes Principales realizado sobre la matriz de correlación de las variables descriptoras de la estructura de la vegetación (cobertura, diámetro y altura) de las condiciones ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2, valoradas en las 12 unidades de censo de cada una. $\Sigma\sigma^2$ = porcentaje real de la varianza existente en la caracterización vegetal explicada por el análisis. $\Sigma\sigma^2$ acumulado = porcentaje acumulado de $\Sigma\sigma^2$.

más ejes del ACP, en forma lineal y/o cuadrática (ZOQ1 y ZOQ2; Cuadros 2 y 3).

El análisis de regresión *Poisson* para los 3 grupos de aves mostró que sus abundancias con los gradientes vegetales descritos por el ACP se relacionan significativamente en los 3 grupos analizados. Las funciones (significancias) para cada uno de los grupos de aves analizados (exclusivas de ZOQ1, ZOQ2 y ZOQ1-ZOQ2) fueron combinaciones de uno o más ejes del ACP, en forma lineal y/o cuadrática (Cuadros 2 y 4).

Las interpretaciones de los ARP indican una asociación entre algunas características de la fisonomía vegetal (vista a través de los índices o componentes principales generados en el ACP) con las abundancias de algunas especies o grupos de ellas; por ejemplo, si en ZOQ1 hay significancia del componente 1 sobre la abundancia de ciertas especies avifaunísticas, se puede decir que las variables asociadas a la vegetación arbórea (definidas en dicho componente), tienen un efecto sobre estas abundancias. Por ejemplo, si la relación es exclusivamente lineal significa, que el incremento de 1 cm en el diámetro de los árboles tendría un efecto similar y siempre proporcional a la abundancia de las aves, sin importar el tamaño inicial del diámetro de los mismos. En contraste, si la relación es cuadrática, significa que un cambio significativo en la vegetación tendría un

efecto diferencial sobre la abundancia de las aves; es decir, que independientemente del incremento en diámetro, la abundancia dependerá del estado inicial de la vegetación. Por ejemplo, la abundancia de las aves será diferente si ocurre un incremento de 1 cm en el diámetro de árboles pequeños, que el mismo incremento en árboles con un diámetro mayor, donde esta condición (diámetro inicial del árbol) tiene un efecto importante (Cuadros 3 y 4).

Los resultados de este estudio muestran que las características de la vegetación en el bosque de pino no perturbado (ZOQ1) y el bosque de pino perturbado (ZOQ2) atrajeron a especies particulares de aves (e.g. *Oriturus superciliosus*, *Sitta pygmaea* en ZOQ1 y *Atlapetes pilleatus*, *Selasphorus platycercus* en ZOQ2). En contraste, otras aves (e.g. *Dendroica coronata*, *Junco phaeonotus*) se registraron en ZOQ1-ZOQ2.

Discusión

Los niveles de perturbación ZOQ1 y ZOQ2, mostraron un efecto sobre la abundancia de algunas especies de aves. En ese sentido, la estructura del hábitat ha sido propuesta como uno de los factores más importantes en la conformación de las poblaciones de aves, determinando su abundancia y distribución (MacArthur y Levins, 1964;

Cuadro 3. Análisis de significancias (efectos; Regresión *Poisson* con modelos GLM) para las 51 especies de aves más abundantes en las condiciones ZOQ1 y ZOQ2

ARP CON LAS SIGNIFICANCIAS EN 19 ESPECIES (MODELOS) PARA ZOQ1						
Especie	ACP1	ACP12	ACP2	ACP22	ACP3	ACP32
<i>Catharus occidentalis</i>	0.051800 ☼	0.087142 ☼	☐	☐	☐	☐
<i>Certhia americana</i>	0.008634 **	0.028393 *	☐	0.000747 ***	8.61e-13 ***	2.57e-05 ***
<i>Colaptes auratus</i>	0.0783 ☼	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Cyanocitta stelleri</i>	☐	☐	☐	☐	5.94e-06 ***	0.00362 **
<i>Dendroica coronata</i>	0.00835 **	0.08371 ☼	☐	☐	< 2e-16 ***	1.25e-09 ***
<i>Dendroica townsendi</i>	9.01e-05 ***	0.000402 ***	☐	☐	3.33e-08 ***	1.14e-06 ***
<i>Empidonax spp.</i>	☐	☐	☐	8.65e-07 ***	3.43e-09 ***	☐
<i>Ergaticus ruber</i>	☐	☐	☐	4.90e-06 ***	7.08e-05 ***	0.034 *
<i>Junco phaeonotus</i>	0.00813 **	0.00175 **	☐	☐	< 2e-16 ***	6.51e-12 ***
<i>Oriturus superciliosus</i>	0.000392 ***	0.002206 **	4.05e-06 ***	☐	8.30e-09 ***	0.000564 ***
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0.01954 *	0.00281 **	0.01629 *	☐	4.27e-10 ***	7.63e-05 ***
<i>Picoides villosus</i>	☐	☐	☐	2.82e-08 ***	5.45e-07 ***	0.01 **
<i>Poecile sclateri</i>	1.74e-05 ***	4.04e-05 ***	0.0266 *	0.0452 *	2.62e-11 ***	1.05e-07 ***
<i>Regulus caléndula</i>	0.000474 ***	0.000842 ***	☐	☐	2.11e-09 ***	5.65e-07 ***
<i>Sialia mexicana</i>	☐	☐	☐	0.000123 ***	1.75e-07 ***	0.028523 *
<i>Sitta pygmaea</i>	0.001776 **	0.006838 **	☐	0.010046 *	0.000653 ***	0.001681 **
<i>Troglodytes aedon</i>	☐	☐	☐	< 2e-16 ***	< 2e-16 ***	3.99e-08 ***
<i>Turdus grayi</i>	0.0341 *	0.0398 *	☐	☐	☐	☐
<i>Turdus migratorius</i>	2.66e-05 ***	0.000543 ***	0.000284 ***	☐	2.84e-07 ***	0.011797 *
ARP CON LAS SIGNIFICANCIAS EN 24 ESPECIES (MODELOS) PARA ZOQ2						
<i>Atlapetes pileatus</i>	0.0205 *	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Carduelis pinus</i>	2.17e-05 ***	0.000330 ***	0.000969 ***	☐	0.000923 ***	☐
<i>Catharus occidentalis</i>	0.00225 **	0.00588 **	☐	☐	7.38e-07 ***	☐
<i>Certhia americana</i>	0.000823 ***	0.004516 **	☐	0.003178 **	1.24e-07 ***	☐
<i>Colaptes auratus</i>	0.038167 *	0.043953 *	☐	☐	0.005036 **	☐
<i>Cyanocitta stelleri</i>	0.01333 *	0.04041 *	0.05558 ☼	☐	0.00546 **	0.01728 *
<i>Dendroica coronata</i>	4.73e-05 ***	☐	☐	0.000204 ***	0.000242 ***	☐
<i>Dendroica townsendi</i>	0.000641 ***	0.000615 ***	0.077042 ☼	☐	0.003678 **	0.038583 *
<i>Diglossa baritula</i>	☐	☐	☐	☐	0.003915 **	0.013165 *
<i>Empidonax spp.</i>	1.78e-06 ***	0.000208 ***	☐	0.010939 *	8.08e-10 ***	1.50e-07 ***
<i>Ergaticus ruber</i>	< 2e-16 ***	2.34e-09 ***	7.38e-07 ***	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Junco phaeonotus</i>	1.18e-14 ***	1.08e-07 ***	0.00463 **	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Melospiza lincolni</i>	0.03743 *	☐	☐	☐	☐	0.00598 **
<i>Mitrephanes phaeocercus</i>	0.01336 *	☐	☐	☐	0.00666 **	☐
<i>Myioborus miniatus</i>	0.000491 ***	0.004722 **	☐	☐	0.001202 **	0.014050 *
<i>Peucedramus taeniatus</i>	0.00118 **	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Picoides villosus</i>	0.000861 ***	0.045030 *	0.001359 **	☐	3.24e-11 ***	☐
<i>Pipilo erythrophthalmus</i>	2.70e-07 ***	0.00363 **	0.02342 *	0.03533 *	0.00391 **	3.66e-05 ***
<i>Poecile sclateri</i>	7.72e-11 ***	9.68e-06 ***	0.093 ☼	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Selasphorus platycercus</i>	0.0453 *	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Sialia mexicana</i>	0.0074 **	☐	☐	☐	☐	☐
<i>Troglodytes aedon</i>	1.20e-11 ***	0.000160 ***	1.13e-05 ***	☐	< 2e-16 ***	☐
<i>Turdus migratorius</i>	4.57e-06 ***	5.69e-05 ***	☐	☐	0.000528 ***	0.015493 *
<i>Vermivora celata</i>	☐	☐	☐	☐	5.52e-06 ***	2.40e-05 ***

***= 0.001, **= 0.01, *= 0.05, ☼= 0.1, ☐= Sin efecto.

Cuadro 4. Análisis de significancias (efectos; Regresión *Poisson* con modelos GLM) para los 3 grupos de aves ZOQ1 y ZOQ2

Grupo	ARP con las significancias en los 3 grupos de aves					
	ACP1	ACP12	ACP2	ACP22	ACP3	ACP32
Exclusivas de ZOQ1	Ξ	Ξ	Ξ	Ξ	0.000975 ***	0.008631 **
Exclusivas de ZOQ2	< 2e-16 ***	0.00000000156 ***	0.000214 ***	Ξ	0.00000057 ***	0.020645 *
ZOQ1-ZOQ2	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***	<2e-16 ***

***= 0.001, **= 0.01, *= 0.05, ✧= 0.1, Ξ= Sin efecto.

Cody, 1968; Fretwell, 1972), factores que de acuerdo con algunos autores se relacionan estrechamente con lo heterogéneo de la vegetación, especialmente en el plano vertical (estructura del hábitat; Rotenberry y Wiens, 1980; Holmes y Robinson, 1981; Nosedal, 1984). Así, la estructura de la vegetación en la condición ZOQ2 (zona con perturbación) alojó un mayor número de individuos por especie de aves que ZOQ1 (zona sin perturbación). Algunos autores sugieren que la abundancia de especies avifaunísticas es más alta en aquellas zonas alteradas que en las conservadas (Flores et al., 2002; Woltman, 2003; Ugalde-Lezama et al., 2010). Sin embargo, el hecho de que un bosque perturbado soporte un mayor número de individuos de ciertas especies que uno conservado, no implica que el primero sea más importante para el mantenimiento de sus poblaciones.

Durán y Kattan (2005) y Lentijo y Kattan (2005) sugieren que los bosques perturbados con características secundarias, como las existentes en ZOQ2 (pequeños parches de vegetación rodeados por bosques maduros) no necesariamente tienen un efecto negativo sobre las comunidades de aves ni sobre sus procesos ecológicos, sino que las especies de aves generalistas en ambientes alterados deben también ser objeto de conservación, ya que éstas contribuyen a la diversidad general y tienen una mayor capacidad de respuesta a las perturbaciones en comparación con las especies raras, amenazadas o relictas de bosques conservados (Holdgate, 1996). Desde el punto de vista ecológico y de conservación, ambas condiciones pueden ser importantes. En este sentido, las abundancias registradas no deben considerarse como indicadores de la calidad del hábitat por sí solas, más bien, su interpretación ecológica debe estar cautelosamente asociada a otros factores poblacionales y del hábitat para inferir la calidad del mismo.

Debido a que la distribución y abundancia de ciertas especies de aves guarda una relación directa con la estructura de la vegetación (Kempton, 1979; Magurran, 1989), hay que considerar que esta variable se puede afectar diferencialmente en los planos vertical y horizontal dependiendo del grado de perturbación del bosque (MacArthur, 1965; Platt et al., 1984). En ZOQ1 donde los planos vertical y horizontal son muy homogéneos, fue donde la abundancia de aves fue menor que en ZOQ2 que tiene

planos más heterogéneos. Los resultados de este estudio concuerdan con Stiling (1999) quien informa que ecosistemas alterados soportan una mayor riqueza y abundancia de individuos. No obstante, Greenberg (1981) señala lo contrario para bosques tropicales. Sin embargo, García et al. (1998) y Bojorges y López (2001) mencionan que los hábitats con alteración moderada presentan una estructura más heterogénea que puede albergar un mayor número de individuos que no restringen su actividad a un solo estrato. En el presente estudio se encontró que los grupos de especies de aves especialistas de ZOQ1 o ZOQ2 y generalistas de los 2 sitios en conjunto (ZOQ1-ZOQ2), dependieron diferencialmente de las formas de vida arbórea, arbustiva y herbácea. Esto es similar a lo anotado por MacGregor-Fors y Schondube (2011) para múltiples sitios urbanos. Estos autores encontraron que la riqueza y abundancia de especies de aves raras mostraron una relación positiva con la cobertura arbórea y altura de herbáceas, y recomiendan que para mejorar la calidad del hábitat en los ambientes urbanos se debe incrementar la cobertura de árboles y arbustos y permitir el crecimiento de arbustos y hierbas en las ciudades.

Este estudio aporta información sobre las condiciones de bosque y abundancias de especies de aves en el Eje Neovolcánico Transversal; sin embargo, para diseñar mejores planes de manejo forestal y de mejoramiento del hábitat para las especies de aves en esta región de México, son necesarios estudios más específicos que permitan conocer las implicaciones de la perturbación sobre los parámetros poblacionales primarios de la avifauna como indicadores de la calidad del hábitat (Van Horne, 1983; Hill et al., 1997; MacFaden y Capen, 2002).

Van Horne (1983) menciona que la densidad de individuos por sí sola no debe relacionarse positivamente con la calidad del hábitat; es necesario, además, tomar en cuenta la composición, estructura y dinámica poblacional; asimismo, señala que entre la diversidad de hábitats y la diversidad de la fauna silvestre, no siempre existe una relación positiva, ya que ésta depende del número de especies generalistas y especialistas presentes en un sitio determinado, así como de sus requerimientos de hábitat. Finalmente, enfatiza que es probable que los hábitats más conservados produzcan más individuos y que por efectos territoriales, el exceso

de ellos se acumule en aquellos hábitats de menor calidad. Sin embargo, aunque la abundancia y densidad no aportan información de la calidad del hábitat por sí solas, cuando se les relaciona con las características de la vegetación, sí permiten generar e inferir predicciones de respuesta sobre las poblaciones de aves. Esta información se convierte en una herramienta importante para el manejo de hábitat y de las poblaciones de aves que lo utilizan; sean éstas especialistas, en la utilización de bosque de pino (*P. hartwegii*) no perturbado (ZOQ1) o de bosque de pino perturbado (ZOQ2), o bien, generalistas en la utilización de ambas condiciones de bosque (ZOQ1-ZOQ2).

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONA-CyT); Programa de Ganadería (Área de Fauna Silvestre) del Colegio de Postgraduados; al Laboratorio de Fauna Silvestre (M.C. Beatriz C. Aguilar Valdez) y EFEZ de la Universidad Autónoma de Chapingo; al Programa de Monitoreo de Sobrevivencia Invernal (MoSi); al Biól. Fernando De La Cruz Romero y a la C.P. Alicia Karina Gómez Rojas.

Literatura citada

- Altamirano, G. O. M. A., M. F. Martín y G. J. Cartas. 2002. Ocurrencia, distribución y abundancia del género *Passerina* en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. *Acta Zoologica Mexicana* (n.s.) 85:169-180.
- Ambrose, S. 1989. The Australian bird count-have we got your numbers? RAOU [Royal Australasian Ornithologists' Union] Newsletter 80:1-2.
- A.O.U. (American Ornithologists' Union). 1998. Check-list of North American birds, 7th edition. Washington, D.C. 131 p.
- Bibby, C. J., N. D. Burgess y D. A. Hill. 1992. Bird census techniques. British Trust for Ornithology. Academic, London. p. 35-47.
- Blanco, Z. S., G. G. Cevallos, L. C. Galindo, M. J. M. Mass, S. R. Patrón, A. Pescador y G. A. I. Suárez. 1981. Ecología de la estación experimental Zoquiapan. Colección de Cuadernos Universitarios de Agronomía 2. Universidad Autónoma Chapingo, Texcoco, Estado de México. 114 p.
- Bojorges, B. J. C. y M. L. López. 2001. Abundancia y distribución temporal de aves en una selva mediana subperennifolia en el centro de Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología* 72:259-283.
- Carrascal, L. M. y J. L. Tellería. 1989. Organización de la comunidad de aves reproductora en las landas montañosas del País Vasco Atlántico. *Doñana, Acta Vertebrata* 16:69-87.
- Cody, M. L. 1968. On the methods of resource division in grassland bird communities. *American Naturalist* 102:107-147.
- Cottam, G. y J. T. Curtis. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. *Ecology* 37:451-460.
- Dickson, J. G. y R. E. Noble. 1978. Vertical distribution of birds in a Louisiana bottomland hardwood forest. *Wilson Bulletin* 90:19-30.
- Durán, S. M. y G. H. Kattan. 2005. A test of the utility of exotic tree plantations for understory birds and food resources in the Colombian Andes. *Biotropica* 37:129-135.
- Flores, B., D. I. Rumiz, T. S. Fredericksen y N. J. Fredericksen. 2002. El uso de los claros de aprovechamiento forestal por la avifauna de un bosque semideciduo chiquitano de Santa Cruz, Bolivia. *Hornero* 17:3-11.
- Fretwell, S. D. 1972. Population in seasonal environments. Princeton University Press, New Jersey. 277 p.
- García, S., D. M. Finch y L. G. Chávez. 1998. Patterns of forest use and endemism in resident bird communities of north-central Michoacán, Mexico. *Forest Ecology and Management* 110:151-171.
- Gómez, T. D. 2002. Componentes principales generalizados de dos poblaciones multivariantes. Serie Ciencias Básicas, UNMSM Fondo editorial. Lima. 89 p.
- González-Oreja, J. A. 2003. Aplicación de análisis multivariantes al estudio de las relaciones entre las aves y sus hábitats: un ejemplo con passeriformes montanos no forestales. *Ardeola* 50:47-58.
- Gram, K. W. y J. Faaborg. 1997. The distribution of neotropical migrant birds wintering in the El Cielo Biosphere Reserve, Tamaulipas. *The Condor* 99:658-670.
- Greenberg, R. 1981. The abundance and seasonality of forest canopy birds on Barro Colorado Island, Panama. *Biotropica* 13:241-251.
- Guisan, A. y N. E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135:147-186.
- Hill, D., D. Hockin, D. Price, G. Tucker, R. Morris y J. Treweek. 1997. Bird disturbance: improving the quality and utility of disturbance research. *Journal of Applied Ecology* 34:275-288.
- Holdgate, M. 1996. The ecological significance of biological diversity. *Ambio* 25:409-416.
- Holmes, R. T. y S. K. Robinson. 1981. Tree species preferences of foraging insectivorous birds in a northern hardwood forest. *Oecologia* 48:31-35.
- Hotelling, H. 1933. Analysis of a complex of statistical. Variables into principal components. *Journal of Educational Psychological* 24:417-441.
- Hutto, R. L., S. M. Pleschet y P. Hendricks. 1986. A fixed-radius point count method for non-breeding and breeding season use. *The Auk* 103:593-602.
- INEGI-UNAM (Instituto Nacional de Geografía Estadística e

- Informática-Universidad Nacional Autónoma de México). 2001. Inventario Nacional Forestal 2000. México, D. F. 322 p.
- James, F. C. 1971. Ordination of habitat relationships among breeding birds. *The Willson Bulletin* 83:215-236.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. ter Braak y O. F. R. van Tongeren. 1995. *Data analysis in community and landscape ecology*. Cambridge University Press. p. 120-156.
- Karr, J. R. 1971. Structure of avian communities in selected Panama and Illinois habitats. *Ecological Monographs* 41:207-233.
- Kempton, R. A. 1979. Structure of species abundance and measurement of diversity. *Biometrics* 35:307-322.
- Lantschner, M. V. y V. Rusch. 2007. Impacto de diferentes disturbios antrópicos sobre las comunidades de aves de bosques y matorrales de *Nothofagus antarctica* en el NO patagónico. *Ecología Austral* 17:99-112.
- Lentijo, G. M. y G. H. Kattan. 2005. Estratificación vertical de las aves en una plantación mono específica y en bosque nativo en la cordillera central de Colombia. *Ornitología Colombiana* 3:51-61.
- López-DeCasenave, J. Pellot, J. P., Caziani, S. M., Mermoz, M. y J. Protomastro, 1998. Responses of avian assemblages to a natural edge in a chaco semiarid forest in Argentina. *The Auk* 115:425-435.
- Lovette, I. J. y R. T. Holmes. 1995. Foraging behavior of American Redstarts in breeding and wintering habitats: implications for relative food availability. *Condor* 97:782-791.
- MacArthur, R. H. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Reviews* 40:510-535.
- MacArthur, R. H. y J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42:594-598.
- MacArthur, R. H. y R. Levins. 1964. Competition, habitat selection and character displacement in a patchy environment. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Zoology of the United States of America* 51:1140-1207.
- MacArthur, R. H., J. W. MacArthur y J. Preer. 1962. On bird species diversity II. Prediction of bird census from habitat measurements. *American Naturalist* 96:167-174.
- MacFaden, S. W. y D. E. Capen. 2002. Avian relationships at multiple scales in a New England forest. *Society of American Foresters. Forest Science* 48:243-253.
- MacGregor-Fors, I. y J. E. Schondube. 2011. Gray vs. green urbanization: relative importance of urban features for urban bird communities. *Basic and Applied Ecology* 12:372-381.
- Magurran, A. E. 1989. *Diversidad ecológica y su medición*. Vedra, Barcelona. 200 p.
- Manel, S., J. M. Díaz, S. T. Buckton y S. J. Ormerod. 1999. Alternative methods for predicting species distributions: An illustration with Himalayan river birds. *Journal of Applied Ecology* 36:734-747.
- Marsden, S. y A. Fielding. 1999. Habitat association of parrots on the Wallacean island of Buru, Seram and Sumba. *Journal of Biogeography* 26:439-446.
- Masera, O. R. 2001. Deforestación y degradación forestal en México. Laboratorio de Bioenergía, Departamento de Ecología, campus Morelia, Universidad Nacional Autónoma de México, Michoacán. 13 p.
- McCullagh, P. y J. A. Nelder. 1989. *Generalized linear models*, segunda edición. Chapman and Hall, London. 256 p.
- Miranda, F. y E. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.
- Morrison, M. L., B. G. Marcot y R. W. Mannon. 1998. *Wildlife-habitat relationships. Concepts and applications*. Second edition. The University of Wisconsin Press. Wisconsin. p. 324-248.
- Morse, D. H. 1985. Habitat selection in North American Parulid Warblers. *In* *Habitat selection in birds*, M. L. Cody (ed.). Academic, Orlando, Florida. p. 131-157.
- Nocedal, J. 1984. Estructura y utilización del follaje de las comunidades de pájaros en bosques templados del Valle de México. *Acta Zoologica Mexicana (n.s.)* 6:1-45.
- Oosting, H. J. 1956. *The study of plant communities*. Freeman, San Francisco, California. 85 p.
- Peterson, R. T. y E. L. Chalif. 1989. *Aves de México. Guía de campo*. Diana, México, D.F. 473 p.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic, San Diego, California. 724 p.
- Platt, H. M., K. M. Shaw y P. J. D. Lambshead. 1984. Nematode species abundance patterns and their use in the detection of environmental perturbations. *Hydrobiologia* 118:59-66.
- R: Copyrigh. 2004. The R foundation for statistical computing ver. 2.0.1. (2004-11-15), ISBN 3-900051-07-0.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martín, D. F. DeSante y B. Milá. 1996. *Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres*. Department of Agriculture and Forest Service. 46 p.
- Ramírez-Albores, J. E. 2006. Variación en la composición de comunidades de aves en la Reserva de la Biosfera Montes Azules y áreas adyacentes, Chiapas, México. *Biota Neotropica* 6:1-19.
- Rappole, J. H., K. Winker y G. V. N. Powell. 1998. Migratory bird habitat use in southern Mexico: mist nets versus point counts. *Journal of Field Ornithology* 69:635-646.
- Rey, P. J., F. Valera y A. M. Sánchez-Lafuente. 1997. Avifauna reproductora y estructura del hábitat en la campiña y sierras subbéticas de Jaén. Doñana, *Acta Vertebrata* 24:115-142.
- Reynolds, R. T., J. M. Scott y R. A. Nussbaum. 1980. A variable circular-plot method for estimating bird numbers. *Condor* 82:309-313.
- Rotenberry, J. T. y J. A. Wiens. 1980. A synthetic approach to principal component analysis of bird/habitat relationships.

- In* The use of multivariate statistics in studies of wildlife habitat, D. E. Capen (ed.). USDA Forest Service, General Technical Report RM-87, Vermont. p. 197-208.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña. *Acta Botanica Mexicana* 35:25-44.
- Said-Infante, G. y G. P. Zárate de Lara. 2003. Métodos estadísticos: un enfoque interdisciplinario, séptima edición. Trillas, México, D. F. p. 200-201.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1994. Inventario forestal periódico. Memoria nacional. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre, SARH, México, D. F. 81 p.
- Siriwardena, J. M., S. R. Baillie, H. Q. P. Crick y J. D. Wilson. 2001. Changes in agricultural land-use and breeding performance of some granivorous farmland passerines in Britain. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84:191-206.
- Silva, A. y T. W. Sherry. 1992. Surveying wintering warbler populations in Jamaica: point counts with and without broadcast vocalizations. *Condor* 94:924-936.
- Stiling, P. 1999. Ecology; theories and applications. Tercera edición, Prentice Hall, New Jersey. 840 p.
- Terrádez, G. M. 2003. Análisis de componentes principales. Proyecto e-Math. Secretaría de Estado de Educación/ Universidades (MECD), Madrid. 11 p.
- Ugalde-Lezama, S., J. I. Valdez-Hernández, G. Ramírez-Valverde, J. L. Alcántara-Carbajal y J. Velázquez-Mendoza. 2009. Distribución vertical de aves en un bosque templado con diferentes niveles de perturbación. *Madera y Bosques* 15:5-26.
- Ugalde-Lezama, S., J. L. Alcántara-Carbajal, J. I. Valdez-Hernández, G. Ramírez-Valverde, J. Velázquez-Mendoza y L. A. Tarango-Arambula. 2010. Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia* 44:159-169.
- Van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893-901.
- Wiens, J. A. 1989. The ecology of bird communities, vol I. Foundations and patterns. Cambridge University Press. 169 p.
- Willson, M. F. 1974. Avian community organization and habitat structure. *Ecology* 55:1017-1029.
- Winter, M. y J. Faaborg. 2000. Patterns of area sensitive in grassland-nesting birds. *Conservation Biology* 13:1424-1436.
- Woltman, S. 2003. Bird community responses to disturbance in a forestry concession in lowland Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 12:1921-1936.
- Zavala, C. F. 1984. Sinecología de la vegetación de la Estación de Enseñanza e Investigación Forestal Zoquiapan, Estado de México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán 164 p.



Evaluación del uso de señales visuales y de localización por el colibrí cola-ancha (*Selasphorus platycercus*) al visitar flores de *Penstemon roseus*

Evaluation of the use of visual and location cues by the Broad-tailed hummingbird (*Selasphorus platycercus*) foraging in flowers of *Penstemon roseus*

Guillermo Pérez¹✉, Carlos Lara², Martha Signoret-Poillon³ y José A. Viccon-Pale³

¹Universidad Autónoma Metropolitana. Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud 04960 México D.F., México.

²Laboratorio de Ecología de la Conducta, Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Carretera Tlaxcala-Puebla. Km 1.5 s/n, 90070 Tlaxcala, Tlaxcala, México.

³Departamento El Hombre y su Ambiente, Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Xochimilco. Calzada del Hueso 1100, Col. Villa Quietud 04960 México D.F., México.

✉ gaperezf@hotmail.com

Resumen. En los colibríes la memoria espacial desempeña un papel importante durante el forrajeo. Éste se basa en el uso de señales específicas (visuales) o en señales espaciales (localización de flores y plantas con néctar). Sin embargo, el uso de estas señales por los colibríes puede variar de acuerdo con la escala espacial que enfrentan cuando visitan flores de una o más plantas durante el forrajeo; ésto se puso a prueba con individuos del colibrí cola-ancha *Selasphorus platycercus*. Por otro lado, para evaluar la posible variación en el uso de las señales, se llevaron a cabo experimentos en condiciones semi-naturales utilizando flores de la planta *Penstemon roseus*, nativa del sitio de estudio. A través de la manipulación de la presencia/ausencia de una recompensa (néctar) y señales visuales, evaluamos el uso de la memoria espacial durante el forrajeo entre 2 plantas (experimento 1) y dentro de una sola planta (experimento 2). Los resultados demostraron que los colibríes utilizaron la memoria de localización de la planta de cuyas flores obtuvieron recompensa, independientemente de la presencia de señales visuales. Por el contrario, en flores individuales de una sola planta, después de un corto periodo de aprendizaje los colibríes pueden utilizar las señales visuales para guiar su forrajeo y discriminar las flores sin recompensa. Asimismo, en ausencia de señales visuales los individuos basaron su forrajeo en la memoria de localización de la flor con recompensa visitada previamente. Estos resultados sugieren plasticidad en el comportamiento de forrajeo de los colibríes influenciada por la escala espacial y por la información adquirida en visitas previas.

Palabras clave: memoria espacial, señales visuales, localización, escala espacial.

Abstract. In hummingbirds spatial memory plays an important role during foraging. It is based in use of specific cues (visual) or spatial cues (location of flowers and plants with nectar). However, use of these cues by hummingbirds may change according to the spatial scale they face when visit flowers of one or more plants during foraging. This was tested with individuals of broad-tailed Hummingbird *Selasphorus platycercus*. To assess the possible variation in the use of cues, experiments were conducted in semi-natural conditions using flowers of *Penstemon roseus* plant, native in study site. By manipulating the presence/absence of a reward (nectar) and visual cues, we evaluated the use of spatial memory during foraging between 2 plants (experiment 1) and within a single plant (experiment 2). The results showed that hummingbirds used memory of location of plant in whose flowers obtained reward, regardless of the presence of visual cues. On the contrary, in individual flowers of a single plant, after a short learning period hummingbirds can use visual cues to guide their foraging and discriminate the flowers without reward. Also, in the absence of visual cues individuals based their foraging on memory of location of rewarded flower previously visited. These results suggest plasticity in the foraging behavior of hummingbirds influenced by the spatial scale and acquired information from previous visits.

Key words: spatial memory, visual cues, location, spatial scale.

Introducción

Los colibríes dependen casi exclusivamente del néctar obtenido de las flores para su alimentación, por ello tienden a defender activamente territorios conformados por plantas que puedan proveerlo satisfactoriamente, y/o a desplazarse a distintas distancias estableciendo rutas de forrajeo que incluyen la visita a flores de muchas plantas (Feinsinger y Colwell, 1978; Garrison y Gass, 1999). Las flores que visitan constituyen una enorme diversidad de formas y colores, y el patrón de producción del néctar ofrecido es igualmente variable (Healy y Hurly, 2003; Lara, 2006). Adicionalmente, durante sus movimientos locales o migratorios, los colibríes pueden enfrentar variaciones espaciales y temporales en la disponibilidad de sus recursos florales (Gass et al., 1999). Por todo ello, al forrajear en la naturaleza, un colibrí debe tomar decisiones sobre qué parches, plantas o flores visitar inicialmente, en función de la recompensa de néctar (Pyke, 1978a; Gass y Montgomerie, 1981) y, por otro lado, usar la memoria para evitar volver a visitar las flores que ha vaciado recientemente (Cole et al., 1982; Gass y Sutherland, 1985; Brown y Gass, 1993; Brown, 1994; Hurly, 1996).

El uso de la memoria espacial ha sido documentado en colibríes forrajando en flores artificiales y bebederos, tanto en condiciones de laboratorio como de campo, sugiriéndose que esta aves pueden recordar características visuales de las flores que visitan y su ubicación particular en el arreglo (Healy y Hurly, 2001). En este sentido, algunos estudios definen el uso de señales visuales en estos contextos como las asociaciones aprendidas de las características visibles en las flores (forma o color) y la cantidad o concentración de néctar que contienen (Bené, 1945; Miller y Miller, 1971; Stiles, 1976; George, 1980; Cole et al., 1982; Miller et al., 1985; Brown y Gass, 1993; Brown, 1994; Hurly y Healy, 1996, 2002; Meléndez-Ackerman et al., 1997; Irwin, 2000). También hay evidencia que sugiere que los colibríes pueden atender a señales espaciales cuando realizan sus visitas y regresar a flores específicas, basándose para su localización en la memoria (Wolf y Hainsworth, 1990; Sutherland y Gass, 1995; Healy y Hurly, 1995, 1998; Hurly, 1996; Hurly y Healy, 1996, 2002; Henderson et al., 2001; González-Gómez y Vázquez, 2006).

No obstante la evidencia antes mencionada, resulta interesante que la mayor parte de la información generada en Norteamérica, con respecto al uso de la memoria espacial en colibríes, haya sido obtenida a partir de especies que realizan movimientos migratorios (véase González-Gómez y Vázquez, 2006) y con frecuencia utilizando flores y arreglos artificiales (Cole et al., 1982; Grant y Temeles, 1992; Brown y Gass, 1993; Brown, 1994; Healy y Hurly, 1995, 1998; Sutherland y Gass, 1995; Hurly y Healy, 1996, 2002; Meléndez-Ackerman et al., 1997; Henderson et al., 2001).

Si consideramos que los colibríes son el segundo grupo de aves más diverso en el mundo (con más de 360 especies), distribuidas a lo largo de todo el continente americano, y que dependen de las flores de más de 100 especies de angiospermas, resulta evidente la necesidad de estudiar estas habilidades cognitivas no sólo en un mayor número de especies de colibríes incluyendo las residentes, sino además tomando en consideración las flores naturales en las evaluaciones.

Adicionalmente, es también interesante que la memoria espacial de estas aves haya sido evaluada registrando las visitas en arreglos o bebederos artificiales individuales, dado que en condiciones naturales los colibríes pueden enfrentar parches de flores conformados por más de una planta, y donde el uso de señales visuales y de localización puede ser distinto.

Aun cuando en condiciones experimentales el uso de plantas resulta difícil, dada la variabilidad en tamaño y forma de los individuos, el uso de flores naturales (incluso en arreglos artificiales) para evaluar la memoria espacial en colibríes puede ofrecer una aproximación más certera que la que se ha obtenido con dispositivos artificiales y que requiere de entrenamiento previo de los individuos. Por ello, resulta importante conservar en la medida de lo posible, el contexto ecológico en el que se desarrollan los colibríes para obtener datos más reales.

En el presente estudio, se realizaron experimentos de campo con una población de colibríes *Selasphorus platycercus* (colibrí cola ancha) residente en La Malinche, Tlaxcala; se evaluó el uso de la memoria de localización y de señales visuales durante su forrajeo en la planta *Penstemon roseus* (Plantaginaceae); el estudio se enfocó en evaluar estas habilidades cognitivas cuando los individuos forrajean en 2 plantas (Experimento 1) y cuando forrajean en flores de una planta (Experimento 2).

Materiales y métodos

El trabajo de campo se realizó de junio a noviembre de 2008 en el Parque Nacional La Malinche, Tlaxcala, México (19°14' N, 98°58' O, 3 000 m snm). *Selasphorus platycercus* es una especie con poblaciones migratorias y residentes (Williamson, 2001). El sitio de estudio es uno de los lugares donde es posible localizar poblaciones residentes a lo largo de todo el año, aunque su abundancia es mayor entre octubre y enero (Lara, 2006). Este colibrí es visitante frecuente de parches de la planta *Penstemon roseus* (Cerv. ex Sweet) G. Don, una especie con flores tubulares hermafroditas de color magenta, y con un periodo de floración que se extiende de julio a diciembre, sus flores producen 6.5 ± 0.45 µl de néctar y 0.24 ± 0.007 mg/ml de azúcar después de 24 h de acumulación (Lara, 2006; Lara y Ornelas, 2008; Lara et al., 2009).

Se capturaron 19 colibríes adultos con redes de niebla, los cuales se sometieron a los experimentos de manera individual. Los experimentos se realizaron sistemáticamente de las 800-1 500 horas. Las aves se mantuvieron individualmente en jaulas de 1×1×1m, desarmables, y provistas con una percha de madera. Las jaulas fueron colocadas en la proximidad del sitio de captura en las condiciones ambientales de luz y temperatura del sitio. Previo a las pruebas experimentales, se permitió que cada individuo se aclimatara en la jaula por 10-15 min durante los cuales no se alimentaron. Se consideró señal de aclimatación cuando el colibrí se posó sobre la percha y entonces se inició cada experimento.

Para el experimento 1 se emplearon 50 plantas de la especie *Penstemon roseus* con características de tamaño (~ 1 m) y floración (al menos 10 flores abiertas) similares. Las plantas se extrajeron del suelo, se trasplantaron a bolsas de polietileno y se mantuvieron en las condiciones ambientales naturales del sitio de estudio, 30 días antes de iniciarse los experimentos. Para el experimento 2 se utilizaron flores colectadas de las plantas antes mencionadas.

Experimento 1. Visitas a plantas. Localización o señales visuales. En este experimento los sujetos de estudio fueron 6 colibríes (3 hembras y 3 machos). Para determinar si los colibríes utilizan memoria de localización o señales visuales para regresar a flores previamente visitadas cuando forrajean en más de una planta, este experimento consistió en 2 fases:

Fase 1 (de entrenamiento). Se colocaron 2 plantas dentro de la jaula, con una distancia de separación de 80 cm entre plantas. Para controlar el número de flores ofrecidas, cada una de las plantas tuvo 4 flores abiertas (las restantes fueron desprendidas manualmente), a las cuales se les extrajo todo el néctar usando tubos capilares. Antes de cada prueba experimental, las 4 flores de 1 de las 2 plantas se llenaron con 100 µl de solución de sacarosa al 20% (en peso), (néctar o recompensa) y se marcaron en la base de la corola con etiquetas de color amarillo brillante (1×2 cm) a manera de señal visual. Las 4 flores de la otra planta no se marcaron ni se les agregó solución de sacarosa y se les designó flores distractoras o flores irrelevantes. Para cada prueba experimental, se introdujo un colibrí a la jaula y se registraron sus visitas por 15 minutos. Para cada individuo se consideró como 1), el número de flores visitadas en ambas plantas y como 2), el tiempo (minutos y segundos) en que el colibrí visitó cada flor. Al final de la primera fase el colibrí evaluado se extrajo sin manipulación directa (colocando al lado otra jaula vacía a la que se trasladó durante 5 minutos), antes de iniciar la siguiente fase. La cantidad de néctar utilizado en este experimento, tuvo la finalidad de mantener el estímulo durante el tiempo de la fase de entrenamiento.

Fase 2 (de retorno). Se disociaron las señales visuales de la localización previa de la recompensa; para ello, ambas plantas permanecieron en el mismo lugar dentro de la jaula, pero se extrajo el remanente de solución de sacarosa de las flores y las etiquetas se colocaron en las flores de la otra planta; después nuevamente se introdujo al colibrí en la jaula y se registraron sus visitas por 5 minutos más, siguiendo el protocolo arriba descrito.

Una vez completas las 2 fases, los colibríes evaluados se marcaron con un corte en la punta de la quinta pluma rectriz (para reconocerlos en caso de recaptura) y se liberaron.

Experimento 2. Visitas a flores en una planta. La habilidad de memorizar señales visuales y localizaciones de flores específicas cuando los colibríes visitaban una sola planta, fue evaluada a través de 2 tratamientos distintos. Sin embargo, para ambos tratamientos fue necesario eliminar la posible variación de las plantas utilizadas, con respecto al tamaño, vigor (apariencia saludable de la planta) o incluso el ángulo de inclinación. De esta manera, se decidió usar estacas verticales de madera de color verde (de 50 cm de longitud). En estas estacas fueron insertadas 4 flores de *P. roseus* sobre receptáculos individuales de agujas de jeringa. La distancia entre flores fue de 5 cm, y la primera se colocó a 20 cm del suelo. La estaca se clavó en el centro de la jaula experimental.

Tratamiento 1. Memoria de señales visuales. Con el fin de determinar la capacidad de los colibríes para asociar la recompensa de néctar con las señales visuales y utilizarlas posteriormente para guiar su forrajeo, una de las 4 flores insertadas en la estaca se llenó con 300 µl de solución de sacarosa al 20% para mantener un remanente de néctar en la flor recompensada que estimulara el regreso. Esta flor se marcó en la base de la corola con la misma señal visual descrita en el experimento 1. Las 3 flores restantes estuvieron vacías y sin marca (flores irrelevantes). En todos los experimentos la posición de la flor marcada y recompensada se asignó al azar.

Para este tratamiento se utilizaron 6 colibríes (5 machos y 1 hembra). Cada individuo se sometió a 4 pruebas. En una prueba, se introdujo un colibrí a la jaula provista de una estaca con flores y durante 5 minutos se registró el número de visitas que les hizo. Después de este tiempo, la estaca se retiró y se cambió de posición la flor marcada. El néctar remanente en esa flor se vació y nuevamente se rellenó con 300 µl para mantener el estímulo de recompensa asociado con la señal visual. Pasados 5 minutos, el arreglo se introdujo en la jaula y se repitió el protocolo de registro. Este método se repitió hasta completar 4 pruebas por individuo, después de lo cual el colibrí se marcó y se liberó.

Tratamiento 2. Memoria de localización. Para evaluar el uso de la memoria de localización por *S. platycercus* al guiar su forrajeo en flores individuales, se utilizaron 7 individuos

diferentes (4 hembras y 3 machos). Las estacas fueron idénticas a las del tratamiento 1, pero la flor con néctar no estuvo marcada y su posición fue constante; sin embargo, las flores se renovaron en las 4 pruebas para evitar que los rasgos de la flor con recompensa pudieran utilizarse como señal visual. El protocolo de rellenado de néctar entre pruebas, registro de visitas, marcaje y liberación de los colibríes evaluados fue el mismo que para el tratamiento 1.

Análisis de datos. En ambos experimentos, la variación en el porcentaje de visitas en la localización correcta o en las señales visuales se evaluó utilizando análisis de varianza de medidas repetidas (Zar, 1999). En el modelo, el tipo de flor visitada (localización, señal visual o flor irrelevante) fue tratado como factor fijo y el porcentaje de visitas en la fase 2 (experimento 1) o pruebas (experimento 2) fueron las medidas repetidas. Los datos se transformaron al arcoseno antes del análisis estadístico para establecer normalidad.

Para determinar el uso de la memoria de localización o de la señal visual en las primeras elecciones, se utilizó un análisis de chi-cuadrada. Se evaluaron los datos combinados de las 3 primeras visitas en el experimento 1 (fase 2) y la primera visita en las pruebas 2, 3 y 4 para el experimento 2 (ambos tratamientos) contra un modelo nulo, preferencias al azar (Zar, 1999).

Se utilizaron análisis de supervivencia, para estimar la probabilidad de visita de los colibríes en ambas fases del experimento 1, y el método no paramétrico de producto límite de Kaplan-Meier para el cálculo de la probabilidad de que los colibríes no hayan visitado una flor en la planta 5 minutos después de iniciar la observación y la prueba de Logrank (Mantel-Cox) para probar diferencias entre los tipos de flores (Muenchow, 1986). Todos los análisis estadísticos se hicieron mediante el programa StatView 5.0 (SAS Institute, 1998).

Resultados

Visitas a plantas. Localización o señales visuales. Los datos obtenidos en la primera fase del experimento 1 (entrenamiento) mostraron que los colibríes realizaron más visitas a las flores con la señal visual y recompensa ($80.7\% \pm 4.7$), que a las flores irrelevantes ($19.3\% \pm 4.7$). De igual manera, en la segunda fase (de retorno), los individuos realizaron más visitas a las flores en la localización previa de la recompensa ($67.5\% \pm 11.86$) que a las flores con la señal visual (antes irrelevantes) ($32.5\% \pm 11.86$), ($F_{1,10} = 15.94$, $p = 0.002$). Por ello, la intensidad de visita (el porcentaje total de visitas a las flores de las 2 plantas) en ambas fases fue similar ($F_{1,10} = 0.03$, $p = 0.857$). Igualmente, al comparar el porcentaje de visitas hechas en cada tipo de planta (en la localización correcta y flores irrelevantes)

entre fases, no se encontraron diferencias estadísticamente significativas ($F_{1,10} = 1.15$, $p = 0.307$) (Fig. 1).

Durante la segunda fase, la mayoría de los colibríes realizaron las 3 primeras visitas a la planta en la localización previa del néctar y no en la planta con las señales visuales ($\chi^2_{0.05,1} = 3.84$, $p < 0.008$). En la primera y segunda visitas, 5 de los 6 colibríes evaluados eligieron en su primera visita la planta con la localización previa del néctar. En la tercera visita, 4 colibríes visitaron la localización previa del néctar, uno visitó la planta con las señales visuales y un colibrí dejó de visitar las plantas y se perchó hasta el final de la fase 2 (Fig. 2). Las visitas 2 y 3 en la planta con señales visuales fueron hechas por el mismo colibrí.

Las curvas de probabilidad de visita de los colibríes en las 2 fases experimentales no mostraron diferencias significativas (Fig. 3). En la fase 1, las flores con néctar marcadas con señales visuales tuvieron la misma probabilidad de ser visitadas por los colibríes que las flores irrelevantes (Logrank (Mantel-Cox): $\chi^2 = 2.71$, $g.l. = 1$, $p = 0.099$). De la misma manera, en la fase 2, cuando las señales visuales se cambiaron a la otra planta, no se encontraron diferencias en la probabilidad de visita a las flores de ambas plantas (Logrank (Mantel-Cox): $\chi^2 = 0.094$, $g.l. = 1$, $p = 0.759$).

Visitas a flores en una planta. Cuando los colibríes forrajearon en un arreglo donde sólo 1 de las flores contuvo néctar, estuvo marcada con una señal visual y en posición variable durante 4 pruebas (experimento 2, tratamiento 1), la mayoría de las visitas las recibió esa flor ($F_{1,30} = 17.28$, $p = 0.002$). Este patrón de visita se repitió a lo largo de las pruebas, sin generar diferencias significativas entre pruebas ($F_{3,30} = 0.401$, $p = 0.753$). Se encontraron diferencias significativas en la proporción de visitas en cada tipo de flor (con señal visual y flores irrelevantes) entre pruebas ($F_{3,30} = 7.49$, $p = 0.007$; Fig. 4). En todos los periodos entre pruebas se verificó remanente de néctar.

Por otro lado, la flor con la señal visual no fue inicialmente elegida en la primera visita de los colibríes en las pruebas 2, 3 y 4 ($\chi^2_{0.05,2} = 5.99$, $p = 0.644$). Este comportamiento sugiere que al inicio de cada prueba los colibríes buscaron recompensa en todas las flores del arreglo, pero subsecuentemente usaron la señal visual para dirigir sus visitas hacia la flor que la contenía (Fig. 5).

En el tratamiento 2, cuando sólo una flor contuvo recompensa en el arreglo, pero su posición fue la misma en pruebas subsecuentes, los colibríes visitaron con mayor frecuencia a las flores en la localización de la recompensa que a las flores irrelevantes ($F_{1,36} = 11.91$, $p = 0.004$) y no hubo variación estadística de este patrón entre pruebas ($F_{3,36} = 0.112$, $p = 0.952$). La proporción de visitas en cada tipo de flor por prueba presentó variación significativa ($F_{3,36} = 4.223$, $p = 0.011$) (Fig. 4). Nuevamente, se con-

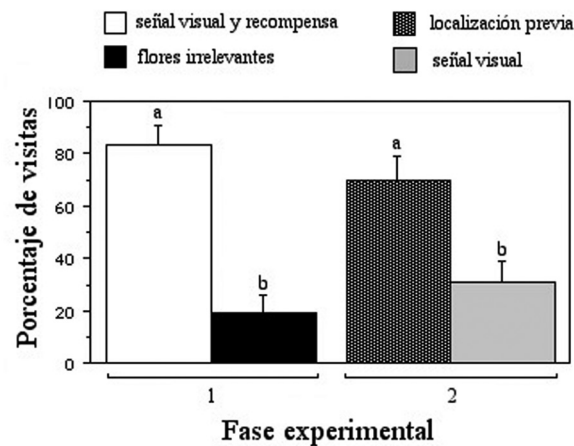


Figura 1. El porcentaje de visitas realizadas por 6 colibríes a cada tipo de flor en ambas fases del experimento 1. Los valores representan promedios y errores estándar (máximo= 100%). Superíndices diferentes representan diferencias significativas entre grupos (ANDEVA de medidas repetidas; $p > 0.05$).

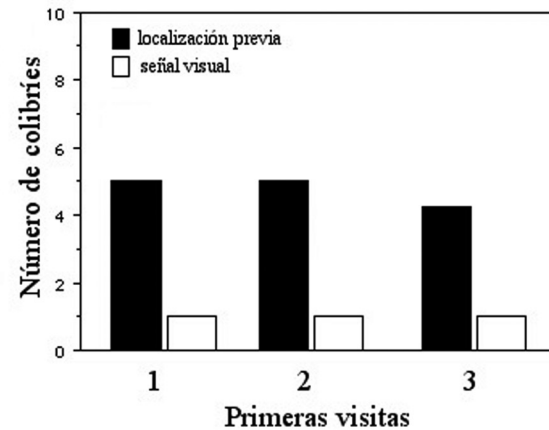


Figura 2. Las primeras 3 visitas realizadas por 6 colibríes a flores con señal visual (fase 1) y a flores ubicadas en la localización previa de la recompensa (fase 2) en el experimento 1.

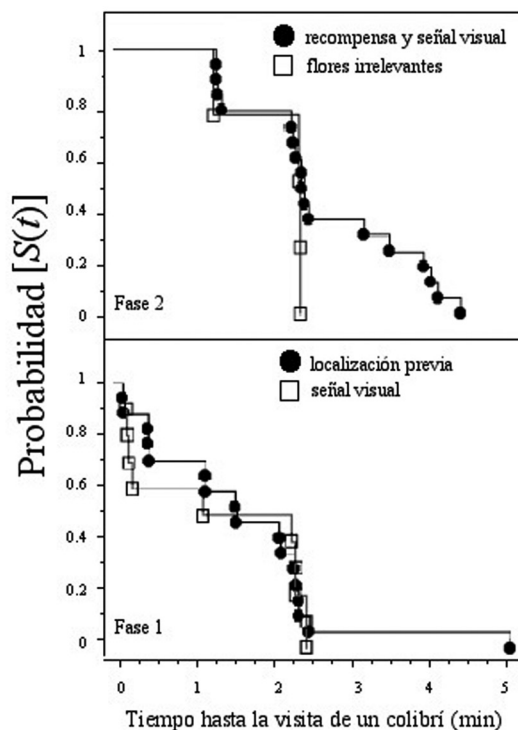


Figura 3. Comparación de la probabilidad de visita en la fase 1 (flores con señal visual con néctar y flores irrelevantes) y fase 2 (flores en localización previa sin néctar y flores con señal visual; experimento 1) durante un periodo de observación de 5 min. La abreviatura $S(t)$ en el eje Y es la probabilidad de que un colibrí aún no haya visitado una flor.

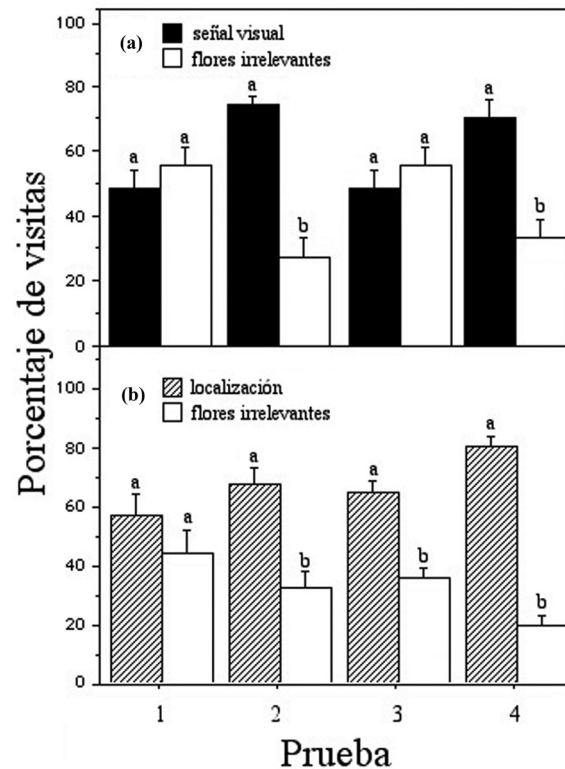


Figura 4. Porcentaje de visitas de los colibríes en los tratamientos 1 (señal visual [a]) y 2 (localización [b]) en 4 pruebas (exp. 2). Los valores corresponden a promedios \pm y errores estándar (máximo= 100%). Superíndices diferentes indican diferencias (ANDEVA de medidas repetidas; $p > 0.05$).

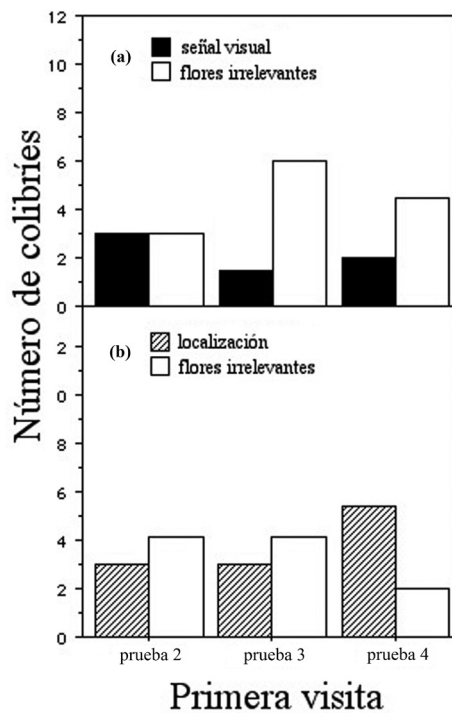


Figura 5. Primera visita registrada en cada prueba (exp.2) del tratamiento 1 (señal visual) y tratamiento 2 (localización).

firmó que la flor no fue vaciada en su totalidad en los 3 periodos entre pruebas.

No obstante, al analizar la primera visita de las pruebas 2, 3 y 4 no se encontraron diferencias en la cantidad de individuos que dirigieron su primera visita a la localización de la flor con recompensa y a flores irrelevantes ($\chi^2_{0.05, 2} = 5.99$, $p = 0.509$; Fig. 5). Los colibríes usaron un patrón de visitas similar al del tratamiento 1 antes de utilizar el recuerdo de la localización de la flor con recompensa.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio muestran que los individuos de *S. platycercus* pueden utilizar la memoria de localización y las señales visuales, dependiendo de la escala espacial en la que el comportamiento de forrajeo se evalúe. De esta manera, los datos sugieren que cuando los colibríes forrajean entre 2 plantas, prefieren regresar a las plantas en las que previamente hallaron néctar de las cuales recuerdan su localización (experimento 1, fase 2); pero cuando forrajean en las flores individuales de una sola planta, pueden usar con eficiencia similar una señal visual o la memoria de localización para discernir entre flores con néctar y flores irrelevantes (experimento 2, tratamiento 1 y tratamiento 2).

El hallazgo de que los colibríes pongan mayor atención a la localización que a las señales visuales cuando forrajean en 2 plantas (experimento 1) es un comportamiento demostrado previamente en otros experimentos de memoria espacial en laboratorio y en campo, especialmente con la especie *Selasphorus rufus* (Cole et al., 1982, Hurly y Healy, 1996; Healy y Hurly, 1998; Henderson et al., 2001; Healy y Hurly, 2003; véase también *Sephanoides sephaniodes* en González-Gómez y Vázquez, 2006). Dichos experimentos sugieren que la preferencia a responder señales espaciales por sobre señales visuales cuando los colibríes forrajean en más de una planta (arreglo artificial o bebedero), es probablemente la expresión de la señal que normalmente usan durante el forrajeo. La preferencia por regresar a sitios de alimento asociados a señales espaciales de localización también se ha observado en aves almacenadoras de alimento, como córvidos y páridos (Bossemma, 1979; Balda y Kamil, 1989; Sherry, 1989), lo que revela que los colibríes pueden recordar información sobre la localización tan bien como el contenido del néctar en los sitios de forrajeo.

Los resultados obtenidos en el experimento 2 sugieren, por un lado, que los colibríes cuando forrajean en flores dentro de una sola planta se comportan como aves no almacenadoras y tienden a regresar frecuentemente a los sitios con la señal visual correcta (reforzada con una recompensa de néctar); por otro lado, tienden a recordar la localización de flores individuales. De esta manera, los colibríes pueden usar señales espaciales particulares (como la señal visual) o globales (como la localización), así como utilizar la información obtenida en visitas previas (Pyke, 1978a; Wolf y Hainsworth, 1990) y no el uso automático de un atrayente visual o reglas de decisión simples, como se ha descrito para abejas, abejorros y avispa (Pyke, 1978b; Corbet et al., 1981; Heinrich, 1983).

En este trabajo fue necesario considerar la cantidad del néctar como estímulo primario que desencadena el uso de las señales espaciales, en ambos experimentos se utilizó una cantidad excesiva (exp. 1 400 μ l, 100 μ l por flor; exp. 2 300 μ l en una flor) para mantener el incentivo de retorno, que los colibríes asociaron a la señal visual o a la localización de la fuente de alimento. En un experimento similar con flores artificiales (Hurly y Healy, 1996) se utilizaron hasta 600 μ l para provocar el mismo efecto.

Tal como sugieren Hurly y Healy (1996), la preferencia en colibríes por atender o recordar la localización de las flores más que su color no parece sorprendente, debido a que los territorios de los colibríes contienen muchas flores de la misma especie. En consecuencia, sería ventajoso para un colibrí recordar qué flores de esa especie ha vaciado recientemente y evitarlas hasta que vuelvan a llenarse. Sin embargo, esto puede ser completamente diferente en

ambientes más complejos, como los neotrópicos, donde numerosas especies de plantas florecen sincrónicamente, y es muy probable que un territorio contenga especies de plantas con flores de colores diferentes. Asimismo, las flores de una gran diversidad de plantas cambian de color con la edad (y sus volúmenes de néctar disminuyen). La presión selectiva en los colibríes para recordar localizaciones o señales visuales de muchas flores puede estar relacionada con las diferencias en las circunstancias ecológicas a las que se enfrentan.

En resumen, los resultados de ese estudio sugieren que los colibríes *S. platycercus* pueden atender o recordar señales espaciales globales cuando forrajeen en más de una planta, pero pueden utilizar señales visuales estrechamente relacionadas con la flor cuando visitan una planta solitaria. Los datos del experimento 1 apoyan la afirmación de Hurly (1996) acerca de que los colibríes no sólo recuerdan la localización de las flores sino también sus contenidos, pero como se muestra en este estudio, eso puede depender de la escala espacial en la que su forrajeo sea evaluado.

Agradecimientos

A María Cristina Tello y Andrés Germán, por su apoyo en el trabajo de campo; al personal técnico de la Estación Científica La Malinche, Tlaxcala, por el acceso a las instalaciones y a los revisores por sus valiosos comentarios. Este trabajo fue apoyado por una beca del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, México (Núm. 45914) otorgada a Guillermo Pérez.

Literatura citada

- Balda, R. P. y A. C. Kamil. 1989. A comparative study of cache recovery by three corvid species. *Animal Behaviour* 38:486-495.
- Bené, F. 1945. The role of learning in the feeding behavior of black-chinned hummingbirds. *Condor* 47:3-21.
- Bossemma, I. 1979. Jays and oaks: an eco-ethological study of a symbiosis. *Behaviour* 70:1-117.
- Brown, G. S. y C. L. Gass. 1993. Spatial association learning by hummingbirds. *Animal Behaviour* 46:487-497.
- Brown, G. S. 1994. Spatial association learning by rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): effects of relative spacing among stimuli. *Journal of Comparative Psychology* 108:29-35.
- Cole, S., F. R. Hainsworth, A. C. Kamil, T. Mercier y L. L. Wolf. 1982. Spatial learning as an adaptation in hummingbirds. *Science* 217:655-657.
- Corbet, S. A., I. Cuthill, M. Fallows, T. Harrison y G. Hartley. 1981. Why do nectar-foraging bees and wasps work upward on inflorescences? *Oecologia* 51:79-83.
- Feinsinger, P. y R. K. Colwell. 1978. Community organization among neotropical nectar-feeding birds. *American Zoologist* 18:779-795.
- Garrison, J. S. E. y C. L. Gass. 1999. Response of a traplining hummingbird to changes in nectar availability. *Behavioral Ecology* 10:714-725.
- Gass, C. L. y R. D. Montgomerie. 1981. Hummingbird foraging behavior: decision making and energy regulation. In *Foraging behavior: ecological, ethological, and psychological approaches*, A. C. Kamil y T. D. Sargent (eds.). Garland, New York. p. 159-194.
- Gass, C. L. y G. D. Sutherland. 1985. Specialization by territorial hummingbirds on experimentally enriched patches of flowers: energetic profitability and learning. *Canadian Journal of Zoology* 63:2125-2133.
- Gass, C., M. Romich y R. Suárez. 1999. Energetics of hummingbird foraging at low ambient temperature. *Canadian Journal of Zoology* 77:314-320.
- George, M. W. 1980. Hummingbird foraging behavior at *Malvaviscus arboreus* var. *Drummondii*. *Auk* 97:790-794.
- González-Gómez, P. L. y R. A. Vásquez. 2006. A field study of spatial memory in Green backed firecrown hummingbirds (*Sephanoides sephanioides*). *Ethology* 112:790-795.
- Grant, V. y E. J. Temeles. 1992. Foraging ability of rufous hummingbirds on hummingbird flowers and hawkmoth flowers. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 89:9400-9404.
- Healy, S. D. y T. A. Hurly. 1995. Spatial memory in rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*): a field test. *Animal Learning and Behaviour* 23:63-68.
- Healy, S. D. y T. A. Hurly. 1998. Rufous hummingbirds' (*Selasphorus rufus*) memory for flowers: patterns or actual spatial locations? *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 24:396-404.
- Healy, S. D. y T. A. Hurly. 2001. Foraging and spatial learning in hummingbirds. In *Cognitive ecology of pollination: animal behavior and floral evolution*, L. Chittka y J. D. Thomson (eds.). Cambridge University Press. p. 128-147.
- Healy, S. D. y T. A. Hurly. 2003. Cognitive ecology: foraging in hummingbirds as a model system. *Advances in the Study of Behavior* 32:325-359.
- Heinrich, B. 1983. Do bumblebees forage optimally, and does it matter? *American Zoologist* 23:273-281.
- Henderson, J., T. A. Hurly y S. D. Healy. 2001. Rufous hummingbirds' memory for flower location. *Animal Behaviour* 61:981-986.
- Hurly, T. A. 1996. Spatial memory in rufous hummingbirds: memory for rewarded and non-rewarded sites. *Animal Behaviour* 51:177-183.
- Hurly, T. A. y S. D. Healy. 1996. Memory for flowers in rufous hummingbirds: location or local visual cues? *Animal Behaviour* 51:1149-1157.

- Hurly, T. A. y S. D. Healy. 2002. Cue learning by rufous hummingbirds (*Selasphorus rufus*). *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes* 28:20-23.
- Irwin, R. 2000. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. *Oikos* 91:499-506.
- Lara, C. 2006. Temporal dynamics of flower use by hummingbirds in a temperate forest in México. *Ecoscience* 13:23-29.
- Lara, C. y J. F. Ornelas. 2008. Pollination ecology of *Penstemon roseus* (Plantaginaceae), an endemic perennial shifted toward hummingbird specialization? *Plant Systematics and Evolution* 271:223-237.
- Lara, C., K. Lumbreras y M. González. 2009. Niche partitioning among hummingbirds foraging on *Penstemon roseus* (Plantaginaceae) in central Mexico. *Ornitología Neotropical* 20:73-83.
- Melendez-Ackerman, E., D. R. Campbell y N. M. Waser. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78:2532-2541.
- Miller, R. S. y R. E. Miller. 1971. Feeding activity and color preference of ruby-throated hummingbirds. *Condor* 73:309-313.
- Miller, R. S., S. Tamm, G. D. Sutherland y C. L. Gass. 1985. Cues for orientation in hummingbird foraging: color and position. *Canadian Journal of Zoology* 63:18-21.
- Muenchow, G. 1986. Ecological use of failure time analysis. *Ecology* 67:246-250.
- Pyke, G. H. 1978a. Optimal foraging in hummingbirds: testing the marginal value theorem. *American Zoologist* 18:739-752.
- Pyke, G. H. 1978b. Optimal foraging: movement patterns of bumblebees between inflorescences. *Theoretical Population Biology* 13:72-98.
- Schuchmann, K. L. 1999. Family Trochilidae (Hummingbirds). *In* Handbook of the birds of the world, vol. 5., J. del Hoyo, A. Elliott y J. Sargatal (eds.). Lynx, Barcelona. p. 468-680.
- Stiles, F. G. 1976. Taste preferences, color preferences, and flower choice in hummingbirds. *Condor* 78:10-26.
- Sutherland, G. D. y C. L. Gass. 1995. Learning and remembering of spatial patterns by hummingbirds. *Animal Behavior* 50:1273-1286.
- Sherry, D. F. 1985. Food storage by birds and mammals. *Advances in the Study of Behavior* 15: 153-188.
- Williamson, S. L. 2001. A field guide to hummingbirds of North America. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 280 p.
- Wolf, L. L. y F. R. Hainsworth. 1990. Non random foraging by hummingbirds: patterns of movement between *Ipomopsis aggregata* (Pursch.) V. Grant inflorescences. *Functional Ecology* 4:149-157.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis, cuarta edición. Prentice Hall, New Jersey. 662 p.



Hummingbirds and the plants they visit in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico

Colibríes y las plantas que visitan en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México

Raúl Ortiz-Pulido^{1,2✉}, S. Anaíd Díaz^{1,3}, Oscar I. Valle-Díaz^{1,4} and Ana D. Fisher^{1,5}

¹Departamento de Química y Biología, Universidad de las Américas-Puebla, Ex hacienda Sta Catarina Mártir s/n, 72810 Cholula, Puebla, México.

²Current address: Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Apartado postal 69, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

³Current address: School of Biological Sciences, University of Bristol, Woodland Road, Bristol, BS8 1UG, UK.

⁴Current address: Club de aves Nycticorax, 2ª Cerrada de Mercurio #13, Col. Jardines de Cuernavaca, 62360 Cuernavaca, Morelos, México.

⁵Current address: Udall Center for Studies in Public Policy, University of Arizona, 803 East First St. Tucson, AZ 85719, USA.

✉ raulortizpulido@yahoo.com

Abstract. We describe the relative abundance, plant species visited, and plant communities used by hummingbird species inhabiting the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, a semiarid area in South-central Mexico. We recorded 14 hummingbird species and 35 plant species distributed in 4 plant communities during our study. We found 86 different hummingbird-plant interactions. *Amazilia violiceps* and *Cynanthus latirostris* were the most common hummingbirds, while *C. latirostris*, *A. violiceps*, and *Cynanthus sordidus* were the hummingbirds that visited more plant species. Hummingbirds were distributed differentially between plant communities inside the reserve, with 12 species being present in the arboreal plant community of the lowlands, 11 both in cactus forest and perennial spine shrub plants, and 6 in perennial unarmed shrub plants. *Cercidium praecox* (Fabaceae) was the plant species with the highest number of visiting hummingbird species (10 species). Cactus forest and perennial spine shrub plants were the plant communities with largest number of possible interactions (57 and 51, respectively). The mean connectance value of the interaction matrix was similar between plant communities (near to 22%), but lower than those reported previously in other places. In the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve the hummingbird-plant interaction system will be preserved if the hummingbirds *C. latirostris*, *A. violiceps*, *C. sordidus*, and *L. clemenciae*, and the plants *C. praecox*, *I. arborescens*, *E. chiotilla*, and *N. glauca*, are protected.

Key words: hummingbird-plant interaction, Puebla-Oaxaca, Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, ornithophilous flowers.

Resumen. Describimos la abundancia relativa, especies de plantas visitadas y tipos de vegetación utilizados por los colibríes de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, México. Durante nuestro estudio registramos 14 especies de colibríes y 35 especies de plantas utilizadas por ellos dentro de cuatro tipos de vegetación, representando 86 diferentes interacciones colibrí-planta. *Amazilia violiceps* y *Cynanthus latirostris* fueron los colibríes más comunes, mientras que *C. latirostris*, *A. violiceps* y *Cynanthus sordidus* fueron las especies que visitaron a un mayor número de especies de plantas. Los colibríes estuvieron distribuidos diferencialmente entre los tipos de vegetación, con 12 especies presentes en la comunidad de plantas arbóreas de tierras bajas, 11 tanto en los bosques de cactus como en la comunidad de plantas perennes arbustivas espinosas, y seis en la comunidad de plantas arbustivas perennes no espinosas. *Cercidium praecox* (Fabaceae) fue la especie con mayor número de especies de colibríes visitantes (10 especies). Las comunidades de bosque de cactus y plantas perennes arbustivas espinosas tuvieron los números más altos de posibles interacciones (57 y 51, respectivamente). El valor de conectancia de las matrices de interacciones fue similar entre las cuatro comunidades de plantas (cerca al 22%), pero más bajo que lo reportado previamente a nivel mundial. En la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán el sistema de interacción colibrí-planta puede ser conservado si se protegen las especies de colibríes *C. latirostris*, *A. violiceps*, *C. sordidus* y *L. clemenciae*, y las de plantas *C. praecox*, *I. arborescens*, *E. chiotilla* y *N. glauca*.

Palabras clave: interacción colibrí-planta, Puebla-Oaxaca, Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, flores ornitofílicas.

Introduction

The distribution and ecology of hummingbird species inhabiting dry habitats are not fully understood (e.g. Ornelas and Arizmendi, 1995). Particularly, there is limited information regarding which plant species are used by these hummingbirds (but see Villada, 1873; Wolf, 1970; Baltosser, 1989; Arizmendi and Ornelas, 1990; Ornelas et al., 2002; Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008). A better understanding of hummingbird communities in semiarid zones can be useful in planning conservation strategies to maintain hummingbirds and the ecological services they provide, such as pollination. This is even more important under the conservation problems faced associated with land use change, and the different predictions of global warming scenarios (Sekercioglu et al., 2004; Díaz-Valenzuela and Ortiz-Pulido, 2011), where we expect and increase in aridity in large areas of Mexico.

Currently, hummingbirds, as a group, are not considered endangered. However, changes in food availability and negative human effects, such as destruction of habitat, could threaten their survival (CITES, 2000; Sekercioglu et al., 2004). Data from Sekercioglu et al. (2004) suggests that, if the actual tendencies are maintained, 15% of the current hummingbird species could be extinct in the next century. Since many nectarivorous bird species affect plant populations and community dynamics, a reduction in their abundances could result in an increase in plant extinction risk. Thus, the extinction of nectarivorous birds may eliminate many established mutualisms between plants and birds (Sekercioglu et al., 2004).

A useful way to understand community hummingbird-plant interactions is to study the relationship through connectance and mutualistic networks. Connectance is a measure that helps to determine the relationship established in a community between 2 groups of species (Jordano, 1987). It has been used to describe patterns in several pollination systems around the world (e.g. Jordano, 1987). Mutualist networks are a way to represent, with graphs (draws) or equations, the established relationships between pairs of species in a community (e.g. Bascompte et al., 2006). Even though there are several studies where the connectance has been determined for hummingbird-plant systems, to the best of our knowledge, there is not a single study relating connectance and hummingbird-plant mutualistic networks of several plant communities located within a dry landscape.

The hummingbird species present in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve (RBTC), Mexico, which is a semiarid region, along with the identity and seasonality of plants used by them throughout the year is only partially known (e.g., Ornelas et al., 2002; Arizmendi and

Valiente-Banuet, 2006). Different authors have published information on hummingbird and cactacean pollination from this region (hummingbirds: Arizmendi and Espinosa de los Monteros, 1996; Peterson et al., 2003; Arizmendi and Valiente-Banuet, 2006; Vázquez et al., 2009; cactacean: Valiente-Banuet et al., 1996, 1997; Casas et al., 1999; Ornelas et al., 2002; Otero-Araiz et al., 2003; Oaxaca-Villa et al., 2006). These studies report the presence of 9 hummingbird species (*Cynanthus sordidus*, *C. latirostris*, *Amazilia violiceps*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Calothorax lucifer*, *C. pulcher*, *Archilochus colubris*, and *Atthis eloisa*) in 3 of the 6 plant communities present in the RBTC (called plant groups by Valiente-Banuet et al., 2000). However, a review of the literature of the birds of Mexico and Central America (Howell and Webb, 1995) and the RBTC surrounding areas (Binford, 1989; Forcey, 2002) suggest the existence of 12-14 species in the RBTC. Besides, it is unknown the connectance values that exist for the hummingbird-plant mutualistic networks in this important arid region of Mexico.

In this study, we describe hummingbird species richness and the plants they visit in 4 plant communities of the RBTC. Our objectives are: 1) to describe how hummingbirds use these 4 plant communities, 2) to report the plant species visited by them in this semiarid zone of central Mexico, and (c) to describe the hummingbird-plant mutualist networks of this region, by using the connectance value and mutualistic network graphs.

Material and methods

The RBTC is located in the States of Puebla and Oaxaca in central Mexico (17°48'-18°56' N, 97°03'-97°43' W, 545-2 950 m asl; INE, 1999; Fig. 1). It is a large reserve (490 186 ha), that mainly protects semiarid habitats (Gobierno de Mexico, 1998). More than 2 750 plant species had been described in the area and nearly 30% of them are endemic to the RBTC (Villaseñor et al., 1990).

The vegetation diversity present within the RBTC has been systematized into 6 plant communities ("plant groups" *sensu* Valiente-Banuet et al., 2000): cactus forest (CF), arboreal plants of the lowlands (APLL; <2 100 m asl), perennial spine shrub plants (PSSP), perennial non-spiny (unarmed) shrub plants (PUSP), arboreal plants and shrubs associated with perennial rivers (ASPR), and arboreal plants of the highlands (APHL). Details on the plant communities can be reviewed in Arriaga et al. (2000) and Valiente-Banuet et al. (2000). For our study, we only considered plant communities with a climate that can be described mainly as semiarid (CF, APLL, PSSP and PUSP; INEGI, 1998a).

Fieldwork was conducted from February 2001 to February 2002 at 14 sites (Fig. 1). All sites were selected

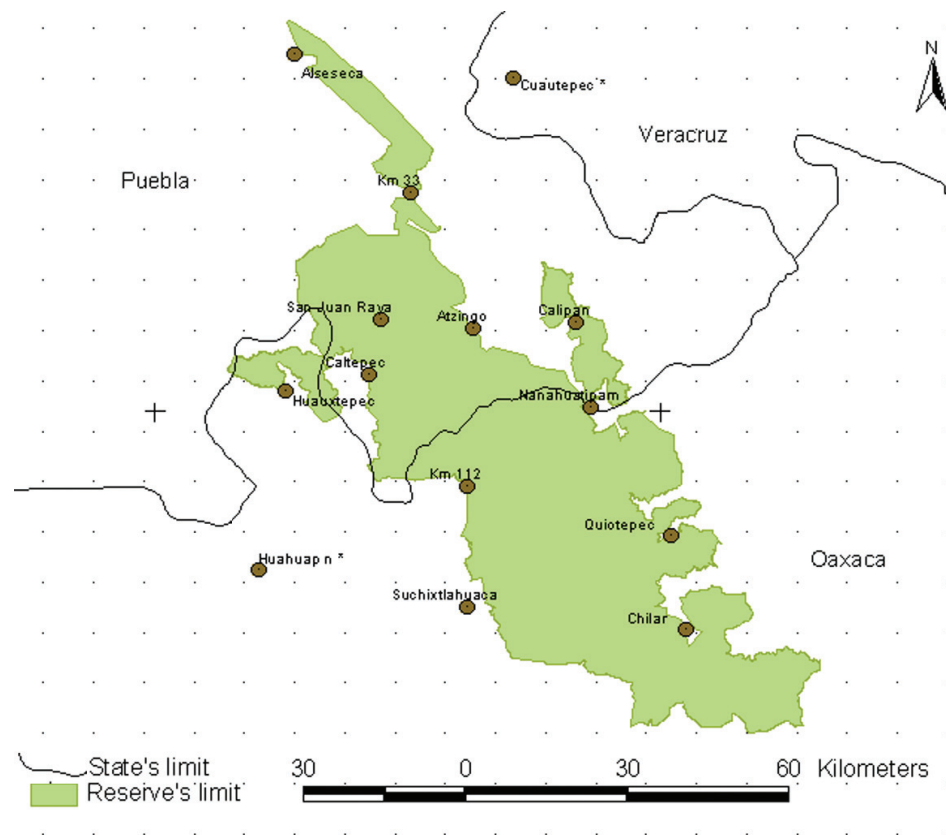


Figure 1. Sites monitored in or near to the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve in Mexico. Small circles mark sites visited during this study.

randomly from a pool of accessible sites of each of the plant communities using a map (scale 1:250,000; INEGI, 1998b) and a table of random numbers. All the sites were ≥ 15 km apart. Four sites were sampled from each plant community, except for PUSP, which had only 2 sampling sites. It was not possible to reach more sites of this plant community due to inaccessibility problems in the field. The name of each site, location, altitude, and dominant plant association are listed in Table 1. Plant communities and dominant plant species were determined following Valiente-Banuet et al. (2000). Each site was sampled monthly or bimonthly due to weather conditions, combined with rough topography, and lack of roads, affected the access to some of the sites during some seasons or months.

To identify hummingbird species and determine their relative abundances, a technique described by Emlen (1971) was followed, and it was modified by Ortiz-Pulido and Diaz (2001). Briefly, one observer counted hummingbirds along a 2 km x 40 m transect at a rate of 1 km/hr at each site, paying particular attention to flower clusters with ornithophilous characteristics (tube shape and bright colors; Johnsgard, 1997). Transects at each site were

established using existing animal or human paths. Three different observers (ROP, OIVI, and ADFL) identified the hummingbirds during this study, recording only visual sightings of hummingbirds that visited flowers or were observed perched inside the transects area. Observers standardized their hummingbird field identification abilities by conducting 3 months of training previous to the study. Due to the difficulties of identifying females in the field, we report only hummingbird species for which males were observed. Transects were sampled within 6 hrs of sunrise. We registered monthly information on hummingbird species and the number of individuals. Occasionally, we used mist nets, to capture secretive species. The names of the species reported follows the American Ornithologists' Union Checklist (1998) and posterior modifications (American Ornithologists' Union, 2009). Hummingbird relative abundance (taking into account only visual records) was estimated following Ortiz-Pulido et al. (2010) methods. Briefly, we adjusted the fieldwork effort (170 hrs of sampling effort in the transects) to a standardized sampling effort (SSE), which takes into account 100 hrs of observation or 400 ha

Table 1. Characteristics of the 14 sites sampled in the RBTC, México

Site	Altitude (m asl)	Plant community ¹	Dominant plant association (sensu Valiente-Banuet et al., 2000)	Mean annual precipitation (mm)	Mean annual temperature (°C)
Chilar	660	CF	<i>Escontria chiotilla</i> Jiotillal	400-500	22-24
Quiotepec	630	CF	<i>Pachycereus weberi</i> Cardonal	400-500	22-24
Nanahuatipam	810	PSSP	Shrubs with lateral thorns	300-400	26-28
Calipan	1200	CF	<i>Pachycereus weberi</i> Cardonal	400-500	22-24
Atzingo	1260	PSSP	Shrubs with lateral thorns	400-500	20-22
San Juan Raya	1560	PSSP	Shrubs with lateral thorns	600-700	18-20
Km 33	1745	APLL	Izotal ²	400-500	18-20
Huauztepec	1800	CF	<i>Escontria chiotilla</i> Jiotillal	700-800	16-18
Suchixtlahuaca	2010	PUSP	Perennifolial sclerophilous shrubs (mexical)	600-700	20-22
Km 112	2040	PUSP	Perennifolial sclerophilous shrubs (mexical)	400-500	22-24
Alseseca	2100	APLL	Izotal ²	400-500	16-18
Caltepec	2190	PSSP	Shrubs with lateral thorns	400-500	18-20
Cuautepec *	1900	APLL	Tropical dry forest	500-600	18-20
Huajuapán *	1600	APLL	Tropical dry forest	600-700	18-20

¹«Plant group» sensu Valiente-Banuet et al. 2000. CF= cactus forest, APLL= arboreal plants of the lowlands, PSSP= perennial spine shrub plants, and PUSP= perennial unarmed shrub plants. *Places visited only one time.

²Valiente-Banuet et al. (2000) reported a dominant species in this type of plant community, but the site sampled was located in a perturbed area, so we could not determine a dominant plant species.

sampled. Following this criteria, species were classified as: rare if they were recorded <3.5 times per SSE, common if they were recorded between 3.5 to 21.9 times at SSE, and abundant if they were recorded >22 times at SSE. The limit values between abundance categories used here (i.e. 3.5 and 21.9 records) reflect the common abundance distribution of the species in communities (Tokeshi, 1993; Begon et al., 2006); this distribution appears when the the percentage of rare, common, and abundant species in bird communities is considered (see details in Ortiz-Pulido et al., 2010).

Using the hummingbird records per species per site, the expected RBTC hummingbird richness with the program Estimates (Colwell, 2005) was determined. To do this we used Chao2 and 1st order Jackknife richness index. These indexes had been suggested as good estimators of species richness in several global reviews (Colwell and Coddington, 1994; Walther and Morand, 1998; Walther and Moore, 2005).

Additionally, to document the highest number of hummingbird-plant interactions we conducted focal observations of flowering plants. Focal observations on plants species were done monthly in every site sampled, with at least 1 hr of observation on groups of flowering plants per site (n= 14 sites), so a plant species located in several sites by several months had more time of observation than a plant located in only 1 site 1 month.

The distribution of hummingbirds species in each plant community was assessed by taking into account our data, and literature reports of previous studies conducted in the

RBTC (Arizmendi and Espinosa de los Monteros, 1996; Valiente-Banuet et al., 1996, 1997; Casas et al., 1999; Ornelas et al., 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003; Peterson et al., 2003; Arizmendi and Valiente-Banuet, 2006; Oaxaca-Villa et al., 2006; Vázquez et al., 2009). We did not consider studies outside the RBTC (e.g. Forcey, 2002; Grosselet and Burcsu, 2005), or those conducted inside the reserve in plant communities not considered in this study (e.g. Binford, 1989).

At each site, we collected herbarium specimens of the flowering plants visited by hummingbirds, and recorded the corolla color, one of the main signals used to select flowers by hummingbirds (Johnsgard, 1997). All the plant specimens were deposited in the herbarium of the Universidad de las Americas-Puebla. Scientific names of plant species follow nomenclature established by the nomenclatural data base VAST (Missouri Botanical Garden, 2005). We only considered plant species in which we registered hummingbird visits. We consider a “visit” when a hummingbird introduced its bill into the flower. Plant visits were recorded both during our visits along the transects, or during focal observations.

Using transect and focal observations we built a qualitative interaction matrix (sensu Jordano, 1987), where, for the entire reserve, the identity of a pair of interacting species was indicated. We extrapolated the information contained in this interaction matrix to every plant community studied. In this way we calculated the connectance value (C) and elaborated the interaction mutualistic network (graphs) by plant community.

Table 2. Relative abundance of hummingbirds per plant community, as defined in Table 1, in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico, at 2001-2002

Species	Relative abundance	Total	CF	Records APLL	PSSP	PUSP
<i>Colibri thalassinus</i> *	Rare	1				1
<i>Cynanthus sordidus</i>	Common	22	3	#	17	2
<i>Cynanthus latirostris</i>	Common	27	4	4	19	
<i>Hylocharis leucotis</i>	Rare	5	2	2	1	
<i>Amazilia tzacatl</i>	Common	11	1	3		7
<i>Amazilia violiceps</i>	Abundant	37	6	5	8	18
<i>Amazilia viridifrons</i>	Common	16	2	1	3	10
<i>Eugenes fulgens</i>	Common	15	8	5	#	2
<i>Lampornis clemenciae</i>	Common	15	5	1	9	
<i>Calothorax</i> sp. (<i>C. lucifer</i> + <i>C. pulcher</i>)	Common	14		4	10	
<i>Calothorax lucifer</i>			#	R	#	
<i>Calothorax pulcher</i>			#	R #	R #	
<i>Archilochus colubris</i>	Rare	3	1	#	2	
<i>Atthis eloisa</i> #				#		
<i>Selasphorus platycercus</i>	Rare	4			4	

*= Species captured in mist nests; R species sighted; #= species reported by other authors (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997; Casas et al., 1999; Ornelas et al., 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003).

Connectance value is defined as $C = 100 \times I / (A \times P)$, where I is the total number of interactions recorded by plant community, and A and P is the number of animals and plant species recorded by plant community (sensu Jordano, 1987). The graphs were constructed taking into account the hummingbirds and plants species present in each plant community.

Results

We recorded 12 species of hummingbirds (*Cynanthus sordidus*, *C. latirostris*, *Hylocharis leucotis*, *Amazilia tzacatl*, *A. violiceps*, *A. viridifrons*, *Lampornis clemenciae*, *Eugenes fulgens*, *Calothorax lucifer*, *C. pulcher*, *Archilochus colubris*, and *Selasphorus platycercus*) in a total of 170 hummingbird sightings within the transects. One more species (*Colibri thalassinus*) was captured using mist-nets, and another one (*Atthis eloisa*) was reported by another study (Table 2). Using the data from the transects, the total expected number of hummingbirds species for the RBTC was 12.5 ± 1.2 (mean ± 1 sd; Chao2 index) or 13.8 ± 1.2 (Jackknife index). This indicates that our study represents a good sampling effort of the study area. The species with the highest number of records were *A. violiceps* (37) and *C. latirostris* (27) (Table 2); and the ones with the least number of observations were *A. colubris*, *S. platycercus*, and *H. leucotis*.

When we added literature records to our dataset (Table 3) we detected that 12 hummingbird species are reported for the APLL, 11 both in both CF and PSSP communities, and 6 in the PUSP community (Table 2). *Cynanthus*

sordidus, *A. violiceps*, *A. viridifrons*, and *E. fulgens* are distributed in the 4 plant communities studied, while *C. thalassinus*, *A. eloisa*, and *S. platycercus* were present in only one of them (Table 3).

We recorded 32 plant species visited by hummingbirds; additionally 3 other plant species were reported by other authors (Table 4). These species represented 21 genera, distributed in 14 families. The family with the highest number of species recorded was Cactaceae (16 species); 9 families were represented by only 1 species (Table 4). The predominant color among flowers was yellow (11 species), followed by white and pink (8 each), purple and red (3 each), and orange (2; table 4). After adding literature records to our results we had a total of 25 plant species to be visited by hummingbirds in CF, 24 in PSSP, 10 in APLL, and 5 in PUSP (Table 4). We recorded 2 species (*Tecoma stans* and *Opuntia hyptiacantha*) distributed in the 4 plant communities studied, and 7 species (*Prosopis juliflora*, *Ipomoea arborescens*, *Salvia* sp. 1, *Nicotina glauca*, *Opuntia huajuapensis*, *O. pilifera*, and *Stenocereus stellatus*) distributed in 3 plant communities (Table 4).

We registered 62 different hummingbird-plant species interactions for which we could identify both species, 10 more interactions where only identified to the plant species, and 14 more interactions were from the literature (Table 5). The hummingbird species that visited the most plant species were *C. latirostris* (18 plant species visited), *A. violiceps* (15), and *C. sordidus* (11). The hummingbird species that were recorded visiting the smallest number of plant species were *Archilochus colubris* and *C. lucifer* (one each; Table 5). We did not record *C. thalassinus* and *A.*

Table 3. Hummingbird records per plant community and vegetation type. Data are from studies done in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Oaxaca-Puebla, Mexico, reported from 1996 to 2010

Reference		Vegetation studied *		Hummingbird species recorded #														
		Plant community	Vegetation type (or name used in each study)	<i>C. thalassinus</i>	<i>C. sordidus</i>	<i>C. latirostris</i>	<i>H. leucotis</i>	<i>A. tzacatl</i>	<i>A. violiceps</i>	<i>A. viridifrons</i>	<i>L. clemenciae</i>	<i>E. fulgens</i>	<i>Calothorax</i> sp.	<i>C. lucifer</i>	<i>C. pulcher</i>	<i>A. colubris</i>	<i>A. eloisa</i>	<i>S. platycercus</i>
Arizmendi and Espinosa de los Monteros	1996	Cactus forest	<i>N. tetetzo</i> Tetechera	x	x			x						x	x	x		
			<i>C. hoppenstedtii</i> Cardonal															
			<i>N. mezcalaensis</i> y <i>N. macrocephala</i> Tetechera	x	x			x						x	x	x		
			<i>Y. periculosa</i> Izotal	x	x			x						x	x			
Valiente-Banuet et al.	1996	Arboreal plants of the lowlands																
		Cactus forest	<i>N. tetetzo</i> Tetechera	x				x										
Valiente-Banuet et al.	1997	Cactus forest	<i>P. weberi</i> Cardonal			x												
		Perennial spine shrub plants?*	Xerophile shrubs			x												
Casas et al.	1999	Cactus forest	<i>S. stellatus</i> Cardonal	x	x			x										
Ornelas et al.	2002	Perennial spine shrub plants?*	Xerophile shrubs	x	x			x		x	x			x				
Peterson et al.	2003	Cactus forest	In a community called “El Venado”	x	x			x										
		Arboreal plants of the lowlands	In a place called “La cañada”	x	x			x										
Otero-Arnaiz et al.	2003	Cactus forest	<i>P. chichipe</i> Chichipera	x	x			x										
Oaxaca-Villa et al.	2006	Cactus forest	<i>E. chiotilla</i> Jiotillal	x	x			x										
Arizmendi and Valiente-Banuet	2006	Cactus forest	Cactus forest		x										x	x		
		Arboreal plants of the lowlands	Izotal	x	x									x	x			
			Dry forest	x	x													
			Perennial thorned dry forest	x	x										x			
		Perennial spine shrub plants	Perennifolial sclerophilous shrubs (Mexical)		x						x				x			
Vázquez et al. (sensu Apéndice I)	2009	Arboreal plants of the lowlands	Tropical dry forest	x	x			x		x		x				x	x	
Current study	2012	Cactus forest	<i>E. chiotilla</i> Jiotillal	x	x	x		x	x	x	x							
			<i>P. weberi</i> Cardonal	x	x		x	x		x	x					x		
		Arboreal plants of the lowlands	Izotal	?	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
		Perennial spine shrub plants	Shrubs with lateral thorns	x	x	x		x	x	x	?	x			x	x		x
			Tropical dry forest			x	x	?	x	x		?	x					
		Perennial unarmed shrub plants	Perennifolial sclerophilous shrubs (Mexical)	x	x			x	x	x		x						

*Sensu Valiente-Banuet et al. (2000). We did not take into account man-made vegetation types (e.g., cultivations, urban areas), riparian or aquatic vegetation; as those described in Arizmendi and Valiente-Banuet (2006).

**It is not very clear to which plant community the authors refer.

x= recorded in the plant community and vegetation type, ?= doubts about the record.

Table 4. Plant species whose flowers are visited by hummingbirds in the RBTC, México

Family	Species	Corolla color	Plant community			
			CF	APLL	PSSP	PUSP
Acanthaceae	Acanthaceae sp. 1	Red			X	
	Acanthaceae sp. 2	Orange			X	
Agavaceae	<i>Agave marmorata</i> [#]	Yellow			#	
	<i>Agave</i> sp. 1	Yellow			X	
	<i>Agave</i> sp. 2	Yellow			X	
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	Yellow	X	X	X	X
Bombacaceae	<i>Ceiba parvifolia</i>	White	X			
Bromeliaceae	<i>Tillandsia dugesii</i>	Pink			X	
Cactaceae	<i>Escontria chiotilla</i>	Yellow	X		X	
	<i>Myrtillocactus geometrizans</i>	White	X		X	
	<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> [#]	White	#			
	<i>Opuntia decumbens</i>	Yellow		X	X	
	<i>Opuntia depressa</i>	Pink	X		X	
	<i>Opuntia huaquapensis</i>	Yellow	X	X	X	
	<i>Opuntia hyptiacantha</i>	Orange-	X	X	X	X
		Yellow				
	<i>Opuntia kleiniae</i>	Yellow			X	
	<i>Opuntia pilifera</i>	Pink	X	X	X	
	<i>Opuntia tehuacana</i>	Pink	X		X	
	<i>Opuntia velutina</i>	Yellow	X			
	<i>Pachocereus weberi</i>	White	X			
	<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> [#]	Pink	#			
	<i>Polaskia chichipe</i>	White		X		
	<i>Stenocereus pruinosus</i>	Pink	X		X	
	<i>Stenocereus stellatus</i>	Pink	X	X	X	
Convolvulaceae	<i>Ipomoea arborescens</i>	White	X	X	X	
	<i>Ipomoea</i> sp. 1	Pink	X		X	
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus multilobus</i>	Yellow	X			
Fabaceae	<i>Cercidium praecox</i>	White	X		X	
Fouquieriaceae	<i>Fouquieria formosa</i>	Red	X		X	
Hydrophyllaceae	<i>Wigandia urens</i>	Purple	X			
Lamiaceae	<i>Salvia</i> sp. 1	Purple	X		X	X
	<i>Salvia</i> sp. 2	Purple				X
	<i>Labiada</i> sp. 1	Red	X			
Mimosaceae	<i>Prosopis juliflora</i>	White	X	X	X	
Solanaceae	<i>Nicotiana glauca</i>	Yellow	X	X		X

“#” indicates species reported by other authors (i.e., Valiente-Banuet et al., 1996, 1997; Ornelas et al., 2002).

eloisa visiting any plants. *Cercidium praecox* (Fabaceae) was the plant species that received the most visits from more hummingbird species (10 hummingbird species visiting; Table 5), while 8 plant species were only visited by 1 hummingbird species: *Ipomoea* sp. 1 (Convolvulaceae), *Pachocereus weberi*, *Pilosocereus chrysacanthus*, *Opuntia tehuacana*, *O. velutina* (all Cactaceae), *Tecoma stans* (Bignoniaceae), *Salvia* sp. 2 and *Ceiba parvifolia* (Bombacaceae).

CF and PSSP were the plant communities with largest number of possible interactions (57 and 51, respectively), followed for APLL (28) and PUSP (7) (Fig. 2). The more complex interaction graphs are those from CF and PSSP

and the lesser from PUSP. The connectance value is similar between plant communities, with 19.1% for PSSP, 20.7% for CF, 21.2% for APLL, and 26.7% for APLL.

Discussion

Our study shows that in the semiarid plant communities of the RBTC: (a), there are 14 hummingbird species; (b) 35, plant species are visited by hummingbirds; (c), both species groups have a differential distribution across plant communities; (d), we detected nearly 86 different hummingbird-plant interactions; (e), the interactions are distributed differentially between plant communities,

Table 5. Interaction matrix between hummingbird and plant species in the RBTC, México. “X” indicates that we registered the interaction between the hummingbird (column) and the plant species (row). “*” indicates that we registered hummingbirds visiting these plant species, but we did not identify the visiting species. “#” indicates species or interaction reported by other authors (Valiente-Banuet et al., 1996, 1997; Casas et al., 1999; Ornelas et al., 2002; Otero-Arnaiz et al., 2003)

Plants	<i>Colibri thalassinus</i>	<i>Cynanthus sordidus</i>	<i>Cynanthus latirostris</i>	<i>Hylocharis leucotis</i>	<i>Ama zilia tzacatl</i>	<i>Amazilia violiceps</i>	<i>Amazilia viridifrons</i>	<i>Eugenes fulgens</i>	<i>Lampornis clemenciae</i>	<i>Calothorax lucifer</i>	<i>Calothorax pulcher</i>	<i>Calothorax sp.</i>	<i>Archilochus colubris</i>	<i>Atthis eloisa</i> #	<i>Selasphorus platycercus</i>	Total
<i>Acanthaceae</i> sp. 1			X						X							2
<i>Acanthaceae</i> sp. 2			X						X							2
<i>Agave marmorata</i> #			#			#		#	#		#					5
<i>Agave</i> sp. 1						X						X				2
<i>Agave</i> sp. 2																*
<i>Ceiba parvifolia</i>						X										1
<i>Cercidium praecox</i>		X	X	X	X	X		X	X		X	X			X	10
<i>Cnidoscolus multilobus</i>		X	X													2
<i>Escontria chiotilla</i>		X	X	X		X	X									5
<i>Fouquieria formosa</i>																*
<i>Ipomoea arborescens</i>		X	X					X	X	X	X					6
<i>Ipomoea</i> sp1			X													1
<i>Labiada</i> sp. 1							X	X	X							3
<i>Myrtillocactus geometrizans</i>		X									X					2
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i> #		#				#										2
<i>Nicotiana glauca</i>		X			X	X	X	X							X	6
<i>Pachycereus weberi</i>			#													1*
<i>Pilosocereus chrysacanthus</i> #			#													1
<i>Prosopis juliflora</i>			X									X				2
<i>Opuntia pilifera</i>		X	X			X										3
<i>Opuntia hyptiacantha</i>		X	X			X										3
<i>Opuntia depressa</i>																*
<i>Opuntia velutina</i>						X										1
<i>Opuntia huajuapensis</i>			X			X										2
<i>Opuntia kleiniae</i>																*
<i>Opuntia tehuacana</i>						X										1
<i>Opuntia decumbens</i>																*
<i>Polaskia chichi</i> #		#	#			#										3*
<i>Tecoma stans</i>			X													1
<i>Tillandsia dugessi</i>																*
<i>Salvia</i> sp. 1																*
<i>Salvia</i> sp. 2							X									1
<i>Stenocereus pruinosus</i>			X			X		X	X				X			5
<i>Stenocereus stellatus</i>		X	#			#										3
<i>Wigandia urens</i>																*
Total	0	11	18	2	2	15	4	6	7	1	4	3	1	0	2	

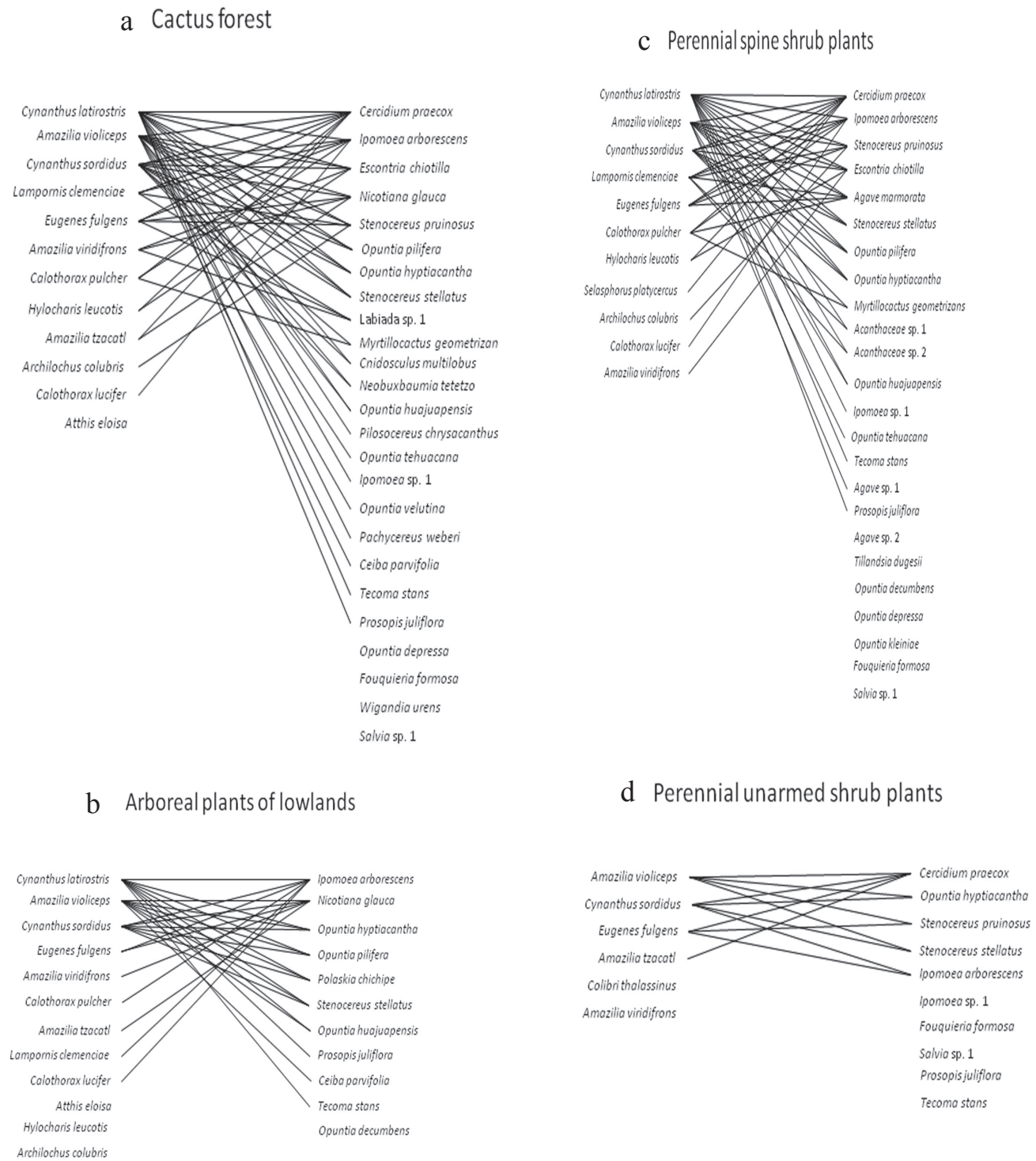


Figure 2. Mutualistic hummingbird-plant networks recorded at 4 plant communities located in the Tehuacán-Cuicatlán Biosphere Reserve, Mexico. In each graph, hummingbirds are on the left side and plants on the right side. Lines between 2 species indicate a relationship registered between both species.

and (f), the connectance value is similar between plant communities.

The RBTC is a large area representing several climates and vegetation associations (INEGI, 1998a; Valiente-Banuet et al., 2000). Thus, hummingbirds, ornithophilous plants, and their interactions are expected to be differentially distributed between plant communities in the RBTC. Our results show that CF had the highest numbers of hummingbird species, plant species, and interactions, while PUSP is the plant community with the lowest numbers for the same variables. Hummingbird richness could be influenced by the diversity of plants which act as food resource, which in turn determines the nectar availability, and along with this also determine the interaction richness. At community level several studies have found a positive significant relationship between nectar availability and hummingbird relative density (see review of Ortiz-Pulido and Lara, 2011), but few of them show a relationship between plant and hummingbird richness (e.g. Stiles, 1985; Cotton, 2007). However, other variables, such as flower number, nectar-energy availability, or hummingbird inter and intraspecific segregation, affect this relationship (e.g., Ortiz-Pulido and Vargas-Licona, 2008; Ortiz-Pulido and Lara, 2011).

In spite of the difference in species and interactions recorded, the RBTC plant communities are similar in their connectance value (i.e. near to 22%; ranking from 19 to 27%). This value is lower than that reported for other sites with hummingbird-plant interaction systems (mean= 42%), but similar to honeyeaters-plant (21%) and insect-plant (24%) systems (Jordano, 1987). The connectance values that we obtained for the RBTC plant communities could have been affected by factors, such as the environment aridness or the conservation level of the study site. From the results of Jordano (1987) it is not clear if the connectance is influenced by aridity or humidity of the environment, precluding any further exploration of the idea. However our results suggest that this is a possibility, with more arid sites having smaller connectance values.

While the connection between connectance values and aridity is not clear, there are some preliminary data related to the relationship between connectance and conservation level. In Costa Rica, data from Wolf et al. (1976) suggest that hummingbird-plant systems located in preserved oak forest have lower connectance value (30%) than unconserved oak forest sites (64%) (Jordano 1987). The results of Wolf et al. (1976) agree with theoretical predictions. It has been suggested that network systems that are broken by hazardous conditions will show increasing connectance between the remaining nodes (in this case, species; Montoya et al., 2001). In general, RBTC plant communities are well preserved, with perhaps

the exception that the PUSP that showed some degree of grazing pressure. Curiously, this is the plant community that showed the highest connectance value in the RBTC. Unfortunately, there are not enough data to determine if the conservation level of a RBTC plant community is related to its connectance.

Our results suggest the existence of certain conservation priorities in terms of hummingbird-plant interaction systems in the RBTC. The main species that should be protected are, for hummingbirds, *C. latirostris*, *A. violiceps*, *C. sordidus*, and *L. clemenciae*, and, for plants, *C. praecox*, *I. arborescens*, *E. chiotilla*, and *N. glauca*, even when not all these species are endemic to Tehuacán-Cuicatlán. Independently of which plant community we consider, these are the more connected species. According to our results, they control the flow of energy, and can be considered as key species in the hummingbird-plant RBTC systems.

In conclusion, RBTC plant communities differ in species richness and number of interactions, but their connectance values are very similar. These values are similar to those reported in other hummingbird-plant interaction systems. A deeper assessment of the hummingbird-plant interactions indicates that in the RBTC plant communities there are key species. To conserve these plant-pollinator interactions, additional work is needed to further understand the biology of these hummingbirds and plants, and to establish the mechanisms that determine the connectance value between hummingbird and plant communities.

Acknowledgments

We thank Y. Albores, H. Perdomo, A. L. Barillas, A. Rhodes, and M. E. Diazmacip, who collaborated in data collection, S. Arias and J. Garcia for their help to identify plant species, as well as J. B. C. Harris, W. H. Baltosser, R. Díaz, Y. Albores, L. Arregui, and C. Lara, who made useful comments on a previous version of the manuscript. We also thank J. Bravo for the production of the RBTC map. We appreciate the improvements in English usage made by J. Armacost, Jr., through the Association of Field Ornithologists' program of editorial assistance. Many thanks to the Universidad de las Americas-Puebla, A. Cordoba, CECYTE-Puebla, and Química y Biología UDLA-P (2000-2001) student representatives, for their partial financial support to aid field work. We acknowledge the Dirección General de Vida Silvestre (Instituto Nacional de Ecología) for government authorization to plant specimen collection and RBTC directive for the use of their facilities during the fieldwork. This paper was written while ROP received financial support from CONACyT for his sabbatical year.

Literature cited

- American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds. 7th Edition. American Ornithologists' Union. Washington, D.C. 829 p.
- American Ornithologists' Union. 2009. Check-list of North American Birds. American Ornithologists' Union. www.aou.org/checklist/north/full.php (accessed: 25.II.2009).
- Arizmendi, M. C. and F. J. Ornelas. 1990. Hummingbirds and their floral resources in a tropical dry forest in México. *Biotropica* 22:172-180.
- Arizmendi, M. C. and A. Espinosa de los Monteros. 1996. Avifauna de los bosques de cactáceas columnares del valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 67:25-46.
- Arizmendi, M. C. and A. Valiente-Banuet. 2006. Aves de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. UNAM, CONABIO. México, D.F. 162 p.
- Arriaga, L., J. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez and E. Loa (Coordinators). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad. Mexico. www.conabio.gob.mx/rtp/fichas/rtp_121.pdf (accessed: 8.I.2002).
- Baltosser, W. 1989. Nectar availability and habitat selection by hummingbirds in Guadalupe Canyon. *Wilson Bulletin* 101:559-578.
- Bascompte, J., P. Jordano and J. M. Olesen. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312:431-433.
- Begon, M., C. R. Townsend and J. L. Harper. 2006. Ecology, from individuals to ecosystems. Blackwell, Malden, Massachusetts. 738 p.
- Binford, L. C. 1989. A distributional survey of the birds of the Mexican State of Oaxaca. *Ornithological Monographs* 43.
- Casas, A., A. Valiente-Banuet, A. Rojas-Martínez and P. Davila. 1999. Reproductive biology and the process of domestication of the columnar cactus *Stenocereus stellatus* in Central Mexico. *American Journal of Botany* 86:534-542.
- CITES (Convention on International Trade in Endangered Species of the Wild Fauna and Flora). 2000. Appendix I & II. Convention on international trade in endangered species of the wild fauna and flora. Cambridge, Inglaterra. www.cites.org (accessed March 7th 2005).
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. <http://purl.oclc.org/estimates> (accessed: 20.VIII.2009).
- Colwell, R. K. and J. L. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 345:101-118.
- Cotton, P. A. 2007. Seasonal resource tracking by Amazonian hummingbirds. *Ibis* 149:135-142.
- Díaz-Valenzuela, R. y R. Ortiz-Pulido. 2011. Effects of a snowstorm event on the interactions between plants and hummingbirds: fast recovery of spatio-temporal patterns. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:1243-1248.
- Emlen, J. T. 1971. Population densities of birds derived from transect counts. *Auk* 88:323-342.
- Forcey, J. M. 2002. Notes on the birds of Central Oaxaca, part II: Columbidae to vireonidae. *Huitzil* 3:14-27.
- Gobierno de México. 1998. Decreto por el que se declara área natural protegida, con carácter de reserva de la biosfera, la región denominada Tehuacán-Cuicatlán ubicada en los estados de Oaxaca y Puebla. *Diario Oficial de la Federación*, México, D.F., Mexico. September 18th 1998.
- Grosset, M. and T. Bursu. 2005. Notas sobre las aves de Calpulalpan de Méndez, Oaxaca, Sierra de Juárez, México. *Huitzil* 6:18-24.
- Howell, S. N. G. and S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and Northern Central America. Oxford University Press, New York. 851 p.
- INE (Instituto Nacional de Ecología). 1999. Áreas Naturales protegidas. Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán. www.ine.gob.mx (accessed: 07.III.2005).
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía e Informática). 1998a. Carta climática 1:250,000 Orizaba E14-6. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Geografía e Informática). 1998b. Carta topográfica 1:250,000 Orizaba E14-6. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática. Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Johnsgard, P. A. 1997. The hummingbirds of North America. Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. 278 p.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *American naturalist* 129:657-677.
- Missouri Botanical Garden. 2005. Program w3Tropicos. Missouri Botanical Garden. St. Louis, Missouri, USA. mobot.mobot.org/W3T/Search/vast.html (accessed: 6.V.2005).
- Montoya, J. M., R. V. Sole and M. A. Rodríguez. 2001. La arquitectura de la naturaleza. *Ecosistemas*, revista de ecología y medio ambiente 2:1697-2473.
- Oaxaca-Villa, B., A. Casas and A. Valiente-Banuet. 2006. Reproductive biology in wild and silvicultural managed populations of *Eschontia chiotilla* (Cataceae) in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution* 53:277-287.
- Ornelas, J. F. and M. C. Arizmendi. 1995. Altitudinal migration: implications for conservation of avian neotropical migrants in Western México. *In* Conservation of Neotropical

- migratory birds in México, M. H. Wilson and S. A. Sader (eds.). Mayne Agricultural and Forest Experiment Station, Miscellaneous Publication. Orono, Maine. p. 98-112.
- Ornelas, J. F., M. Ordano, A. Hernández, J. C. López, L. Mendoza and Y. Perroni. 2002. Nectar oasis produced by *Agave marmorata* Roezl. (Agavaceae) lead to spatial and temporal segregation among nectarivores in the Tehuacán Valley, Mexico. *Journal of Arid Environments* 52:37-51.
- Ortiz-Pulido, R. and R. Díaz. 2001. Distribución de colibríes en la zona baja del centro de Veracruz, México. *Ornitología Neotropical* 12:297-317.
- Ortiz-Pulido, R. and C. Lara. 2011. Is energy in néctar a good predictor of hummingbird activity at landscape level? *Italian Journal of Zoology*. DOI 10.1080/11250003.2011.602367
- 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* 19:473-484.
- Ortiz-Pulido, R., J. Bravo-Cadena, V. Martínez-García, D. Reyes, M. E. Mendiola, G. Sánchez and M. Sánchez. 2010. Avifauna de la Reserva de la Biosfera de la Barranca de Metztitlan, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:373-391.
- Otero-Arnaiz, A., A. Casas, C. Bartolo, E. Pérez-Negrón and A. Valiente-Banuet. 2003. Evolution of *Polaskia chichipe* (Cactaceae) under domestication in the Tehuacán valley, Central Mexico: reproductive biology. *American Journal of Botany* 90:593-602.
- Peterson, A. T., G. Escalona-Segura, K. Zyskowski, D. A. Kluza and B. Hernández-Baños. 2003. Avifaunas of two dry forest sites in northern Oaxaca, Mexico. *Huitzil* 4:3-9.
- Sekercioglu, C. H., G. C. Daily and P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 101:18042-18047.
- Stiles, G. F. 1985. Seasonal patterns and coevolution in the hummingbird-flower community of a Costa Rican subtropical forest. *Ornithological Monographs* 36.
- Tokeshi, M. 1993. Species abundance patterns and community structure. *Advances in Ecological Research* 24:112-186.
- Valiente-Banuet, A., M. A. Arizmendi, A. E. Rojas-Martínez and L. Domínguez-Canseco. 1996. Ecological relationship between columnar cacti and nectar-feeding bats in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:103-119.
- Valiente-Banuet, A., A. Rojas-Martínez, A. Casas, M. C. Arizmendi and P. Davila. 1997. Pollination biology of two winter-blooming giant columnar cacti in the Tehuacán Valley, Central Mexico. *Journal of Arid Environments* 37:331-341.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. C. Arizmendi, J. L. Villaseñor and J. Ortega. 2000. La vegetación del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 67:24-74.
- Vázquez, L., H. Moya and M. C. Arizmendi. 2009. Avifauna de la selva baja caducifolia de en la cabaña del Río Sabino, Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:535-549.
- Villada, M. M. 1873. Troquilideos del Valle de México. *La Naturaleza (México)* 3:339-369.
- Villaseñor, J. L., P. Dávila and F. Chiang. 1990. Fitogeografía del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50:135-149.
- Walther, B. A. and S. Moran. 1998. Comparative performance of species richness estimation methods. *Parasitology* 116:395-405.
- Walther, B. A. and J. L. Moore. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28:815-829.
- Wolf, L. L. 1970. The impact of seasonal flowering on the biology of some tropical hummingbirds. *Condor* 72:1-14.
- Wolf, L. K., G. F. Stiles and F. R. Hainsworth. 1976. Ecological Organization of a Tropical, Highland Hummingbird Community. *Journal of Animal Ecology* 45:349-379.



Diversidad de mamíferos terrestres de talla grande y media de una selva subcaducifolia del noreste de Oaxaca, México

Diversity of large and medium sized land mammals of a subcaducifolious tropical forest of north eastern of Oaxaca, Mexico

Gabriela Pérez-Irineo[✉] y Antonio Santos-Moreno

Laboratorio de Ecología Animal, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional. Hornos 1003, 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

[✉] gabyirineo@yahoo.com.mx

Resumen. El estado de Oaxaca en el sureste de México alberga una biodiversidad extraordinaria. Sin embargo, las actividades humanas han propiciado alteraciones considerables, incluida la disminución de diferentes ambientes naturales, especialmente de los bosques tropicales; por ello es importante documentar la diversidad de estos ambientes, así como su respuesta a las transformaciones antropocéntricas. Este trabajo tiene como objetivo estimar la diversidad de mamíferos terrestres en una selva mediana en el noreste del estado de Oaxaca, México. Se recorrieron 3 senderos para la búsqueda de rastros, captura de organismos, avistamientos y fototrampeo de septiembre de 2007 a agosto de 2008. Se registraron 15 especies de 6 órdenes, 11 familias y 14 géneros, entre ellas 7 nuevas para la región. Las especies más abundantes fueron *Nasua narica*, *Pecari tajacu*, *Dasyprocta mexicana*, *Cuniculus paca* y *Leopardus pardalis*. A pesar de presentar un índice de diversidad bajo con respecto a otros estudios comparables, la presencia de especies consideradas en riesgo por la legislación mexicana, como *L. pardalis*, *L. wiedii*, *Eira barbara* y *Tamandua mexicana* hacen a la zona valiosa para la conservación de la diversidad en la región.

Palabras clave: abundancia, riqueza de especies, Tuxtepec.

Abstract. The state of Oaxaca, in southeast Mexico is home to an extraordinary biodiversity. But human activities have led to significant changes, including reduction of different natural habitats, especially tropical forests, so it is important to document the diversity of these environments, and their response to the anthropocentric changes. Therefore, this study aimed to estimate the diversity of terrestrial mammals in a tropical forest in northeastern of the state of Oaxaca, Mexico. Three transects were walked to search for tracks, catches of organisms, sightings, and phototrapping from September 2007 to August 2008. There were recorded 15 species of 6 orders, 11 families, and 14 genera, 7 of this not previously known in the region. The most abundant species were *Nasua narica*, *Pecari tajacu*, *Dasyprocta mexicana*, *Cuniculus paca*, and *Leopardus pardalis*. Despite the low value of the diversity index compared with similar studies, the presence of species considered at risk by the Mexican law as *L. pardalis*, *L. wiedii*, *Eira barbara*, and *Tamandua mexicana* make the area valuable for the conservation of the diversity of the region.

Key words: abundance, species richness, Tuxtepec.

Introducción

El estado de Oaxaca en México es reconocido por la gran biodiversidad que presenta, y que se debe, entre otros factores, a una alta heterogeneidad ambiental y topográfica, y a la amplia variedad de tipos de vegetación (Flores y Manzanero, 1999). Sin embargo, la perturbación antropogénica ha provocado la transformación y disminución de ambientes originales. Tal es el caso de los bosques tropicales en el estado (Challenger, 1998). En los distritos Mixe, Juchitán, Pochutla, Choapan y Tuxtepec las selvas altas

y medianas (Flores y Manzanero, 1999) cubrían aproximadamente el 30% de la superficie estatal. En particular el distrito de Tuxtepec, que incluye 14 municipios en el noreste de la entidad, contaba con vegetación primaria constituida por selvas medianas y altas; sin embargo, una proporción importante de la zona está siendo transformada en cultivo de caña de azúcar y áreas de pastoreo. En esta área de Oaxaca hay pocos estudios orientados a conocer la diversidad de la flora y la fauna de estos bosques tropicales, a pesar de que su pérdida es acelerada (Alfaro et al., 2006; Briones-Salas et al., 2001). Ante esta situación es fundamental conocer la biodiversidad, particularmente del grupo de los mamíferos, así como los cambios que pueden presentarse frente a estas modificaciones en el ambiente.

Los estudios sobre la diversidad de las comunidades suelen referirse principalmente a la riqueza de especies, pero información adicional, como la de abundancia proporcional, diversidad de gremios o de algún índice de la estructura de la comunidad puede permitir una descripción más completa y detallada (Magurran, 1988). Cabe mencionar que a pesar de las desventajas que presentan, los índices se proponen como una herramienta útil para describir grupos de especies a partir de información parcial. Esta descripción de la biodiversidad, tanto de riqueza como de abundancia relativa de las especies, se incluye en un solo valor y facilita la comparación directa entre estudios en localidades diferentes (Peet, 1974; Magurran, 1988). Sirve además como indicador de cambios en la diversidad de las comunidades a través del tiempo o ante modificaciones en el ambiente (McErlean et al., 1973; Majer, 1983; Magurran, 1988).

Es importante recabar información sobre el estado de la diversidad de mamíferos que permita establecer acciones de conservación en este tipo de vegetación. Es por eso que este trabajo se enfocó a estimar la diversidad de mamíferos terrestres de talla media y grande, considerando la riqueza de especies, su abundancia y diversidad de gremios, y se complementa con índices de la estructura de la comunidad en una selva mediana del noreste de Oaxaca.

Materiales y métodos

Área de estudio. Se ubicó en la comunidad de cerro Tepezcuintle, municipio de San Miguel Soyaltepec, distrito de Tuxtepec, en el noreste del estado de Oaxaca (18°08'51" N, 96°20'28" O). La zona presenta una proporción alta de área dedicada a la agricultura y pastoreo (40%), en comparación con la selva (11%) o la vegetación secundaria (13%). La temperatura media anual se encuentra entre los 20 y 28°C. La precipitación media anual oscila entre 1 000 y 1 700 mm. El clima predominante es de tipo (Am (i') gw", es decir, cálido húmedo con lluvias abundantes en verano (Challenger, 1998; Flores y Manzanero, 1999).

Para el registro de datos dentro de la selva mediana se establecieron 3 sendas, 2 de 3 km y 1 de 2 km de longitud. Sobre estas 3 sendas se colocó un total de 26 puntos de muestreo, separados entre sí por 200 m, cubriendo un área de 1 313 ha. En cada punto se colocó un dispositivo de muestreo, procurando que 2 dispositivos similares estuvieran separados entre sí por 800 m. En total se colocaron 7 trampas Tomahawk, 7 cepos, 6 estaciones olfativas y 6 fototruampas (*Cuddeback Digital Camera* modelo *Expert 3.0 MP*). Los dispositivos fueron revisados 3 días consecutivos por mes, de septiembre de 2007 a agosto de 2008. Esta forma de recolección fue elegida por cuestiones logísticas (número de trampas disponibles y tiempo de revisión). En

estudios previos se indica que para estimar algunos parámetros son suficientes los periodos de recolección cortos (Harrison et al., 2002; Sánchez et al., 2004). Asimismo, en otros estudios se sugiere que con el uso complementario de varios métodos se puede registrar un mayor número de datos para describir la diversidad (Barea-Azcón et al., 2007; Lyra-Jorge et al., 2008).

Análisis de datos. El éxito de captura se expresó como el número total de registros/esfuerzo de colecta multiplicado por 100 y el esfuerzo de colecta como el número total de trampas colocadas por el número total de días muestreados. La riqueza de especies se tomó como el número de especies registradas en la zona por cualquier método, incluso de datos provenientes de observaciones fuera de las sendas. Para determinar si el esfuerzo de captura fue suficiente para lograr una estimación aceptable de la riqueza de especies, se evaluaron 2 modelos asintóticos de acumulación de especies, el de Clench y el de dependencia lineal, y se seleccionó el más adecuado con el criterio de máxima verosimilitud mediante el programa *Species accumulation* (Díaz-Francés y Soberón, 2005). Para el modelo seleccionado se calculó el valor de la asíntota, y en el caso de no alcanzarla, se calculó el esfuerzo adicional requerido para registrar el 95% del valor asintótico predicho por el modelo seleccionado (Soberón y Llorente, 1993). Los modelos se obtuvieron a partir de una matriz de presencia-ausencia de registros por especie, la cual se aleatorizó 100 veces con el programa EstimateS versión 8.0.0 (Colwell, 2000).

Se presentan valores de abundancia (número de registros para cada especie), y con fines de comparación, de abundancia relativa, expresada como la relación entre el número de registros de cada especie y el número total de registros de todas las especies. La diversidad de la comunidad se analizó mediante el índice de diversidad de Shannon-Weaver, el de equidad de Pielou y el de dominancia de Berger-Parker (Magurran, 1988). Para las estimaciones de abundancia y diversidad, sólo fueron tomados en cuenta los registros obtenidos en las trampas y en los recorridos en los senderos, debido a que dentro de las sendas la recolección de datos se llevó a cabo de manera estandar.

Con base en la literatura, las especies registradas se clasificaron en diferentes gremios tróficos, para conocer la diversidad de la comunidad desde este punto de vista. En este estudio se consideraron como especies de talla media y grande todas aquellas cuyos individuos adultos pesan más de 100 g (Robinson y Redford, 1986; Medellín, 1994). Para la clasificación taxonómica se siguió el sistema de Wilson y Reeder (2005). Los rastros y fotografías están depositados en la Colección de Referencia de Mamíferos, Laboratorio de Ecología Animal del Centro

Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, Instituto Politécnico Nacional (ECOAN-MAM).

Resultados

Esfuerzo y éxito de la recolección. Se llevaron a cabo un total de 941 noches-trampa; las sendas se recorrieron en 36 ocasiones, cubriendo un total de 288 km durante los 12 periodos de muestreo. El éxito de captura para la zona fue de 8.61%.

Diversidad. Las especies registradas representaron 6 órdenes, 11 familias y 14 géneros. El modelo asintótico de acumulación de especies de Clench fue el que mejor se ajustó a los datos, 3.65 veces mejor que el de dependencia lineal (logaritmo de la verosimilitud 241.14 vs 239.84, respectivamente). La asíntota prevista por el modelo se ubicó en 20 especies (parámetros del modelo: tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario, $a = 0.618878$ y parámetro relacionado con la forma de la curva, $b = 0.031109$, asíntota = a/b). Para alcanzar el 95% de la asíntota se requiere de 610 registros adicionales, dado que se registraron 15 especies.

Las especies más abundantes fueron el tejón *Nasua narica* con 25 registros (abundancia relativa 0.23), el pecarí de collar *Pecari tajacu* con 24 (0.22), el serete *Dasyprocta mexicana* con 16 (0.15), el tepezcuintle *Cuniculus paca* con 15 (0.14) y el ocelote *Leopardus pardalis* con 11 (0.10). Para el resto de las especies se obtuvieron entre 1 y 8 registros (0.01 y 0.07, respectivamente). No se calculó la abundancia relativa de los tlacuaches *Didelphis virginiana* y *Philander opossum* y del mapache *Procyon lotor* debido a que se registraron fuera de las sendas.

La diversidad expresada por medio del índice de Shannon-Weaver para la comunidad fue de 0.89; el de equitatividad, de 0.35 y el de dominancia de Berger-Parker, de 0.23, con el tejón como la especie numéricamente predominante. Estuvieron representados 5 gremios alimenticios dentro de la comunidad: el omnívoro con 6 especies, el frugívoro-herbívoros y el carnívoro con 3 cada uno, el insectívoro con 2 y el herbívoro con 1 especie (Cuadro 1).

Discusión

En este estudio se documentó que la comunidad de mamíferos terrestres no voladores de talla media y grande de la selva mediana de cerro Tepezcuintle está constituida por 15 especies. Entre las que se registran por primera vez para la zona están *N. narica*, tejón; *Canis latrans*, coyote; *Urocyon cinereoargenteus*, zorra gris; *Leopardus wiedii*, tigrillo; *Eira barbara*, viejo de monte; *Dasyurus novemcinctus*, y armadillo de nueve bandas y *P. tajacu*,

pecarí de collar. Por el contrario, 4 especies que se han registrado en otros estudios no fueron detectadas en éste: *Didelphis marsupialis*, tlacuache, *Puma yagouaroundi*, jaguarundi, *Sphiggurus mexicanus*, puerco espín y *Mazama americana*, venado temazate.

Al considerar las 15 especies registradas aquí, más las otras 4 cuya presencia se había documentado previamente en la zona, la composición confirmada de la fauna de mamíferos silvestres en el distrito de Tuxtepec es de 19 (Cuadro 1), mientras que el modelo de acumulación de especies de Clench indica que el valor asintótico es de 20, es decir, en la zona de cerro Tepezcuintle falta por registrar al menos una especie más.

En otras selvas altas y medianas del estado de Oaxaca se han registrado entre 10 y 28 especies de mamíferos de talla media y grande. Los Chimalapas es hasta ahora la zona con mayor riqueza de especies (Alfaro Espinosa et al., 2006; Lira Torres, 2006; Olguín-Monroy et al., 2008), mientras que en selvas de Chiapas y Yucatán se han encontrado entre 10 y 31 (March y Aranda, 1992; Cruz-Lara et al., 2004; Faller-Menéndez et al., 2005). El mayor número (31), se encontró en la Selva Lacandona, Chiapas (March y Aranda, 1992).

Pecari tajacu, *D. mexicana*, *D. novemcinctus*, *N. narica* y *C. paca* fueron las especies más abundantes en este estudio, lo que coincide con lo observado en otras selvas, tanto de Oaxaca (Alfaro Espinosa et al., 2006) y de Chiapas (March y Aranda, 1992), como de la Amazonia ecuatoriana (Zapata-Ríos et al., 2002), la isla Barro Colorado, Panamá (Eisenberg y Thorington, 1973) y el Parque Nacional Madidi, Bolivia (Gómez et al., 2001). Estas especies predominan en diferentes regiones de México, Centro y Sudamérica, probablemente por su adaptabilidad a ambientes perturbados o a la plasticidad de sus hábitos alimenticios. En el primer caso se encuentran *N. narica* y *D. novemcinctus* (Gompper, 1995; Mendoza-Durán, 2005); en el segundo, *P. tajacu*, *D. mexicana* y *C. paca*; por ejemplo, la dieta de *C. paca* está constituida principalmente de frutos, que consume de acuerdo a su disponibilidad en el ambiente a lo largo del año (Pérez, 1992).

Por su parte, *C. latrans* y *U. cinereoargenteus* se encontraron con abundancias bajas en la zona de estudio, a pesar de que se les considera especies comunes (Servín y Chacón, 2005, 2005a). En este estudio se encontraron rastros de *P. opossum* y de *P. lotor* en sitios cercanos a los cultivos y en las orillas de los arroyos aledaños, como se ha observado en otros sitios (Castro-Arellano y Medellín, 2005; Valenzuela-Galván, 2005). Aunque estas especies se consideran generalistas y adaptables a una considerable diversidad de ambientes, no se registraron en el interior del bosque tropical, y al parecer prefieren zonas cercanas a cultivos o cuerpos de agua.

Cuadro 1. Mamíferos terrestres de talla media y grande de la comunidad de Cerro Tepezcuintle, Tuxtepec, Oaxaca

<i>Taxa</i>	<i>Gremio trófico</i>	<i>Número de registros</i>	<i>Abundancia relativa</i>	<i>Estado de conservación</i>
Orden Didelphimorphia				
Familia Didelphidae				
<i>Didelphis virginiana</i> ^{b,d}	O	9	--	
<i>Didelphis marsupialis</i> ^{a,b,c}	O	--	--	
<i>Philander opossum</i> ^{a,b,c,d}	O	1	--	
Orden Xenarthra				
Familia Dasypodidae				
<i>Dasypus novemcinctus</i> ^d	I	8	0.07	
Familia Myrmecophagidae				
<i>Tamandua mexicana</i> ^{b,d}	I	1	0.01	P
Orden Carnivora				
Familia Canidae				
<i>Canis latrans</i> ^d	C	2	0.02	
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> ^d	O	1	0.01	
Familia Felidae				
<i>Leopardus pardalis</i> ^d	C	11	0.10	P
<i>Leopardus wiedii</i> ^d	C	2	0.02	P
<i>Puma yagouaroundi</i> ^{a,b,c}	C	--	--	A
Familia Mustelidae				
<i>Eira barbara</i> ^d	O	2	0.02	P
Familia Procyonidae				
<i>Nasua narica</i> ^d	O	25	0.23	
<i>Procyon lotor</i> ^{b,d}	O	1	--	
Orden Artiodactyla				
Familia Tayassuidae				
<i>Pecari tajacu</i> ^d	F, H	24	0.22	
Familia Cervidae				
<i>Mazama americana</i> ^{a,b,c}	F,H	--	--	
Orden Rodentia				
Familia Erethizontidae				
<i>Sphiggurus mexicanus</i> ^b	H	--	--	A
Familia Cuniculidae				
<i>Cuniculus paca</i> ^{b,d}	F	15	0.14	
Familia Dasyproctidae				
<i>Dasyprocta mexicana</i> ^{b,d}	F	16	0.15	
Orden Lagomorpha				
Familia Leporidae				
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> ^{b,d}	H	1	0.01	
Total		119	1.000	

Fuente del registro. ^aBriones-Salas et al., 2001; ^bBriones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004; ^cGoodwin, 1969; ^deste estudio. *Estado de conservación* (NOM-059-ECOL-2000). A, amenazada; P, en peligro de extinción. *Gremio trófico*. C, carnívoro; F, frugívoro; H, herbívoro; I, insectívoro; O, omnívoro.

El oso hormiguero, *Tamandua mexicana*, *L. wiedii* y *E. barbara*, se registraron con abundancias bajas, lo que parece común en sitios tropicales en Sudamérica, como Los Llanos, Venezuela (Sunkist et al., 1989), Panamá (Glenz, 1997), Belice y Bolivia (Konecny, 1989; Cuellar et al., 2006).

La diversidad de cerro Tepezcuintle expresada por medio del índice de Shannon-Weiner (0.89) fue baja comparada con la obtenida en otros lugares del estado de

Oaxaca, como la Chinantla baja (1.05, Alfaro Espinosa et al., 2006) o en la Selva Lacandona, Chiapas (2.33, Cruz-Lara et al., 2004). A pesar de esto, el valor de cerro Tepezcuintle radica en la presencia de *L. pardalis*, *L. wiedii*, *E. barbara* y *T. mexicana*, especies que se encuentran en riesgo según la NOM-059 (SEMARNAT, 2002). Por otra parte, la presencia de *T. tajacu*, *D. mexicana* y *C. paca* es relevante porque son especies de importancia para los pobladores locales, ya que son preferidas por los cazadores

y son presas de mamíferos carnívoros medianos y grandes. En la comunidad se registró a *L. wiedii*, *E. barbara* y *T. mexicana*, especies que están asociadas a la presencia de las selvas, dado sus hábitos arborícolas (Konecny, 1989; Sunquist et al., 1989), así como *D. mexicana*, una especie de distribución restringida, asociada a selvas (Arita, 2005), cuya presencia podría estar en riesgo ante la pérdida de este ambiente en la zona.

Agradecimientos

A las autoridades comunales de cerro Tepezcuintle por la autorización para realizar el estudio. El CONACYT proporciona una beca de estudios de posgrado para el primer autor, y el Instituto Politécnico Nacional el financiamiento para la ejecución del proyecto (apoyos SIP-20070826 y SIP-20080431 al segundo autor). A. Alfaro E., J. L. García G., S. García O., S. Guevara A., A. E. Hernández C., E. E. Pérez, C., D. G. Rodríguez C., A. Santiago M. y Y. Zacarías E. apoyaron en el trabajo de campo a lo largo de este estudio.

Literatura citada

- Alfaro-Espinosa, A. M., J. L. García-García y A. Santos-Moreno. 2006. Mamíferos de los municipios Santiago Jocotepec y Ayotzintepic, Chinantla Baja, Oaxaca. *Naturaleza y Desarrollo* 4:19-23.
- Arita, H. T. 2005. *Dasyprocta mexicana*. In Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva (coords.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 817-818.
- Barea-Azcón, J. M., E. Virgós, E. Ballesteros-Duperón, M. Moleón y M. Chiroso. 2007. Surveying carnivores at large spatial scales: a comparison of four broad-applied methods. *Biodiversity and Conservation* 16:1213-1230.
- Briones-Salas, M. A., V. Sánchez-Cordero y A. G. Quintero. 2001. Lista de mamíferos terrestres del norte de Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Serie Zoológica* 72:125-161.
- Briones-Salas, M. A. y V. Sánchez-Cordero. 2004. Mamíferos. In Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. A. Briones (eds.) Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ Word Wildlife Fund, México, D.F. p. 423-447.
- Castro-Arellano, I. y R. A. Medellín. 2005. *Philander opossum*. In Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva (coords.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 111-113.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Diversidad, presente y futuro. Fundación Sierra Madre/ Instituto de Biología, UNAM/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Colwell, R. K. 2000. EstimateS version 6.0b1. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, Storrs.
- Cruz-Lara, L. E., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo y N. Ramírez-Marcial. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selva mediana de las cañadas de la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 20:63-81.
- Cuellar, E., L. Maffei, R. Arispe y A. Noss. 2006. Greffroy's cats at the northern limit of their range: activity patterns and density estimates from camera trapping in Bolivian dry forests. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 41:169-177.
- Díaz-Francés, E. y J. Soberón. 2005. Statistical estimation and model selection of species-accumulation functions. *Conservation Biology* 19:569-573.
- Eisenberg, J. F. y R. W. Thorington, Jr. 1973. A preliminary analysis of a Neotropical mammal fauna. *Biotropica* 5:150-161.
- Faller-Menéndez, J. C., T. Urquiza-Haas, C. Chávez, S. Johnson y G. Ceballos. 2005. Registros de mamíferos en la reserva privada El Zapotal, en el noreste de la península de Yucatán. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9:128-140.
- Flores, A. y G. Manzanero. 1999. Los tipos de vegetación del estado de Oaxaca. In Vegetación y flora. M. A. Vásquez-Dávila (ed.). Serie Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3, Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca/ Carteles, Oaxaca, Oaxaca. p. 7-45.
- Glenz, W. E. 1997. Densidades de población de mamíferos en sitios protegidos y de caza en el Panamá central. In Uso y conservación de la vida silvestre neotropical, J. G. Robinson, K. H. Redford y J. E. Rabinovich (comps). Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 201-213.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the State of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:1-270.
- Gómez, H., R. B. Wallace y C. Veitch. 2001. Diversidad y abundancia de mamíferos medianos y grandes en el noreste del área de influencia del Parque Nacional Madidi durante la época húmeda. *Ecología en Bolivia* 36:17-29.
- Gompper, M. E. 1995. *Nasua narica*. *Mammalian Species* 487:1-10.
- Harrison, R., D. J. Barr y J. W. Dragoo. 2002. A comparison of population survey techniques for swift foxes (*Vulpes velox*) in New Mexico. *American Midland Naturalist* 148:320-337.
- Konecny, M. J. 1989. Movement patterns and food habits of four sympatric carnivore species in Belize, Central America. In *Advances in Neotropical Mammalogy*, K. H. Redford y J.

- F. Eisenberg (eds.) Sandhill Crane. Gainesville, Florida. p. 243-264.
- Lira-Torres, I. 2006. Abundancia, densidad, preferencia de hábitat y uso de los vertebrados en la Tuza de Monroy, Santiago Jamiltepec, Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología* 10:41-66.
- Lyra-Jorge, M. C., G. Ciochete, V. R. Pivello y S. T. Meirelles. 2008. Comparing methods for sampling large- and medium-sized mammals: camera trap and track plots. *European Journal of Wildlife Researches* 54:739-744.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Chapman and Hall, London. 179 p.
- Majer, J. D. 1983. Ants: bio-indicator of minesite rehabilitation, land-use, and land conservation. *Environmental Management* 7:375-383.
- March, I. J. y M. Aranda. 1992. Mamíferos de la selva lacandona, Chiapas. In *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigaciones para su conservación*. M. A. Vázquez-Sánchez y M. A. Ramos-Olmos (comps.) Publicaciones Especiales Ecosfera 1. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, México, D.F. p. 201-220.
- McErlean, A. J., S. G. O'Connor, J. A. Mihursky y C. I. Gibson. 1973. Abundance, diversity and seasonal patterns of estuarine fish populations. *Estuarine and Coastal Marine Science* 1:19-36.
- Medellín, R. A. 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8:780-799.
- Mendoza-Durán, A. 2005. *Dasybus novemcinctus*. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coords.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 117-118.
- Olguín-Monroy, H., L. León Paniagua, U. M. Samper-Palacios y V. Sánchez-Cordero Dávila. 2008. Mastofauna de la región de los Chimalapas, Oaxaca, México. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, vol. II. E. Espinoza-Medinilla, C. Lorenzo-Monterrubio y J. Ortega (eds.) Publicaciones especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D. F. p. 165-216.
- Peet, R. K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Reviews Ecology and Systematic* 5:285-307.
- Pérez, E. M. 1992. *Agouti paca*. *Mammalian Species* 404:1-7.
- Robinson, J. G. y K. H. Redford. 1986. Body size, diet, and population density of Neotropical forest mammals. *The American Naturalist* 128:665-680.
- Sánchez, F., P. Sánchez-Palomino y A. Cadena. 2004. Inventario de mamíferos en un bosque de los Andes centrales de Colombia. *Caldasia* 26:291-309.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2001. Protección ambiental, especies de flora y fauna silvestre de México, categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, y lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 6 de marzo.
- Servin, J. y E. Chacón. 2005. *Canis latrans*. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coords.) Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p.349-350.
- Servin, J. y E. Chacón. 2005a. *Urocyon cinereoargenteus*. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coords.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 354-355.
- Soberón, J. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Sunquist, M. E., F. Sunquist y D. E. Danake. 1989. Ecological separation in a Venezuelan Llanos carnivore community. In *Advances in Neotropical Mammalogy*, K. H. Redford y J. F. Eisenberg (eds.) Sandhill Crane, Gainesville, Florida. p. 197-232.
- Valenzuela-Galván, D. 2005. *Procyon lotor*. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coords.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 415-417.
- Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 2005. *Mammals species of the world, a taxonomic and geographic reference*, tercera edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland. 2142 p.
- Zapata-Ríos, G., E. Araguillín y J. P. Jorgenson. 2002. Caracterización de la comunidad de mamíferos no voladores en las estribaciones orientales de la cordillera del Kutukú, Amazonia ecuatoriana. *Mastozoología Neotropical* 13:227-238.



Recolonización del archipiélago de San Benito, Baja California, por el lobo fino de Guadalupe

The re-colonization of the Archipelago of San Benito, Baja California, by the Guadalupe fur seal

Manuel Esperón-Rodríguez^{1✉} y Juan Pablo Gallo-Reynoso²

¹Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán 04510 México, D.F., México.

²Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo, A.C., Unidad Guaymas. Carretera a Varadero Nacional Km. 6.6, 85480 Guaymas, Sonora, México.

✉ orcamefoca@yahoo.com.mx

Resumen. El objetivo de este artículo es analizar el estado actual de la recolonización del archipiélago de San Benito por el lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi*). El archipiélago tiene una gran importancia para esta especie, ya que puede consolidarse en un futuro como otro sitio de reproducción, lo que implicaría un gran avance en su recuperación natural. El incremento y la estructura poblacional, el comportamiento alimenticio, la duración de los viajes de alimentación (que evidencian una fuente importante de alimento cercana) y la atención a las crías son factores que permiten analizar y estudiar el proceso de crecimiento de San Benito como una nueva colonia reproductiva. Esta expansión del territorio puede ser reflejo de la naturaleza gregaria de la especie y la fidelidad hacia los sitios reproductivos. La importancia de este trabajo radica en que es una descripción inicial de la recolonización de una especie que estuvo a punto de desaparecer. Puede esperarse que el número de individuos en el archipiélago continúe aumentando, ya que es poco probable que a corto plazo el espacio reproductivo y la disponibilidad de alimento limiten el nacimiento de crías y el crecimiento de la población.

Palabras clave: *Arctocephalus townsendi*, incremento poblacional, estructura poblacional, comportamiento alimenticio, viajes de alimentación, crías.

Abstract. The aim of this paper is to analyze the re-colonization process of the San Benito Archipelago by the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*). The archipelago is of great importance for the species, since it can be consolidated in the future as a breeding colony, which would imply a great achievement for the fur seal's natural recovery. Population growth, population structure, feeding behavior, foraging trips duration (which shows an important feeding area near), behavior and pup attendance, are characteristics that help analyze and study this process; where San Benito grows as a colony and, therefore, is established as a new breeding colony. Furthermore, this expansion of the breeding territory might reflect the gregarious nature of the species, and fidelity to breeding areas as well. The importance of this work is that it is an initial description of the re-colonization of a species that almost disappears. It can be expected to continue increasing the number of individuals at the archipelago, since it is unlikely that in a short period of time, the breeding territory and the food availability limit the birth of offspring and the population growth.

Key words: *Arctocephalus townsendi*, population growth, population structure, feeding behavior, foraging trips, pups.

Introducción

El lobo fino de Guadalupe es un otárido que vive en zonas templadas y se reproduce en islas (Bonner, 1984). La coloración del macho adulto es café oscuro con pelaje de tono más claro en la melena, mientras que las hembras son de color café o chocolate a café grisáceo. Su nariz, muy distintiva para esta especie, es puntiaguda. El macho adulto

promedio mide 2.2 m de largo y pesa alrededor de 188 kg, aunque hay ejemplares que pesan hasta 225 kg (Fig. 1). La hembra adulta promedio mide 1.5 m de longitud, pesa 49 kg y algunas llegan a pesar 60 kg. Se desconoce su longevidad, pero se cree que los machos pueden vivir más de 13 años, mientras que las hembras alcanzan hasta 23 años de edad (Gallo-Reynoso, 1994).

Aparentemente, su explotación empezó a finales del siglo XVIII y principios del XIX con la matanza de 8 300 lobos finos en el archipiélago de San Benito (Townsend, 1924; Weber et al., 2004). Debido a la intensiva cacería



Figura 1. Macho adulto de lobo fino de Guadalupe en la isla del Oeste del archipiélago de San Benito (fotografía Gallo-Reynoso, J. P.).

comercial por su piel, fue casi exterminado durante ese periodo. Se estima que entre 1700 y 1848, al menos 52 000 lobos finos fueron cazados en islas del Pacífico de México y de Estados Unidos de América (Weber et al., 2004), y para 1894 se declaró comercialmente extinto (Townsend, 1931). Fue redescubierto en 1954 con el avistamiento de 14 individuos en isla Guadalupe (Hubbs, 1956; Peterson et al., 1968; Gerber y Hilborn, 2001).

Durante el tiempo en que los cazadores arrasaron con las poblaciones de lobo fino, el aislamiento geográfico, la reproducción en las islas y su comportamiento críptico, fueron los factores clave que permitieron su supervivencia (Gallo-Reynoso, 1994).

Se estima que el tamaño de la población antes de su explotación pudo haber sido de 20 000 individuos (Fleischer, 1978a, 1978b,) o incluso hasta de 200 000 individuos (Hubbs, 1979). Estas estimaciones están basadas en consideraciones históricas, en el tamaño de hábitat disponible, los datos y registros de cacería, y en comparaciones del crecimiento poblacional y la densidad del lobo fino de Guadalupe con otras especies de lobo fino del hemisferio sur. Sin embargo, la literatura sugiere que el mínimo poblacional debió ser de 30 000 lobos finos, basándose en el tamaño del hábitat (20 000 en isla Guadalupe y 10 000

en otros lugares) y en los registros de navegación del siglo XIX (Seagars, 1984).

Aunque la distribución de la especie antes de su explotación en el siglo XIX no está bien documentada, se sugiere que aproximadamente fue de 2 400 km, desde las islas Revillagigedo, México (18°N) hasta la bahía de Monterey, California, EUA (37° N) (Townsend, 1924; Hamilton, 1951), incluso podría haberse distribuido hasta isla Farallón, California (38° N) (Starks, 1922). Probablemente, los sitios de reproducción estaban en las islas del Canal (Walter y Craig, 1979), Guadalupe, San Benito, Cedros y tal vez hasta isla Socorro (en el archipiélago de Revillagigedo) (Berdegue, 1956; Peterson et al., 1968; Repenning et al., 1971; Weber et al., 2004). En la actualidad se estima un tamaño poblacional de 14 426 individuos, con una tasa de crecimiento de 17.8% al año (Gallo-Reynoso, com. pers., septiembre, 2010).

Hasta hace poco, su reproducción sólo ocurría en isla Guadalupe, pero en 1997 se encontró en el archipiélago de San Benito una nueva colonia reproductiva con cerca de 300 individuos (Maravilla-Chávez y Lowry, 1999). Para el año 2000, el número de individuos era aproximadamente de 500 (Auriol-Gamboa y Hernández, 2001).

La expansión del territorio reproductivo y el incremento del tamaño de la población, hace que el lobo fino

de Guadalupe interactúe con otras especies de pinnípedos presentes en la región [lobo marino de California (*Zalophus californianus californianus*), elefante marino del norte (*Mirounga angustirostris*) y foca común (*Phoca vitulina*)], lo cual, por una superposición de nichos, podría afectar el tamaño poblacional, su biología reproductiva y su alimentación; aunque para el caso particular del lobo fino de Guadalupe la información es escasa. Tanto en isla Guadalupe como en el archipiélago de San Benito se ha registrado que los lobos finos se alimentan principalmente de calamares y algunas especies de peces (Gallo-Reynoso, 1994; Camacho Ríos, 2004; Aurióles-Gamboa y Camacho-Ríos, 2007; Esperón-Rodríguez, 2008).

Arctocephalus townsendi se encuentra protegida por la legislación mexicana dentro de la NOM-059-ECOL-2001 (SEMARNAT, 2002) como especie vulnerable y sujeta a protección especial y está clasificada como vulnerable en la lista roja de la UICN (IUCN, 2011).

Materiales y métodos

Área de estudio. Se localiza a 31.5 km de isla Cedros y a 130 km de la península de Baja California. El archipiélago se encuentra sobre una larga plataforma continental que se extiende de la bahía Sebastián Vizcaíno en la península de Baja California, incluyendo isla Cedros, y se encuentra en el borde de esta plataforma, justo antes de un abrupto incremento de profundidad de hasta 2 000 m o más. Este archipiélago forma un grupo de 3 islas mayores y numerosas isletas y rocas expuestas, todas ellas de origen volcánico: isla del Este (28°18'14" N, 115°32'42" O); isla del Centro (28°18'12" N, 115°34'42" O) e isla del Oeste (28°18'22" N, 115°35'43" O). Estas islas presentan numerosas cuevas, hendiduras, bóvedas, bloques basálticos y algunas áreas con acantilados de hasta 30 m. Las 3 se hallan separadas por 2 canales, el Canalón o canal de

Peck y el canal del Orguloso. Todas las islas se encuentran rodeadas de aguas con profundidades promedio de 13-55 m, con varios arrecifes al noroeste y rocas expuestas, y grandes bosques de algas marinas (*Macrocystis pyrifera*) que se extienden hasta una milla de la costa (Esperón-Rodríguez, 2008) (Fig. 2).

Durante junio y julio del 2007 se censó el archipiélago por el método de conteo directo. Se registraron todos los animales observados, considerando edad, sexo y estado reproductivo, basados en las descripciones de Gallo-Reynoso (1994). Asimismo, se calculó la densidad poblacional y se estimó el crecimiento de la población y la tasa bruta de natalidad (tomando datos de Maravilla-Chávez y Lowry (1999), Aurióles-Gamboa y Hernández (2001), Gallo-Reynoso et al. (2004, 2005) y el censo del verano del 2007).

Se recolectaron muestras de excretas y de regurgitaciones de lobo fino para determinar los componentes de su alimentación. Las muestras se remojaron por 24 horas en una solución de 1 parte de detergente líquido por 100 partes de agua marina para permitir la emulsificación de la materia orgánica digerida. Se separaron las partes duras en 3 tamices (luz de malla de 2.0, 1.4, 1.0 y 0.45 mm). Los picos de calamar, los otolitos, las porciones blandas y los parásitos se conservaron en alcohol etílico al 70%. Posteriormente se revisó el material separado y se determinaron los picos de calamar y los otolitos en buen estado bajo microscopio estereoscópico de 10 y 20 aumentos. Se midió el rostro superior e inferior de los picos de calamar para estimar la longitud del manto (mm) y el peso (gr) utilizando las curvas de crecimiento de las especies de calamar propuestas por Wolff (1984).

Se midieron los territorios reproductivos y las hembras presentes por territorio, también la actividad dentro del territorio (por medio de la elaboración de etogramas). Además, se tomaron datos sobre la atención a las crías por parte de las hembras (frecuencia y duración del amamantamiento, exigencia alimentaria, reconocimiento madre-cría

Cuadro 1. Especies de calamares y peces encontrados en la dieta del lobo fino de Guadalupe en el archipiélago de San Benito, Baja California, en el verano de 2007

<i>Nombre común</i>	<i>Nombre científico</i>	<i>Nombre en inglés</i>	<i>Familia</i>
Calamar común	<i>Loligo opalescens</i>	Opalescent inshore squid	Loliginidae
Calamar de Hokkaido	<i>Onychoteuthis banksii</i>	Hooked squid	Onychoteuthidae
Calamar gigante/ de Humboldt	<i>Dosidicus gigas</i>	Giant/jumbo squid	Ommastrephidae
Calamar	<i>Histioteuthis dofleini</i>	Flower vase jewell squid	Histioteuthidae
Enoploluria orejuda	<i>Pterygioteuthis giardi</i>	Roundear enope squid	Enoploteuthidae
Pota luminosa	<i>Symplectoteuthis luminosa</i>	Luminous flying squid	Ommastrephidae
Pez lagarto	<i>Synodus lucioceps</i>	California lizardfish	Synodontida
Sapo cabezón	<i>Porychthys notatus</i>	Plainfin midshipman	Batrachoididae

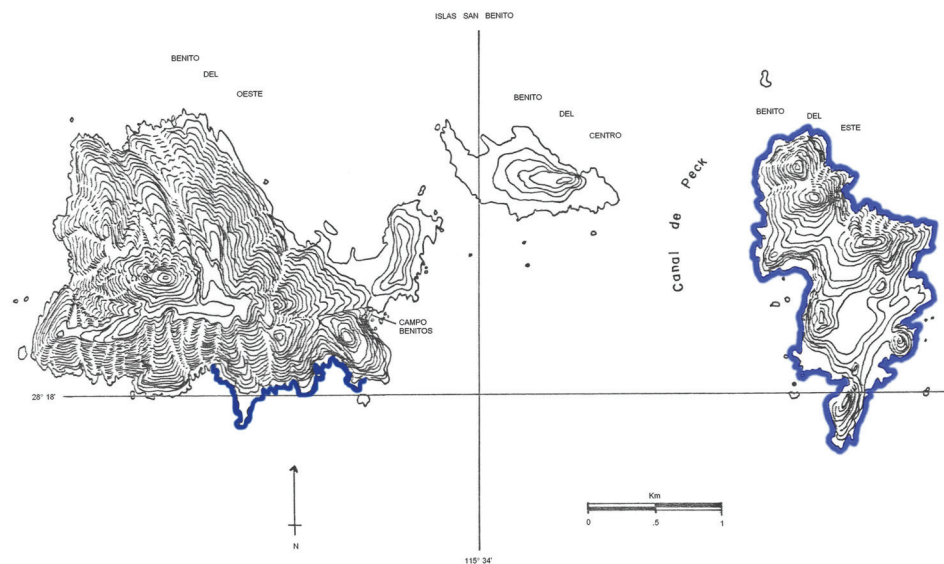


Figura 2. Archipiélago de San Benito con las áreas ocupadas por el lobo fino de Guadalupe (tomado de Esperón-Rodríguez, 2008).

y estimación de la duración de los periodos en tierra). Se estimó la duración de los viajes de alimentación de las hembras en el mar y se comparó con la duración de los viajes de las hembras de isla Guadalupe.

Resultados

Para el periodo 1997-2000 se calculó una tasa de crecimiento poblacional (r) de 22.31%, mientras que la del 2000-2007 fue de 21.34%. El promedio de crecimiento poblacional para el periodo 1997-2007 fue de 21.63%. La tasa bruta de natalidad (b) fue de 7.13 para el verano de 2007 y una población total estimada de 2 227 animales en el archipiélago, con una densidad poblacional para las áreas ocupadas por lobos finos de más de 4 individuos/100 m². El porcentaje de machos adultos fue de 7.81%, machos subadultos 13.16%, juveniles 37.22%, hembras 33.9% y crías 0.72%.

Se determinaron 6 especies de calamar de 5 familias en las muestras recolectadas: *Loligo opalescens*, *Onychoteuthis banksii*, *Dosidicus gigas*, *Histioteuthis dofleini*, *Pterygioteuthis giardi* y *Symplectoteuthis luminosa* y 2 especies de peces *Synodus luciocephalus* y *Porychthys notatus* (Cuadro 1). La principal especie en la alimentación del lobo fino es *L. opalescens* con una frecuencia calculada mayor al 80%.

A pesar de que se encontraron pocos machos adultos, se observaron territorios con condiciones óptimas para la reproducción. El comportamiento de los individuos en el archipiélago de San Benito y en la isla Guadalupe fue similar. Las hembras emplearon la mayor parte del tiempo

en dormir o descansar y en amamantar a la cría; las crías pasaron más tiempo descansado, llamando a su madre y acicalándose, y el macho, descansando o durmiendo y en las actividades involucradas con el cuidado del territorio. El promedio de los viajes de alimentación para las 4 hembras fue de 4.58 ± 2.22 días y un promedio de 1.88 ± 2.09 días permaneciendo en tierra, pasando el 23.77% en tierra y el 76.23% del tiempo en el mar alimentándose.

Discusión

Gallo-Reynoso et al. (2004) estimaron una tasa de crecimiento $r = 0.137$ de 1955-1993; para el verano del 2007 se calculó una tasa $r = 0.216$. Lo cual refleja un claro éxito reproductivo en la población de lobos finos, así como el proceso de inmigración hacia el archipiélago y la recolonización de antiguas zonas donde antes habitaban.

Roux (1987) describió 4 estados sucesivos en el proceso de recolonización del lobo fino subantártico después de su explotación: 1), supervivencia; 2), establecimiento; 3), recolonización y 4), madurez.

Es probable que la colonia de San Benito ($r = 0.216$) se encuentre en el estado de recolonización, característico de altas tasas de incremento resultantes de la inmigración (Shaughnessy et al., 1995) y que la población de isla Guadalupe ($r = 0.12$) (Gallo-Reynoso, com. pers., septiembre, 2010) se encuentre recientemente progresando del estado 2 ($0.05 < r < 0.10$) al estado 3 ($r < 0.15$). El típico estado 3 muestra tasas de incremento muy altas ($r > 0.20$) como resultado de la inmigración local. En el caso de San Benito, como la población recibe inmigrantes de Guadalupe, y el espacio

no parece limitar la expansión de la colonia, el número de lobos finos podría seguir aumentando. En el caso de isla Guadalupe, si la población se encuentra fluctuando cerca de un nivel constante, podría ser evidencia de que está alcanzando el estado de madurez (Roux, 1987).

Sin embargo, si las tasas de nacimiento y supervivencia se mantienen constantes o se incrementan cuando hay bajas densidades, el riesgo de extinción es entonces más bajo que cuando estas tasas disminuyen en bajas densidades (Gerber y Hilborn, 2001). Aunque en el caso del lobo fino de Guadalupe la tasa de nacimientos (b) disminuyó (en 1997, $b = 35.16$; en 2004, $b = 66.35$; en 2005, $b = 7.56$ y en 2007, $b = 7.13$; Esperón-Rodríguez, 2008), mantuvo densidades altas por la llegada de nuevos individuos al archipiélago. Estos individuos provenientes de la población de isla Guadalupe (la cual es mucho más grande que la de San Benito) hacen que una migración de individuos reproductivos, aun en pequeña escala, opaque el incremento en la producción de crías debido al reclutamiento de adultos nacidos localmente (Boyd, 1993), lo cual puede reflejarse en la reducción de la tasa bruta de natalidad, la cual disminuyó de 1997 a 2007, mientras que aumentó el número de individuos de la población.

Es importante mencionar que en 1997 se dio el fenómeno de El Niño. Las condiciones pelágicas fueron muy pobres, por lo que una porción de la población de isla Guadalupe pudo haber migrado a San Benito, donde había mayor probabilidad de encontrar alimento (Gallo-Reynoso, com. pers., septiembre, 2010). Esta migración, sin ser forzosamente una evidencia real del crecimiento poblacional en el archipiélago, aumentó la tasa bruta de natalidad de ese año.

Gerber y Hilborn (2001) mencionan que el riesgo de extinción de los otáridos es un tema de interés importante para la conservación de las especies; asimismo, señalan que catástrofes como sequías, incendios, eventos como el de El Niño, epidemias, invasiones por nuevos competidores o depredadores, o la alteración del ambiente por parte del hombre, tienen el potencial para aumentar el riesgo de extinción de la especie. Incluso podría suponerse que para el caso del lobo fino de Guadalupe, tras una historia de cacería extensiva, este riesgo aumentaría; sin embargo, a pesar de las reducciones poblacionales repetidas y significativas durante los siglos pasados, su diversidad genética es relativamente alta en la población actual (Weber et al., 2004) y ésta se encuentra en aumento y expandiendo el territorio reproductivo (Gallo-Reynoso, 1994; Maravilla-Chávez y Lowry, 1999; Aurióles-Gamboa y Hernández, 2001; Esperón-Rodríguez, 2008).

Aunque la población del lobo fino en San Benito ha aumentado rápidamente, la mayoría de los individuos observados fueron juveniles y hembras. Los juveniles con-

formaron la mayor parte de la población [esta categoría suele ser la dominante en los procesos de colonización (Baker, 1978)] durante el verano del 2007. Hay que considerar que el alto número de individuos jóvenes puede ser un factor determinante en la tasa de crecimiento de la población (Lima y Páez, 1997). Baker (1978) sugirió que los individuos jóvenes, debido a su comportamiento nómada, extienden sus desplazamientos en áreas muy grandes y así migran de una colonia reproductiva a otra, siendo implícito que se conviertan en la categoría de edad dominante en las nuevas áreas colonizadas. Así, una población pequeña y en aumento estará compuesta primariamente por individuos jóvenes con una distribución que tienda a las categorías de menor edad; esta tendencia es menos marcada si el tamaño de la población se mantiene en equilibrio (Charlesworth, 1980).

Aún así, el alto porcentaje de individuos jóvenes podría indicar que la colonia de San Benito no se ha consolidado aún como una colonia reproductiva, y que se mantiene como un lugar de descanso, probablemente cercano a una importante zona de alimentación. Esto también refleja la importancia de la inmigración de individuos jóvenes a la población en el archipiélago, donde el cambio en la estructura poblacional puede representar una tendencia a recuperar la que tenía la población antes de su explotación, como pasó en isla Guadalupe (Torres-García, 1991).

Pomeroy et al. (2000) mencionan que las colonias reproductivas tradicionales se usan repetidamente; así, muchas de las colonias ocupadas en el presente, ya lo fueron históricamente; pero mientras la población aumenta, el uso de las colonias va cambiando, con la expansión de algunas, el establecimiento de nuevas y la desaparición de otras. El proceso de recolonización y el incremento en la población del lobo fino en San Benito puede adjudicarse a las altas densidades que se han alcanzado en isla Guadalupe, aunque esta isla no esté totalmente colonizada.

Existen diversos factores que pueden afectar la selección o establecimiento de sitios de reproducción, como la fidelidad al sitio reproductivo (Lunn y Boyd, 1991; Boyd, 1993), el comportamiento gregario de la especie (Bonner, 1968), la proximidad y disponibilidad de fuentes de alimento (Boyd, 1991; Harcourt y Davis, 1997), el grado de disturbio humano (Taylor et al., 1995), la topografía del lugar (Gentry, 1998) y las condiciones fisiográficas adecuadas para ejercer las estrategias reproductivas típicas de la especie (Gallo-Reynoso, 1994).

Probablemente, la expansión gradual del territorio reproductivo en San Benito es un reflejo de la naturaleza gregaria de la especie, así como de la fidelidad hacia los sitios de reproducción (Boyd, 1993); no parece posible que a corto plazo, la perturbación antropogénica y el comportamiento gregario de la especie sean factores que se contrapongan y

eviten que San Benito se consolide como colonia reproductiva. De igual manera, no parece que la carencia o lejanía de fuentes de alimento sean un obstáculo, ya que el aumento poblacional y la duración de los viajes de alimentación de las hembras evidencia una fuente importante de alimento cerca del archipiélago.

Hay que enfatizar que las hembras de lobo fino muestran un alto grado de fidelidad a sitios de reproducción particulares (Lunn y Boyd, 1991). La fidelidad a los sitios de reproducción, incluso persiste cuando la crianza previa no ha sido exitosa, y la mayoría de los sitios de crianza no cambian a lo largo del tiempo (Pomeroy et al., 2000). Esta fidelidad, puede explicar por qué los nacimientos en el archipiélago son tan bajos actualmente. Sin embargo, se puede esperar que vayan en aumento, en especial si los individuos jóvenes que están inmigrando llegan a reproducirse exitosamente en San Benito.

La población de lobo fino puede seguir incrementándose, ya que es poco probable que a corto plazo el espacio reproductivo y la disponibilidad de alimento limiten el nacimiento de crías y el crecimiento poblacional del lobo fino de Guadalupe en el archipiélago de San Benito, hasta que la población llegue a ser significativamente grande (Page y Welling, 2003). Las características y la calidad del sitio reproductivo probablemente determinarán la densidad local de animales que podrán usarlo (Pomeroy et al., 2000).

La importancia de este trabajo radica en que es una descripción inicial del proceso de recolonización de una especie que estuvo a punto de extinguirse. Debido a que el número de individuos continúa siendo bajo en San Benito, algunos datos no reflejan de manera real el comportamiento de la especie en el archipiélago, aunque la información pudo ser comparada con la de isla Guadalupe. Sería conveniente realizar un seguimiento de la información obtenida para corroborar los resultados y describir el escenario de San Benito en el futuro cercano.

Agradecimientos

A la Cooperativa de Pescadores Nacionales de Abulón, que proporcionó apoyo logístico en el Archipiélago de San Benito. Por el apoyo de CONACYT y la financiación de la CIAD-Guaymas. Los censos y recopilación de muestras se llevaron a cabo bajo el permiso Núm. 06801/06 SEMARNAT, México.

Literatura citada

Aurioles-Gamboa, D. y C. Hernández. 2001. Tamaño y estructura invierno-verano de las poblaciones de pinnípedos de las islas San Benitos, B.C. México, 1999-2001. XXVI Reunión Internacional para el estudio de los Mamíferos

- Marinos, Ensenada, Baja California., México. 6-10 de mayo, 2001.
- Aurioles-Gamboa, D. y F. J. Camacho-Ríos. 2007. Diet and feeding overlap of two otarids, *Zalophus californianus* and *Arctocephalus townsendi*: Implications to survive environmental uncertainty. *Aquatic Mammals* 33:315-326.
- Baker, R. 1978. *The Evolutionary Ecology of Animal Migration*. Hodder & Stoughton, London, 1012 p.
- Berdegúe, A. J. 1956. La foca fina, el elefante marino y la ballena gris en Baja California y el problema de su conservación. *Ediciones del Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables* 14:1-38.
- Bonner, W. N. 1968. The fur seal of South Georgia. *British Antarctic Survey Scientific Reports*, London. p. 56-81.
- Bonner, W. N. 1984. Lactation strategies in pinnipeds: problems for a marine mammalian group. *Symposia of the Zoological Society of London* 51:253-272.
- Boyd, I. L. 1991. Environmental and physiological factors controlling the reproductive cycles of pinnipeds. *Canadian Journal of Zoology* 69:1135-1148.
- Boyd, I. L. 1993. Pup production and distribution of breeding Antarctic fur seal (*Arctocephalus gazelle*) at South Georgia. *Antarctic Science* 5:17-24.
- Camacho-Ríos, F. J. 2004. Estructura alimentaria y posición trófica de dos especies de otáridos *Zalophus californianus* y *Arctocephalus townsendi*, en las islas San Benito, B.C. México. Tesis, Maestría en Ciencias, Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz, Baja California Sur. 94 p.
- Charlesworth, B. 1980. *Evolution in age-structured populations*. Cambridge University Press. 300 p.
- Esperón-Rodríguez, M. 2008. Estado actual del lobo fino de Guadalupe (*Arctocephalus townsendi* Merriam, 1897) en el archipiélago de San Benito, Baja California: tamaño de la población, biología reproductiva y alimentación. Tesis, Maestría Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, D.F. 56 p.
- Fleischer, L. A. 1978a. Guadalupe fur seal. *In* Marine mammals of eastern north Pacific and Arctic waters, D. Haley (ed.). Pacific Search, Seattle, Washington. p.160-165.
- Fleischer, L. A. 1978b. The distribution, abundance, and population characteristics of the Guadalupe fur seal, *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897). Thesis dissertation. University of Washington, Seattle. 93 p.
- Gallo-Reynoso, J. P. 1994. Factors affecting the population status of Guadalupe fur seal. *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897) at Isla Guadalupe. Baja California, Mexico. Ph.D. dissertation, University of California, Santa Cruz. 199 p.
- Gallo-Reynoso, J. P., M. O. Maravilla-Chávez y A. L. Figueroa-Carranza. 2004. La población del lobo fino de Guadalupe, *Arctocephalus townsendi*, en México. VII Congreso

- Nacional de Mastozoología, 8-12 de noviembre de 2004. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas.
- Gallo-Reynoso, J. P., B. J. Le Boeuf, B.J., A. L. Figueroa-Carranza y M. O. Maravilla-Chávez. 2005. Los pinnípedos de isla Guadalupe. *In* Isla Guadalupe. Restauración y conservación, K. Santos del Prado y E. Peters (eds.). Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, México, D.F. p. 171-201.
- Gentry, R. L. 1998. Behavior and ecology of the northern fur seal. Princeton University Press, New Jersey. 392 p.
- Gerber, L. R. y R. Hilborn. 2001. Catastrophic events and recovery from low densities in population of otariids: implication for risk of extinction, *Mammal Review* 31:131-150.
- Hamilton, A. 1951. Is the Guadalupe fur seal returning? *Natural History* 60:90-96.
- Harcourt, R. y L. Davis. 1997. The use of satellite telemetry to determine fur seal foraging areas. *In* Marine mammal research in the southern hemisphere, vol. 1. Status, ecology and medicine, M. Hindell y C. Kemper (eds.) Beatty, Surrey. p. 137-142.
- Hubbs, C. L. 1979. Guadalupe fur seal. FAO. Advisory Committee on Mar. Res. Research. Working Party on Marine Mammals, FAO Fisheries Series 5:24-27.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2011. IUCN red list of threatened species. ver. 2011.1 <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/search>; 17.I.2011.
- Lima, M. y E. Páez. 1997. Demography and population dynamics of South American fur seals, *Journal of Mammalogy* 78:914-920.
- Lunn, N. J. y I. L. Boyd. 1991. Pupping-site fidelity of Antarctic fur seals at Bird Island, South Georgia, *Journal of Mammalogy* 72:202-206.
- Maravilla-Chávez, M. O. y M. S. Lowry. 1999. Incipient breeding colony of Guadalupe fur seals at Isla Benito del Este, Baja California, Mexico, *Marine Mammal Science* 15:239-241.
- Page, B. y A. Welling. 2003. Population status and breeding season chronology of Heard Island fur seal. *Polar Biology* 26:219-224.
- Peterson, R. S., C. L. Hubbs, R. L. Gentry y R. L. DeLong. 1968. The Guadalupe fur seal: habitat, behavior, population size, and field identification. *Journal of Mammalogy* 49:665-675.
- Pomeroy, P. P., S. D. Twiss y C. D. Duck. 2000. Expansion of a grey seal (*Halichoerus grypus*) breeding colony: changes in pupping site use at the Isle of May, Scotland. *Journal of Zoology* 250:1-12.
- Repenning, C. A., R. Peterson y C. Hubbs. 1971. Contribution to the systematics of the southern fur seal, with particular reference to the Juan Fernandez and Guadalupe species. *In* Antarctic pinnipedia. Antarctic Research Series 18, W. H. Burt (ed.). American Geophysical Union, Washington, D.C. p. 1-34.
- Roux, J. P. 1987. Recolonization processes in the subantarctic fur seal, *Arctocephalus tropicalis*, on Amsterdam Island. *In* Status, biology, and ecology of fur seals, NOAA Technical Report NMFS 51, J. P. Croxall y R. L. Gentry (eds.). National Marine Fisheries Service, Seattle, Washington. p. 189-194.
- Shaughnessy, P. D., S. D. Goldsworthy y J. A. Libke. 1995. Changes in the abundance of New Zealand fur seals, *Arctocephalus forsteri*, on Kangaroo Island, South Australia, *Wildlife Research* 22:201-215.
- Seagars, D. J. 1984. The Guadalupe fur seal: A status review, National Marine Fisheries Service. Southwest Region. 29 p.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. NOM-059-2001. Norma Oficial Mexicana para la 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. Diario Oficial de la Federación, 6 de marzo.
- Starks, E. C. 1922. Records of the capture of fur seals on land in California, *California Fish and Game* 8:155-160.
- Taylor, R. H., K. J. Barton, P. R. Wilson, B. W. Thomas y B. J. Karl. 1995. Population status and breeding of New Zealand fur seals (*Arctocephalus forsteri*) in the Nelson – northern Marlborough region, 1991–94, *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 29:223-234.
- Torres-García, A. 1991. Estudio demográfico del lobo fino de Guadalupe *Arctocephalus townsendi* (Merriam, 1897) en la isla Guadalupe, B. C. México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 78 p.
- Townsend, C. H. 1924. The northern elephant seal and the Guadalupe fur seal. *Natural History* 24:566-578.
- Townsend, C. H. 1931. The fur seal of the California islands with new descriptive and historical matter. *Zoologica* 9:443-457.
- Walter, P. L. y S. Craig. 1979. Archeological evidence concerning the prehistoric occurrence of sea mammals at Point Benett, San Miguel Island, California Fish and Game 65:50-54.
- Weber, D. S., B. S. Stewart y N. Lehman. 2004. Genetic Consequences of a severe population bottleneck in the Guadalupe fur seal (*Arctocephalus townsendi*), *Journal of Heredity* 95:144-153.
- Wolff, G. 1984. Identification and estimation of size from the beaks of eighteen species of cephalopods from the Pacific Ocean, Technical Report NMFS. U.S. Department of Commerce. NOAA, Washington, D.C. p 17-50.



Effects of change in primary forest cover on armadillo (*Cingulata*, *Mammalia*) burrow use in the Central Amazon

Efectos del cambio en la cobertura de bosque primario sobre el uso de las madrigueras por los armadillos (*Cingulata*, *Mammalia*) en la Amazonia Central

María Clara Arteaga^{1, 3}✉ and Eduardo Venticinque^{1, 2}

¹Departamento de Ecología, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Ap. Postal 478, CEP 69083-000 Manaus, Brazil

²Universidade Federal do Rio Grande do Norte. Centro de Biociências, Departamento de Biologia. Campus Universitário, Lagoa Nova, 59078-900. Natal, Brasil.

³Current address: Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-275, 04510 México, D. F. México.

✉ mcarteaga@ecologia.unam.mx; mariaclaraarteaga@yahoo.com

Abstract. Transformation of primary forest to other vegetation types alters the availability and distribution of resources, and thus affects their use by species that inhabit the forest. Although armadillos are important earthmover mammals in the Amazon forest, and their burrows play an important physical and ecological role in the ecosystem, the impact of loss of primary forest cover on these organisms has been poorly understood. In order to evaluate the effects of change in the primary forest cover on burrow use by armadillos, we performed 2 censuses in 33 plots within 12 sites of different vegetation cover characteristics, and recorded burrow density and current use. A total of 109 armadillo burrows were found; the sites with higher percentages of primary forest cover showed a larger number of active burrows, although burrow density and the probability of establishing new burrows remained unaffected by this variable. Our results show that areas with higher quantities of primary forest habitat show more intense use by armadillos, probably due to the permanence time of individuals. These findings suggest that the viability of armadillo populations, as well as the role that these animals play within the ecosystem, may be affected in disturbed areas.

Key words: Dasypodidae, Brazil, fragmentation, habitat use, mammals.

Resumen. La transformación del bosque primario a otro tipo de vegetación cambia la disponibilidad y distribución de los recursos, afectando su uso por especies que habitan el bosque. Los armadillos son el principal grupo de mamíferos escavadores del Amazonas y sus madrigueras cumplen un papel físico y ecológico en el ecosistema. Sin embargo, no se conoce el impacto de la pérdida del bosque sobre estos organismos. Con el fin de evaluar el efecto de los cambios en la cobertura de bosque primario sobre el uso de sus madrigueras, realizamos 2 censos en 33 parcelas dentro de 12 localidades con diferentes coberturas vegetales y reportamos la densidad y el estado de uso de las madrigueras. Encontramos 109 madrigueras y observamos un mayor número de éstas activas en áreas con mayor cobertura de bosque primario. Entre tanto, la densidad y la probabilidad de fundar nuevas madrigueras no se vio afectada por el tipo de cobertura forestal. Nuestros resultados indican que áreas con mayor cobertura de bosque primario exhiben un uso más intenso por armadillos, probablemente por una mayor permanencia de los individuos. Esto sugiere que la viabilidad de las poblaciones de armadillos y el papel que desempeñan en el ecosistema, puede verse afectado en áreas con hábitat modificado.

Palabras clave: Dasypodidae, Brasil, fragmentación, uso del hábitat, mamíferos.

Introduction

A major consequence of fragmentation is the reduction in habitat quality caused by the transformation of the original vegetation cover to other vegetation types (Fahrig, 2003). This transformation may affect the permanence

time and habitat use patterns of organisms in modified environments and, in turn, implies alterations to the richness and composition of species (O'Dea and Whittaker, 2007; Barragán et al., 2011; Narendra et al., 2011), demography of populations (Holland and Bennett, 2010), genetic structure and diversity (Gibbs, 2001; Dharmarajan et al., 2009), and ecological interactions (Laakkonen et al., 2001; Jorge and Howe, 2009).

Tropical regions have been subject to a substantial

reduction in forest cover, resulting in modified environmental conditions for the native fauna. For example, habitat loss due to deforestation in southern Mexico has caused the local extinction of large mammals that were important to the dispersal of fruits and seeds of tropical trees (Melo et al., 2010), while the primary forest of the Amazon that has been exposed to deforestation led mainly by the cultivation of soybean and clearance for cattle pastures (Fearnside, 2003). Changes in vegetation cover can affect the habits and behavior of a variety of organisms, but whether such changes in habitat conditions are positive or negative depends on the individual species involved. While some mammal and insectivorous bird species of the understory are vulnerable to forest cover alterations (Bierregaard and Stouffer, 1997; Michalski and Peres, 2007; Jorge, 2008), others have responded positively to such changes (Stouffer and Bierregaard, 1995; Malcolm, 1997; Jorge, 2008). Since habitat loss and degradation are important factors that produce changes in biodiversity, investigation about how such modification affects population dynamics of species is of great importance.

In this study, we examine the effects of forest cover loss on habitat use by the main group of excavating mammals in the Amazonian forest, the armadillos (Cingulata). These are solitary and nocturnal animals with a generalist diet composed mainly of invertebrates (McBee and Baker, 1982). Armadillos use their burrows for a variety of purposes such as shelters from predators, safe places for reproduction, and protection from severe climatic conditions such as heavy rain and extreme temperatures (McDonough and Loughry, 2008). As observed in the burrows of other species (Wesche et al., 2007; Eldridge and Whitford, 2009), armadillo burrows may also increase airflow in the soil and thus modify mineralization rates. Furthermore, these burrows can act as refuges for other vertebrate species and form suitable habitats for invertebrates (Machicote et al., 2004; McDonough and Loughry, 2008). These factors highlight the importance of evaluating how changes in primary forest cover affect armadillo habitat use, since these changes may affect the ecosystem at several levels.

The total number of armadillo burrows present, and the proportion in active use, could provide important information about the activity of these species. Armadillo burrows have previously been used as evidence of habitat use in different ecosystems (McDonough et al., 2000; Abba et al., 2007; Arteaga and Venticinque, 2008). The objective of our study was to evaluate how change in the vegetation cover of a primary forest affects the use of the burrows by armadillos. We expected to find a lower density of burrows, a lower proportion of active burrows,

and a lower probability of occurrence of new burrows in areas with a lower proportion of primary forest cover.

Materials and methods

Study area. The study area is located in the Central Amazon, (2°18'21" – 2°27'46" S and 59°45'33" – 60°06'44" W), approximately 80 km north of Manaus, in Brazil. This region was subject to extensive deforestation producing an area composed of primary continuous forest and patches of 1 to 100 ha, surrounded by secondary vegetation. The primary forest is ombrophil terra-firme with a canopy height of 30 to 37 m (Pires and Prance, 1985) and emergent trees reaching 45 to 50 m. Tree diversity is high, surpassing 280 species/ha in some areas (Oliveira and Mori, 1999). Secondary vegetation is dominated by *Cecropia* sp. and *Vismia* sp. (Pires and Prance, 1985). Annual rainfall in this area varies from 1 900 to 2 500 mm, with a dry season from June to October (Gascon and Bierregaard, 2001). The study area is part of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP) at the National Institute for Amazonian Research/Smithsonian Institution (INPA/SI).

Four armadillo species (*Cabassous unicinctus*, *Dasyurus novemcinctus*, *D. kappleri*, and *Priodontes maximus*) are found in the Central Amazon (Emmons and Feer, 1997) and have previously been recorded in the area of the BDFFP (Timo, 2003). It has been suggested that burrow entrances themselves can offer specific information regarding the identity of the armadillo species (Carter and Encarnação, 1983; Abba et al., 2007). However, a previous study suggested that this method is inaccurate in this region, because burrows of similar dimensions may be built by species of similar size or by individuals of different-sized species, belonging to different age classes that happen to coincide in terms of size (Arteaga and Venticinque, 2010). For this reason, the response of the armadillo community as a whole was evaluated, rather than as individual species. We consider that the approach of using the whole armadillo community is interesting and of value because it allows an understanding of the effect of cover forest change over the community at a landscape scale, and provides a basis for future studies at the species level and at smaller geographic scales.

Survey design. We surveyed 12 sites in a forest landscape that included fragments of different size and sites of continuous forest. We included 4 fragments of 1 ha, 3 fragments of 10 ha, 2 of 100 ha, and 3 sites within areas of continuous forest (Fig. 1). Within these sites, we established 33 plots of 3 200 m² (40 m x 80 m) distributed on flat land as follows: each 1ha fragment had 1 plot; each 10 ha fragment had 3 plots; each 100 ha fragment had 4 plots and the continuous forest had 4 plots in each site. All plots were located 100 m apart.

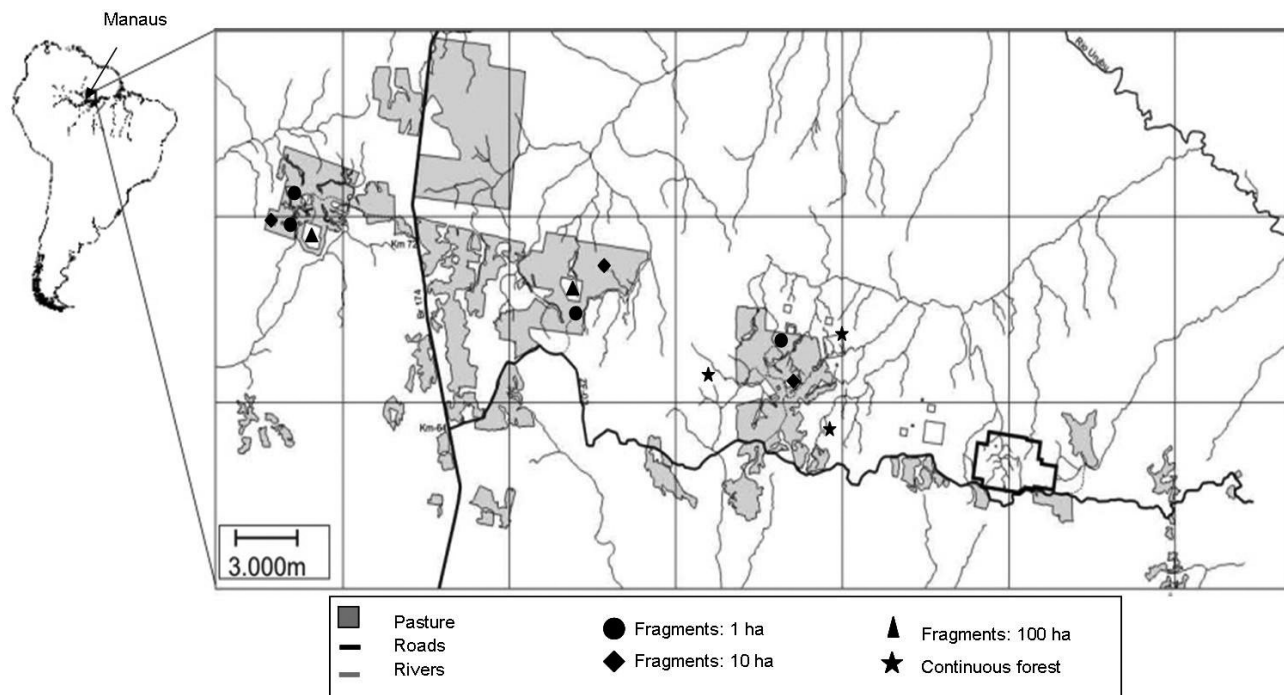


Figure 1. Spatial localization of the 12 localities sampled in the Central Amazon, Brazil. The study area of the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP).

To calculate vegetation cover, we located the 33 plots within a satellite image and classified the vegetation type as primary forest, secondary vegetation dominated by *Cecropia* sp. and *Vismia* sp., or pasture. The Geoprocessing laboratory of the BDFFP performed this classification based on a LANDSAT 7 image from 2001, using *IDRISI* software (Moreira, 2003). After locating the plots within the image, we calculated the proportion of primary forest and secondary vegetation in a buffer of 300 m surrounding the edge of each plot by means of digital analysis, using ArcView 3.2 (ESRI, 1996). Pasture was disregarded since its values were quite low (less than 5%). We measured the vegetation cover in a buffer of 300 m because we expected that a change within this distance could influence habitat use by armadillos, since the typical movement range of resident adult armadillos has been reported to be less than 200 m (Loughry and McDonough, 1998; Loughry and McDonough, 2001). At each site ($n=12$), the percentage cover of each vegetation type was estimated by calculating the mean of the percentages of the plots present.

Burrow censuses. Between February and August of 2003, we surveyed the 12 sites. Since temporal and spatial variation in habitat use is common in adult males (Loughry and McDonough, 1998), we surveyed the plots within each site twice to record the number and any change in the use of burrows. Censuses were completed

within a time interval between of approximately 70 days. To survey each plot, we paced ten-80 m transects, spaced 4 meters apart, and were thus able to detect all the burrows present. We recorded and flagged a burrow as 'active' when we observed footprints and the soil in the entrance or within the burrow had been disturbed. This use of indirect evidence to determine the status of a burrow is common in the study of armadillos due to the difficult nature of direct observation of these species, as reported in several studies (e.g., McDonough et al., 2000; Michalski and Peres, 2007). Burrow density was calculated per plot ($\text{number of burrows} \times 10\,000\text{ m}^2 (1\text{ha}) / 3\,200\text{ m}^2 (\text{plot size})$); an average was then taken of these estimates to give the density for each site. Burrow density was used as an independent variable in the statistical analysis rather than the number of burrows since the former enables direct comparisons between studies in other environments or even between taxa. The proportion of active burrows and the probability of occurrence of new burrows were also estimated as evidence of habitat use. The former was calculated as the number of active burrows in each site divided by the total number of recorded burrows in the same area. To calculate the probability of occurrence of a new burrow, the presence or absence of new burrows in the second census was transformed into a value of 1 or 0.

Statistical analysis. The proportion of primary forest cover was the measure of remnant habitat present, and was

used as the independent variable in statistical analysis. To determine whether the proportion of active burrows varied between sites with different primary forest cover, we used an ANCOVA as a function of forest cover (continuous variable) and census (fixed), and the interaction forest cover \times census. Furthermore, we performed independent linear regressions for the proportion of active burrows and the total density of burrows as a function of primary forest cover. To assess the probability of occurrence of new burrows, we performed a logistic regression where the dependent variable was the presence (1) or absence (0) of new burrows in the second census at each site, as a function of primary forest cover. Statistical analyses were conducted using JPM 5.01 software (SAS Cary, New Jersey, USA).

Results

Of 87 burrows recorded in the first census, 33 (38%) were active. In the second census, 22 more burrows were detected and, of the total 109 burrows, 50 (46%) showed signs of activity. Forty percent of the active burrows in the first census remained active in the second census. Burrow density varied between 2.78 and 14.80 burrows/ha, and no significant effect of primary forest cover was found for this variable. The proportion of active burrows was significantly affected by the percentage of primary forest cover ($F=46.654$, $p=0.0001$), but was not affected by the census ($F=2.442$, $p=0.122$), nor by the vegetation cover \times census interaction ($F=0.231$, $p=0.631$).

Sites with higher percentages of primary forest cover showed larger proportions of active burrows (first census $R^2=0.470$, $F=8.885$, $p=0.013$; second census $R^2=0.387$, $F=6.339$, $p=0.030$; Fig. 2), suggesting that these sites are used more intensely by armadillos. In contrast, no significant effect of primary forest cover was found on the probability of occurrence of new burrows ($X^2=1.24$, $p=0.2652$).

Discussion

Spatial-temporal analysis of burrow excavation by animals can offer valuable information regarding the biology of a species (Kinlaw, 1999; Hayes et al., 2007; Arteaga and Venticinque, 2008; Cantú-Salzar et al., 2009). We found that the change in primary forest cover had an influence on some aspects of armadillo habitat use and may affect the spatial use dynamics of this group within a fragmented landscape. The proportion of active burrows was greater in areas with a higher percentage of primary forest cover. However, the probability of establishing new burrows was unaffected by this variable. Although armadillos dig new burrows in

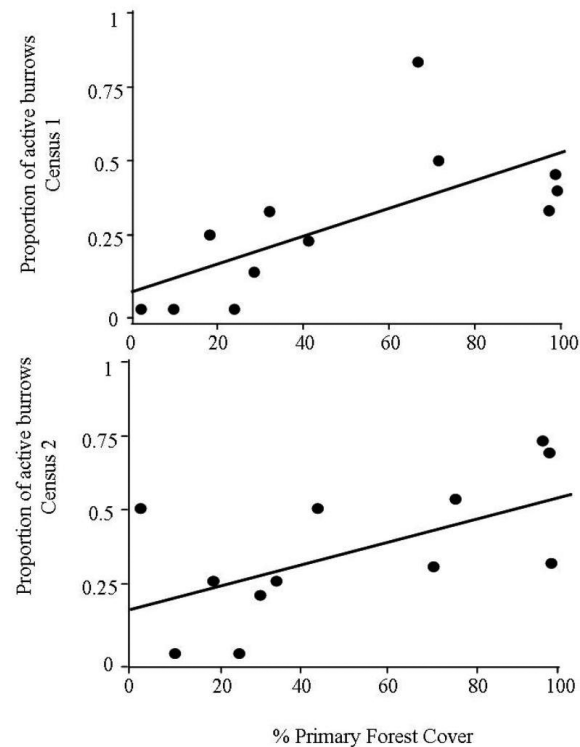


Figure 2. Relationship between primary forest cover and the proportion of active armadillo burrows in 2 different censuses (see detail in the text) in the Central Amazon, Brazil.

areas with different vegetation cover, sites featuring larger extensions of primary forest contained more active burrows, indicating a more intense habitat use, probably due to a greater permanence time of the individuals in the area.

Change in the primary forest cover can affect abiotic features that determine habitat selection. Microclimate conditions are modified throughout the different vegetation cover types. For example, areas with a higher percentage of primary vegetation cover may have lower temperatures and be less dry (Kapos et al., 1997; Pohlman et al., 2007; Pohlman et al., 2009; Laurance et al., 2011). These conditions probably affect the behavior of the armadillos as they are poor thermal regulators (McNab, 1980) and might prefer sites with more stable temperature and humidity conditions in order to maintain their metabolic rates. Thus, microclimatic conditions may influence the preference of armadillos for habitat areas with abundant primary forest cover. In addition, changes in the availability and amount of food can influence the presence and permanence time of several animal species within a geographic area (MacArthur and Pianka, 1966). For instance, the frequency of badger (*Meles meles*) burrows increases substantially in areas with a high abundance of food resources and moderate human disturbance (Virgós, 2002). As consumers of

invertebrates (McBee and Baker, 1982), armadillos can be affected by modification of the available prey. Changes in insect community composition and abundance have been recorded in disturbed habitat (Vasconcelos, 1999; Narendra et al., 2011). Consequently, areas with a high percentage of primary forest may offer a relatively higher availability and diversity of invertebrates.

The presence of burrows in sites with different vegetation cover and the finding that changes in primary vegetation cover do not have an effect on burrow density, indicate that these animals are using different environments within the fragmented landscape. Previous study in this area has found that some armadillo species can use the matrix of surrounding forest patches (Timo, 2003), composed of secondary vegetation older than 30 years (Laurance et al., 2011). Furthermore, high burrow densities of the nine-banded armadillo (*D. novemcinctus*) in medium size fragments (>200 ha) and disturbed agrosystems have been found in 2 different regions in the Amazonian forest (Naughton-Treves et al., 2003; Michalski and Peres, 2007). Despite the fact that we recorded a 20% increase in the number of burrows between censuses, indicating once again that armadillos actively used the study area, the permanence time of individuals in patches seems to be influenced by the quantity and quality of the habitat surrounding their burrows. These animals have a great impact on the landscape as they actively modify the soil and their burrows serve as shelters for other species (McDonough and Loughry, 2007). However, the less intense habitat use detected in areas with a smaller percentage of primary vegetation cover would reduce this impact.

Our results suggest that habitat use by armadillo populations, as well as the ecological roles they play, will be diminished in areas that have a lower proportion of primary forest cover. Connectivity between patches, through corridors or regeneration within the matrix, may serve to mitigate the effect of deforestation on these species. Changes in habitat use patterns, abundance of mammal species, and their intra and interspecific interactions have been attributed to landscape fragmentation (Jorge, 2008; Jorge and Howe, 2009; Boyle and Smith, 2010; Melo et al., 2010). Such changes are increasing the extinction risk for various species and, as a consequence, may have an impact upon the dynamics of entire ecosystems.

Acknowledgements

We thank the Biological Dynamics of Forest Fragments Project (BDFFP) at the National Institute for Amazonian Research/Smithsonian Institution (INPA/SI) for the financing. We thank Rafael Bello, Braulio Santos, Camila González and William Magnusson for their valuable

comments; and Keith Macmillan and Angélica Menchaca for improvements to the English version of the manuscript. This study represents the contribution number 581 in the technical series of the PDBFF.

Literature cited

- Abba, A. M., S. F. Vizcaino and M. H. Cassini. 2007. Effects of land use on the distribution of three species of armadillos in the Argentinean pampas. *Journal of Mammalogy* 88:502-507.
- Arteaga, M. C. and E. Venticinque. 2010. Cuevas de armadillos (Cingulata: Dasypodidae) en el Amazonas Central: son útiles para identificar especies? *Edentata* 11:29-33.
- Arteaga, M. C. and E. Venticinque. 2008. Influence of topography on the location and density of armadillo burrows (Dasypodidae: Xenarthra) in the Central Amazon, Brazil. *Mammalian Biology* 73:262-266.
- Barragán, F. C., E. Moreno, F. Escobar, G. Halfpeter and D. Navarrete. 2011. Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PLoSOne* 6:e17976.
- Bierregaard, R. O. and P. C. Stouffer. 1997. Understory birds and the dynamic habitat mosaics in amazonian rainforests. *In* Tropical forest remnant: ecology, management and conservation of fragmented communities, W. F. Laurance and R.O. Bierregaard Jr. (eds.). University of Chicago Press, Chicago. p. 138-155.
- Boyle, S. and A. T. Smith. 2010. Can landscape and species characteristics predict primate presence in forest fragments in the Brazilian Amazon? *Biological Conservation* 143:1134-1143.
- Carter, T. S. and C. Encarnação. 1983. Characteristics and use of burrows by four species of armadillos in Brazil. *Journal of Mammalogy* 64:103-108.
- Cantú-Salazar, L., M. G. Hidalgo-Mihart, C. A. López-González and A. González-Romero. 2009. Dry season den use by Pygmy Spotted Skunk (*Spilogale pygmaea*) in a tropical deciduous forest of Mexico. *Biotropica* 41:347-353.
- Dharmarajan, G., J. C. Beasley, J. A. Fike and O. E. Rhodes Jr. 2009. Population genetic structure of raccoons (*Procyon lotor*) inhabiting a highly fragmented landscape. *Canadian Journal of Zoology* 87:814-824.
- Eldridge, D. J. and W. G. Whitford. 2009. Badger (*Taxidea taxus*) disturbances increase soil heterogeneity in a degraded shrub-steppe ecosystem. *Journal of Arid Environments* 73:66-73.
- Emmons, L. H. and F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals: A field guide. Chicago: University of Chicago Press. 307 p.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:487-515.

- Fearnside, P. M. 2003. A floresta Amazônica nas mudanças globais. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus. 134 p.
- Gascon, C. and R. O. Bierregaard, Jr. 2001. The Biological Dynamics of Forest Fragments Project: the study site, experimental design and research activity. *In* Lessons from Amazonia: the ecology of a fragmented forest, R. O. Bierregaard Jr., C. Gascon, T. Lovejoy and R. Mesquita, R. (eds.). Yale University Press, New Haven. p. 31-46.
- Gibbs, J. P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100:15-20.
- Hayes, L. D., A. S. Chesh and L. A. Ebersperger. 2007. Ecological predictors of range areas and use of burrow systems in the diurnal rodent, *Octodon degus*. *Ethology* 113:155-165.
- Holland, G. J. and A. F. Bennett. 2007. Occurrence of small mammals in fragmented landscape: the role of vegetation heterogeneity. *Wildlife Research* 34:387-397.
- Jorge, M. L. S. P. 2008. Effects of forest fragmentation on two sister genera of Amazonian rodents (*Myoprocta acouchy* and *Dasyprocta leporine*). *Biological Conservation* 141:617-623.
- Jorge, M. L. S. P. and H. F. Howe. 2009. Can forest fragmentation disrupt a conditional mutualism? A case from central Amazon. *Oikos* 171:709-718.
- Kapos, V., E. Wandelli, J. L. Camargo and G. Granade. 1997. Edge-related changes in environment and plants responses due to forest fragmentation in central Amazonia. *In* Tropical forest remnant: ecology, management and conservation of fragmented communities, W. F. Laurance and R. O. Bierregaard Jr. (eds.). University of Chicago Press, Chicago. p. 33-44.
- Kinlaw, A. 1999. A review of burrowing by semi-fossorial vertebrates in arid environments. *Journal of Arid Environmental* 41:127-145.
- Laurance, W. F., J. L. C. Camargo, R. C. C. Luizão, S. G. Laurance, S. L. Pimm, E. M. Bruna, P. C. Stouffer, G. B. Williamson, J. Benítez-Malvido, H. L. Vasconcelos, K. S. Van Houtan, C. E. Zartman, S. A. Boyle, R. K. Didham, A. Andrade and T. E. Lovejoy. 2011. The fate of Amazonian forest fragments: a 32-year investigation. *Biological Conservation* 144:56-67.
- Laakkonen, J., R. N. Fisher and T. J. Case. 2001. Effect of land cover, habitat fragmentation and ant colonies on the distribution and abundance of shrews in southern California. *Journal of Animal Ecology* 70:776-788.
- Loughry, W. J. and C. M. McDonough. 1998. Spatial patterns in a population of nine-banded armadillos (*Dasyus novemcinctus*). *American Midland Naturalist* 140:161-169.
- Loughry, W. J. and C. M. McDonough. 2001. Natal recruitment and adult retention in a population of nine-banded armadillos. *Acta Theriologica* 46:393-406.
- MacArthur, R. H. and E. R. Pianka. 1966. On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist* 100:603-609.
- Machicote, M., L. C. Branch and D. Villarreal. 2004. Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosystem engineers interchangeable as facilitators? *Oikos* 106:527-535.
- Malcolm, J. R. 1997. Biomass and diversity of small mammals in Amazonian forest fragments. *In* Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities, W. F. Laurance and R. O. Bierregaard Jr. (eds.). University of Chicago Press, Chicago. p. 207-221.
- McBee, K. and R. J. Baker. 1982. *Dasyus novemcinctus*. *Mammalian Species* 162:1-9.
- McDonough, C. M., M. A. Delaney, P. Quoc, M. S. Blackmore and W. J. Loughry. 2000. Burrow characteristics and habitat associations of armadillos in Brazil and the United States of American. *Revista de Biología Tropical* 48:109-120.
- McDonough, C. M. and W. J. Loughry. 2008. Behavioral ecology of armadillos. *In* The Biology of the Xenarthra, S. F. Vizcaino, and W. J. Loughry (eds.). University Press of Florida, Gainesville. p. 281-293.
- McNab, B. K. 1980. Energetics and the limits to a temperate distribution in armadillos. *Journal of Mammalogy* 61:606-627.
- Melo, F. P. L., E. Martínez-Salas, J. Benítez-Malvido and G. Ceballos. 2010. Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 26:35- 43.
- Michalski, F. and C. A. Peres. 2007. Disturbance-mediated mammal persistence and abundance-area relationships in Amazonian forest fragments. *Conservation Biology* 21:1626-1640.
- Moreira, M. 2003. Uso de sensoramento remoto para avaliar a dinâmica de sucessão secundária na Amazonia Central. Tesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brazil. 103 p.
- Narendra, A., H. Gibb and T. M. Musthak. 2011. Structure of ant assemblages in Western Ghats, India: role of habitat, disturbance and introduced species. *Insect Conservation and Diversity* 4:132-141.
- Naughton-Treves, L., J. L. Mena, A. Treves, N. Alvarez and V. C. Radeloff. 2003. Wildlife survival beyond park boundaries: the impact of slash-and-burn agriculture and hunting on mammals in Tambopata, Peru. *Conservation Biology* 17:1106-1117.
- O'Dea, N. and R. J. Whittaker. 2007. How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation? *Biodiversity and Conservation* 16:1131-1159.
- Oliveira, A. and S. Mori. 1999. A central Amazonian terra firme forest: high tree species richness on poor soils. *Biodiversity and Conservation* 8:1219-1244.
- Pires, J. M. and G. T. Prance. 1985. The vegetation type of

- Brazilian Amazon. In Key environment: Amazonia, G. T. Prance and T. Lovejoy (eds.). Pergamon Press, Oxford. p. 109-145.
- Pohlman, C. L., S. M. Turton and M. Goosem. 2009. Temporal variation in microclimatic edgeeffects near powerlines, highways and streams in Australian tropical rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology* 149:84-95.
- Pohlman, C. L., S. M. Turton and M. Goosem. 2007. Edge effects of linear canopy openings in tropical rain forest understory microclimate. *Biotropica* 39:62-71.
- Stouffer, P. C. and R. O. Bierregaard Jr. 1995. Effects of forest fragmentation on understory hummingbirds in Amazônia, Brasil. *Conservation Biology* 9:1086-1095.
- Timo, T. P. 2003. Influência da fragmentação e matriz sobre a comunidade de mamíferos de médio e grande porte em uma floresta de terra firme da Amazônia Central. Tesis, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brazil. 46 p.
- Vasconcelos, H. L. 1999. Effects of forest disturbance on the structure of ground-foraging ant communities in central Amazonia. *Biodiversity and Conservation* 8:409-420.
- Virgós, E. 2002. Are habitat generalists affected by forest fragmentation? A test with Eurasian badgers (*Meles meles*) in coarse-grained fragmented landscape of central Spain. *Journal of Zoology* 258: 313-318.
- Wesche, K., K. Nadrowski and V. Retzer. 2007. Habitat engineering under dry conditions: the impact of pikas (*Ochotona pallasii*) on southern Mongolian mountain steppes. *Journal of Vegetation Science* 18:665-674.



La importancia de Palenque, Chiapas, para la conservación de los murciélagos de México

The importance of Palenque, Chiapas, for the conservation of Mexican bats

Luis Gerardo Avila-Torresagatón¹, Mircea Hidalgo-Mihart^{1✉} y José Antonio Guerrero²

¹División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Carretera Villahermosa-Cárdenas Km. 0.5 s/n, entronque Bosques de Saloya 86150 Villahermosa, Tabasco, México.

²Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Avenida Universidad 1001, Col. Chamilpa 62210 Cuernavaca, Morelos, México.

✉mhidalgo@yahoo.com

Resumen. La fauna de murciélagos de Chiapas, una de las más estudiadas del país, representa cerca del 77% de las especies registradas para México. Sin embargo, se ha prestado poca atención a los murciélagos de la región selva-norte, área convergente entre la Planicie del Golfo, la Sierra Chiapaneca y la porción más norteña de la Selva Lacandona. Con el objetivo de complementar el listado de las especies de la Región Selva Norte, entre febrero de 2008 y mayo de 2010 se capturaron murciélagos en 130 sitios mediante redes de niebla en Palenque, Chiapas. Los muestreos se realizaron en el continuo de vegetación del Parque Nacional Palenque (PNP) y en fragmentos aislados de vegetación en diferente grado de sucesión, así como en cercas vivas, corredores riparios y pastizales inducidos, localizados desde 1 hasta 14 kilómetros al norte del Parque. Con un esfuerzo de muestreo de 432 m-red/noche, en 130 noches se registraron 52 especies de murciélagos; 10 catalogadas como especies hábitat-dependientes, 26 vulnerables a la fragmentación y 16 tolerables a la fragmentación. Entre las especies registradas se encuentran *Noctilio leporinus*, *Mimon crenulatum*, *Chiroderma salvini*, *Myotis californicus*, *M. elegans*, *Rhogeessa tumida*, *Molossus rufus* y *M. sinaloae* que no se habían registrado previamente en la zona. Los resultados de este trabajo muestran que la diversidad de murciélagos encontrada en Palenque representa el 42% de la fauna de quirópteros mexicanos, por lo que el PNP y su periferia deben considerarse como área focal para la conservación de este grupo de mamíferos.

Palabras clave: riqueza de especies, fragmentación, corredores lineales, quiróptera.

Abstract. The bat fauna of Chiapas, is one of the most studied of Mexico, and representing about 77% of the bat species reported to the country. Although, low attention have received the bats from the Selva-Norte region (located in the Plains of the Gulf of Mexico, the Chiapas Mountains and the northern portion of Lacandona). With the objective of obtain a comprehensive list of the bat species of this region, we captured bats in 130 sites using mist-nets in Palenque Chiapas from February 2008 to May 2010. Capture sites were located in the large patch of natural vegetation that included the Palenque National Park (PNP), as well as isolated fragments of vegetation in different succession stages, live fences, riparian corridors and induced grasslands, located 1 to 14 kilometers north to the Park. With a sampling effort of 432 mist net hours/night, we recorded 52 bat species (10 species classified as habitat-dependent, 26 vulnerable to fragmentation and 16 fragmentation tolerant). Some of the not previously recorded in the Palenque area were *Noctilio leporinus*, *Mimon crenulatum*, *Chiroderma salvini*, *Myotis californicus*, *M. elegans*, *Rhogeessa tumida*, *Molossus rufus* and *M. sinaloae*. Results of this study show that the bat diversity found in Palenque, represents 42% of the Mexican bat fauna, making the PNP and its periphery, as an important area for the conservation of this mammalian group.

Key words: species richness, fragmentation, linear corridors, chiroptera.

Introducción

La quiropterofauna chiapaneca representa cerca del 77% de las especies reconocidas para México (Lorenzo y García, 2007; Medellín et al., 2008). Es también una de las mejor y más ampliamente estudiadas, pues existe un

buen número de trabajos sobre la diversidad del grupo, particularmente en la Región Selva-Centro (Medellín, 1993; Cruz et al., 2004; Escobedo-Morales et al., 2005), la Altiplanicie Central (Horváth et al., 2001; Naranjo y Medinilla, 2001), la Planicie Costera del Pacífico (Espinoza et al., 2003), la Sierra Madre de Chiapas (Espinoza et al., 1998) y además una revisión completa de los murciélagos del estado (Álvarez-Castañeda y Álvarez, 1991).

Recibido: 24 enero 2011; aceptado: 23 junio 2011

No obstante, poco se conoce sobre la quiroptero-fauna de la Región Selva-Norte, área convergente entre la Planicie Costera del Golfo Sur, la Sierra Chiapaneca y la porción más norteña de la Selva Lacandona. Dentro de esta área, se incluye el Parque Nacional Palenque (PNP), donde se han registrado 42 especies de murciélagos (Horváth et al., 2006) que corresponden al 39.6% de las 106 registradas para el estado (Lorenzo y García, 2007).

A pesar de la existencia del PNP, el continuo del bosque tropical perennifolio (BTP) que históricamente cubría el área (Rzendowsky, 2006), ha quedado reducido a un mosaico que supera los 300 fragmentos, compuesto de bosque tropical con distintos grados de aislamiento y perturbación (Díaz-Gallegos, 1996; Estrada et al., 2002). Aunado a esto, la zona de Palenque se encuentra rodeada de una gran diversidad de otros hábitats, tales como cercas vivas, corredores riparios y pastizales inducidos, que se complementan para producir un paisaje altamente heterogéneo.

La modificación y continua degradación de los bosques tropicales (Ortiz-Espejel y Toledo, 1998; Mendoza y Dirzo, 1999; Ochoa-Gaona et al., 2007) puede producir efectos negativos sobre las especies de murciélagos, como la reducción en número y calidad de los recursos que usan, incluyendo los sitios de refugio o alimentación (Kunz y Lumsden, 2003; Ortiz-Ramírez et al., 2006). Estos cambios pueden reflejarse en la disminución de su sobrevivencia y éxito reproductivo, y la exclusión de las comunidades de aquellas especies que dependen de hábitats mediana o altamente conservados (Galindo-González, 2004; Klingbeil y Willin, 2009; Schulze et al., 2000). Es así como la pérdida y fragmentación de hábitat modifica la composición y funcionalidad de las comunidades locales de murciélagos (Schulze et al., 2000; Quesada et al., 2004; Caras y Korine, 2009; Estrada-Villegas et al., 2010).

Es posible que debido a la plasticidad de las características biológicas y ecológicas de los murciélagos (Patterson et al., 2003), la heterogeneidad del paisaje en la zona de Palenque permita que especies de murciélagos tolerantes a los ambientes modificados coincidan con especies de hábitats mayormente conservados (Schulze et al., 2000; Galindo-González, 2004; Castro-Luna et al., 2007). Ante esta situación, en la comunidad de murciélagos de Palenque podría esperarse una combinación de especies con diversos grados de tolerancia a la fragmentación y pérdida de hábitat.

Los objetivos de este trabajo fueron 1), actualizar el listado de la quiroptero-fauna conocida para la zona de Palenque; 2), conocer la composición funcional del grupo según el gremio trófico y conducta de forrajeo y 3), clasificar las especies registradas de acuerdo con su respuesta a la degradación del hábitat.

Materiales y métodos

El área de estudio se localiza en el municipio de Palenque al noroeste del estado mexicano de Chiapas (~17°30'33" N, 92°58'56" O). Los sitios muestreados se distribuyeron en 2 zonas, el PNP y la porción noreste del municipio de Palenque hasta el ejido de San Mateo, considerada para fines de este trabajo como zona de influencia (de 1 a 14 kilómetros al noroeste del PNP; Fig. 1). Se excluyeron las regiones de la montaña al sur de Palenque, debido a conflictos sociales.

Fisiográficamente, la porción norte de Palenque pertenece a la Planicie Costera del Golfo Sur, mientras que en su porción centro-sur da inicio la Sierra Chiapaneca, con altitudes que van de 20 a 400 m snm. El clima es cálido-húmedo con temperatura promedio anual de 26°C; alcanza 30°C en mayo y baja a 22°C durante diciembre. La precipitación media anual es de 2 156 mm con lluvias concentradas particularmente de mayo a diciembre. Palenque tiene fuerte influencia de vientos norteros provenientes del golfo de México. La presencia de afluentes del río Usumacinta, como el Tulijá, Michol, Nututun y Chancalá forman una compleja red de ríos y arroyos en toda la zona (CEIGE, 2008).

En la zona centro y sur del área de estudio, la vegetación original dominante era bosque tropical perennifolio (BTP); en la zona norte dominaba el bosque tropical subperennifolio (BTS) y existe vegetación riparia (VR) asociada a los ríos y arroyos. Sin embargo, la apertura y extensión de terrenos agroganaderos ha causado la pérdida de poco más del 75% de la vegetación original (Díaz-Gallegos, 1996; Estrada et al., 2002).

El área de estudio comprende diferentes elementos del paisaje, incluyendo parches de vegetación secundaria y áreas antropizadas. El PNP (Fig. 1) ocupa una superficie de 1 771 ha, de las cuales únicamente 500 ha, corresponden al continuo de vegetación del BTP, caracterizado por especies arbóreas como *Brosimum alicastrum*, *Poulsenia armata*, *Ficus mexicana*, *Manilkara zapota*, *Vatairea lundellii*, *Guatteria anomala* y *Quararibea funebris*. En la zona se han registrado poco más de 400 especies entre árboles, arbustos, herbáceas, trepadoras, palmas y helechos (Díaz-Gallegos, 1996).

El resto de la zona comprende un gradiente de vegetación secundaria hasta los pastizales inducidos. En los parches con vegetación secundaria, de acuerdo con el tiempo de abandono, las especies más abundantes son de las familias Leguminosae, como *Pithecellobium arboreum*; Rubiaceae, como *Hamelia patens*; Moraceae, como *Ficus mexicana*; Cecropiaceae, como *Cecropia obtusifolia*; Tiliaceae, como *Heliocarpus mexicanus*; Solanaceae, como *Solanum* sp.; Euphorbiaceae, como *Acalypha*

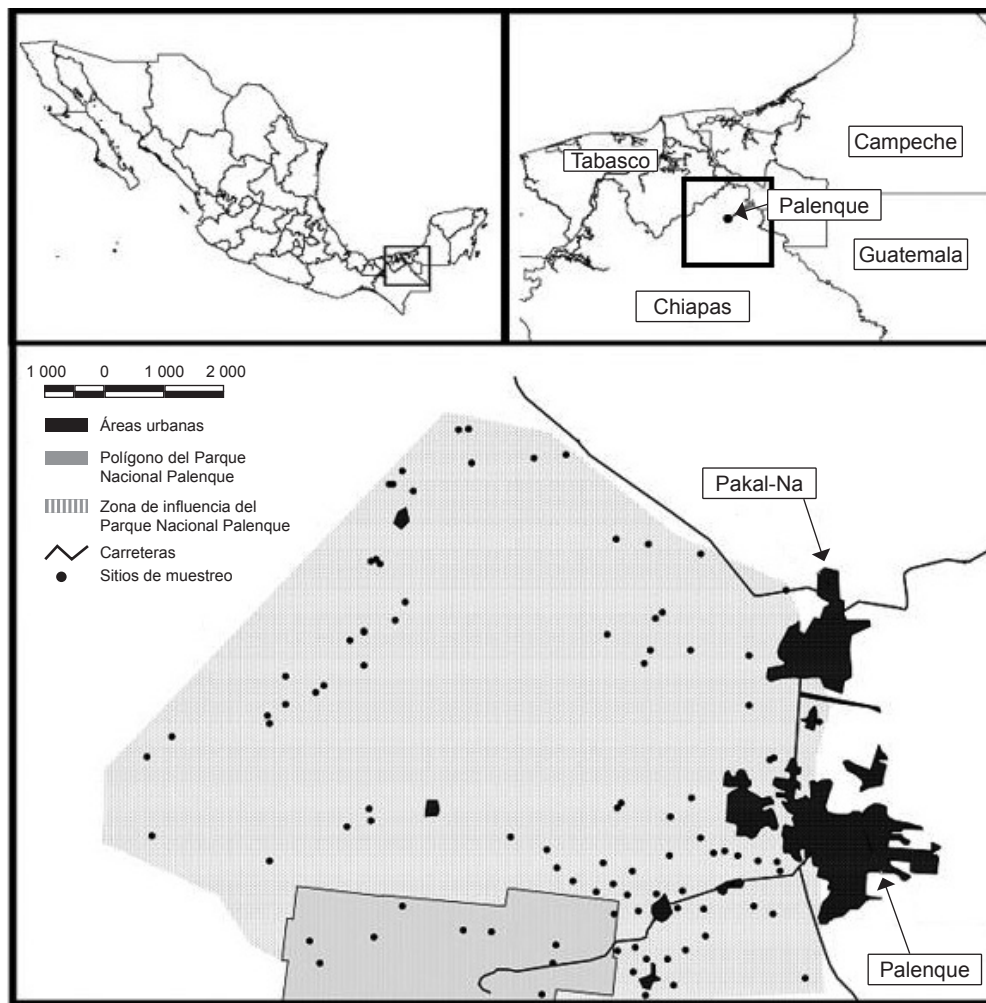


Figura 1. Localización de la zona de estudio en Palenque.

diversifolia, y Piperaceae, como *Piper hispidum* (Díaz-Gallegos, 1996; Ochoa-Gaona et al., 2007).

Las áreas antropizadas caracterizan la zona de influencia del PNP. La vegetación original de esta zona ha sido desplazada principalmente por los pastizales inducidos, al dedicar la tierra a la ganadería extensiva. En estos pastizales se mantienen árboles aislados, como *Ceiba pentandra*, *Ficus* sp., y *Pithecellobium* sp. (Díaz-Gallegos, 1996; Jiménez-Ferrer et al., 2008a) y algunas especies forrajeras, como *Guazuma ulmifolia* y *Gliricidia sepium* (Jiménez-Ferrer et al., 2008b). Además de los pastizales inducidos, pueden encontrarse monocultivos de palma aceitera (*Elaeis guineensis*) y parches de encinos tropicales (*Quercus oleoides*).

Dentro de los pastizales inducidos se encuentran cercas vivas (CV), colocadas por los dueños de ranchos para delimitar zonas de pastoreo; son líneas de longitud y anchura variable con árboles de altura y follaje prácticamente

similar, equidistantes uno de otro. Las componen especies arbóreas de rápido crecimiento como *Bursera simaruba*, *Guazuma ulmifolia* y *Gliricidia sepium*, también algunos árboles solitarios de talla mayor, como *Ceiba pentandra* o *Ficus mexicana*.

Los corredores riparios (CR) se conforman de vegetación asociada y localizada en la ribera de ríos y arroyos. Inmersos o anexos a los pastizales inducidos, los CR poseen forma y anchura en relación con el cauce de los arroyos y en algunos casos suelen verse seccionados para permitir el acceso del ganado al agua. En los CR se observan especies de árboles de 20 a 25 metros de altura o más, como *Ficus mexicana*, *Pithecellobium arboreum*, *Lonchocarpus* sp., *Bursera simaruba* y *Spondia* sp., asociadas con un numeroso grupo de arbustos, hierbas, epífitas y trepadoras, que en conjunto constituyen un componente estructuralmente complejo y potencialmente útil para la fauna asociada (de Lima y Gascon, 1999; Lees y Peres, 2007).

Cuadro 1. Grupos funcionales en los que se asocian las especies de murciélagos de Palenque

<i>Hábitat de forrajeo</i>	<i>Modo forrajeo</i>	<i>Dieta</i>	<i>Grupo Funcional</i>
Espacios abiertos	Aéreo	Insectívoros	IAA
Entre vegetación	Aéreo	Insectívoros	IAV
Cerca a sustrato	Aéreo	Insectívoros	IAS
Sobre sustrato	Sustrato	Insectívoro	IS
Espacios cerrados	Sustrato	Carnívoros	C
Espacios abiertos/cerrado	Sustrato	Piscívoros	P
Espacios abierto/cerrado	Sustrato	Hematófagos	H
Entre dosel	Sustrato	Frugívoros	FD
Entre sotobosque	Sustrato	Frugívoros	FS
Dosel y sotobosque	General	Frugívoros	FG
Espacios cerrados	Sustrato	Nectarívoros/polinívoros	N/P
Espacios cerrados	Sustrato	Omnívoros	O

Fuentes. Kalko, 1997; Schnitzer y Kalko, 1998, Sampaio et al., 2003 y Giannini y Kalko, 2004. *Grupos funcionales.* IAA, insectívoros aéreos que vuelan y cazan en espacios abiertos; IAV, insectívoros aéreos que vuelan y cazan entre la vegetación; IAS, insectívoros aéreos que vuelan y cazan cerca de sustrato; IS, insectívoros cazadores sobre el sustrato; C, carnívoros; P, piscívoros; H, hematófagos; FD, frugívoros que vuelan en el dosel; FS, frugívoros que vuelan en el sotobosque; FG, frugívoros generalistas; N/P, nectarívoros polinívoros; O, omnívoros.

Selección de sitios y captura de murciélagos. En función del permiso de acceso a ranchos privados y terrenos ejidales, entre febrero de 2008 y mayo de 2010 se visitaron 130 sitios distribuidos a lo largo de los diferentes elementos del paisaje de Palenque, y separados por una distancia mínima de 500 m cada sitio. Se muestreó una sola noche durante 6 horas, activando las redes a partir de la puesta del sol. En cada sitio se utilizaron redes de niebla de diferente longitud (3, 6 y 12 m), para tener un esfuerzo de muestreo estándar de 432 m de red por noche (6 redes de 12 m activas durante 6 horas). Las redes se colocaron a la orilla de la vegetación, cercanas al sustrato, dentro del sotobosque, cruzando arroyos o sobre cuerpos de agua, tratando siempre de cubrir las zonas de vuelo y forrajeo de los murciélagos. Las noches de muestreo fueron cerca o durante la luna nueva. La estacionalidad de la zona no fue un parámetro considerado para este trabajo.

Cada uno de los individuos capturados se colocó en un saco de manta, que se lavó después de cada uso. Los ejemplares se identificaron hasta nivel de especie, utilizando la clave de campo de Medellín et al. (2008). Para manipularlos se siguieron los lineamientos propuestos por Gannon et al. (2007). Una vez determinada la especie, los organismos fueron liberados. Para determinar el número potencial de especies de quirópteros en el área de Palenque en relación con el esfuerzo de muestreo se utilizó el estimador no paramétrico de Jackknife de segundo orden (Moreno, 2001).

Clasificación de las especies en grupos funcionales. La asignación de grupos funcionales se basó en los trabajos de Kalko (1997), Schnitzler y Kalko (1998), Sampaio et al. (2003) y Giannini y Kalko (2004). Las especies de murciélagos registradas se integraron en 12 grupos funcionales basados en 3 parámetros: 1), el hábitat de forrajeo, explicado por el espacio y medio acústico ocupado durante el vuelo;

2), el modo de forrajeo, que se refiere al área donde obtienen su alimento, ya sea sobre algún sustrato o en vuelo libre y 3), el tipo predominante de dieta, que es el tipo de alimento mayormente consumido por cada especie (Cuadro 1). Para esta sección, se integraron los listados de murciélagos de este trabajo y los obtenidos por Horváth et al. (2006) para la zona de Palenque.

Clasificación de murciélagos en relación con la fragmentación-perturbación del hábitat. Este análisis incluyó exclusivamente las especies registradas en el presente trabajo. Se excluyen las registradas por Horváth et al. (2006) porque las áreas de captura no están especificadas. Las especies se catalogaron según su respuesta a la fragmentación del bosque tropical, de acuerdo con Galindo-González (2004) y Estrada-Villegas et al. (2010). La clasificación incluye 3 categorías: A), especies restringidas o hábitat-dependientes; se encuentran únicamente en sitios con hábitats complejos en estructura y composición que pueden incluir cuerpos de agua y/o vegetación secundaria en niveles avanzados de sucesión; B), especies sensibles o vulnerables; suelen mantenerse dentro del continuo de vegetación utilizando los CR y/o las CV para moverse entre fragmentos, sin alcanzar las zonas abiertas o sin vegetación y C), especies altamente tolerables o adaptables; son las generalistas, soportan la modificación del hábitat y suelen beneficiarse de tal transformación. Se pueden encontrar desde la selva madura hasta los pastizales inducidos.

Resultados

Quiropteroфаuna de Palenque. Se registraron 52 especies de murciélagos (Cuadro 2), con un esfuerzo total de muestreo de 56 160 metros/red (en 130 noches) en un área

cubierta en el muestreo de aproximadamente de 69.5 km². El método de Jackknife de segundo orden, estima la riqueza en 57 especies de murciélagos.

Grupos funcionales. La fauna de murciélagos en Palenque se integra de 7 gremios funcionales, subdivididos en 12 categorías. Las especies insectívoras resultaron las más diversas con 30 especies (51.72%), seguidas de 19 especies frugívoras (32.75%), 4 nectarívoras/polinívoras (6.89%), y en menor proporción 2 especies del grupo de los hematófagos (3.44%) y con una única representante por grupo, las omnívoras, carnívoras y piscívoras (1.72% cada grupo). Este total incluye las especies registradas anteriormente en la zona por Horváth et al., 2006 (Cuadro 2).

Los gremios funcionales más diversos en Palenque los integran murciélagos insectívoros; se conforman por 16 especies IAS (por ej., *Rhynchonycteris naso*, *Mormoops megalophylla*, *Myotis* spp.), 6 especies son IAA (por ej., *Molossus molossus* y *M. sinaloae*), 6 especies son IS (por ej., *Lamproncycteris brachyotis*, *Micronycteris microtis* y *Mimon crenulatum*) y 2 especies son IAV (*Natalus stramineus* y *Pteronotus parnellii*). En el caso de los murciélagos frugívoros, 7 especies son FD (por ej., *Artibeus jamaicensis*, *A. lituratus* y *Chiroderma salvini*), 8 especies FS (por ej., *Carollia* spp. y *Sturnira* spp.) y 4 especies son FG por ej., *Artibeus phaeotis* y *A. watsoni*).

Clasificación de murciélagos en relación con la fragmentación-perturbación del hábitat. La clase B, vulnerables

Cuadro 2. Listado taxonómico de los murciélagos de Palenque

FAMILIA	ESPECIE	2006	2010	GREMIO	RFr	EPC
Emballoniridae	<i>Rhynchonycteris naso</i>	x	x	IAS	A	b
	<i>Saccopteryx bilineata</i>	x	x	IAS	A	
	<i>Balantiopteryx io</i>	x	x	IAA	A	a
	<i>Balantiopteryx plicata</i>	x	x	IAA	B	
	<i>Peropteryx macrotis</i>	x		IAS	-	
	<i>Peropteryx klappleri</i>	x		IAS	-	b
Noctilionidae	<i>Noctilio leporinus</i>		x	P	A	
Mormoopidae	<i>Mormoops megalophylla</i>	x	x	IAS	B	
	<i>Pteronotus davyi</i>	x	x	IAS	B	
	<i>Pteronotus parnellii</i>	x	x	IAV	B	
	<i>Pteronotus personatus</i>	x	x	IAS	B	
Phyllostomidae	<i>Glyphoncycteris sylvestris</i>	x	x	IS	A	a
	<i>Lamproncycteris brachyotis</i>	x		IS	-	b
	<i>Micronycteris microtis</i>		x	IS	A	
	<i>Micronycteris schmidtorum</i>		x	IS	A	b
	<i>Desmodus rotundus</i>	x	x	H	C	
	<i>Diphylla ecaudata</i>		x	H	C	
	<i>Chrotopterus auritus</i>	x		C	-	b
	<i>Mimon crenulatum</i>		x	IS	A	b
	<i>Phyllostomus discolor</i>	x	x	O	B	
	<i>Lophostoma brasiliense</i>	x	x	IS	B	b
	<i>Choeroniscus godmani</i>	x	x	N/P	B	a
	<i>Glossophaga commissarisi</i>		x	N/P	B	
	<i>Glossophaga leachii</i>	x	x	N/P	B	
	<i>Glossophaga morenoi</i>	x	x	N/P	C	a*
	<i>Glossophaga soricina</i>	x	x	N/P	C	
	<i>Artibeus jamaicensis</i>	x	x	FD	C	
	<i>Artibeus lituratus</i>	x	x	FD	C	
	<i>Carollia perspicillata</i>	x	x	FS	C	
	<i>Carollia subrufa</i>		x	FS	B	
	<i>Carollia sowellii</i>	x	x	FS	B	
	<i>Centurio senex</i>	x	x	FS	B	
	<i>Chiroderma salvini</i>		x	FD	B	
	<i>Chiroderma villosum</i>	x	x	FD	B	
	<i>Artibeus azteca</i>	x		FG	-	
	<i>A. phaeotis</i>	x	x	FG	B	

Cuadro 2. Continúa

FAMILIA	ESPECIE	2006	2010	GREMIO	RFr	EPC
Natalidae	<i>A. tolteca</i>		x	FG	B	
	<i>A. watsoni</i>	x	x	FG	B	b
	<i>Platyrrhinus helleri</i>	x	x	FG	B	
	<i>Sturnira lilium</i>	x	x	FS	C	
	<i>Sturnira ludovici</i>	x	x	FS	C	
	<i>Uroderma bilobatum</i>	x	x	FS	C	
	<i>Vampyressa thuyone</i>	x	x	FD	C	
	<i>Vampyrodes caraccioli</i>	x	x	FD	C	
	<i>Natalus stramineus</i>		x	IAV	A	
Vespertilionidae	<i>Eptesicus furinalis</i>	x	x	IAS	A	
	<i>Myotis californicus</i>		x	IAS	B	
	<i>Myotis elegans</i>		x	IAS	B	
	<i>Myotis fortidens</i>		x	IAS	B	a
	<i>Myotis keaysi</i>	x	x	IAS	B	
	<i>Myotis nigricans</i>	x	x	IAS	B	
	<i>Pipistrellus subflavus</i>	x		IAS	-	
	<i>Rhogeessa parvula</i>		x	IAS	B	a*
Molossidae	<i>Rhogeessa tumida</i>		x	IAS	B	
	<i>Cynomops mexicanus</i>	x	x	IAA	C	b
	<i>Molossus molossus</i>	x	x	IAA	C	
	<i>Molossus rufus</i>	x	x	IAA	C	
	<i>Molossus sinaloae</i>		x	IAA	C	

Columna 2006, especies registradas en Horváth et al. (2006); columna 2010, registradas en este trabajo. Gremio (grupos funcionales). IAA, insectívoros aéreos que vuelan y cazan en espacios abiertos; IAV, insectívoros aéreos que vuelan y cazan entre la vegetación; IAS, insectívoros aéreos que vuelan y cazan cerca de sustrato; IS, insectívoros cazadores sobre el sustrato; C, carnívoros, P, piscívoros; H, hematófagos; FD, frugívoros que vuelan en el dosel; FS, frugívoros que vuelan en el sotobosque; FG, frugívoros generalistas; N/P, nectarívoros polinívoros; O, omnívoros. RFr (respuesta de la especie a la fragmentación del hábitat). A, hábitat-dependiente; B, vulnerable; C, adaptable (tomado de Galindo-González, 2004 y Estrada-Villegas et al., 2010); EPC (especie con prioridad de conservación). a, en UICN; b, en NOM-059-SEMARNAT-2010; * endémicas de México.

a la fragmentación, domina la comunidad de murciélagos de Palenque con 26 especies, como *Pteronotus personatus*, *Phyllostomus discolor* y *Myotis keaysi*. La clase A, hábitat-dependientes, se integra por 10 especies de murciélagos, como *Saccopteryx bilineata*, *Rhynchonycteris naso* y *Mimon crenulatum*. La clase C, murciélagos tolerables a la fragmentación, se compone de 16 especies, entre otras, *Glossophaga soricina*, *Artibeus lituratus* y *Sturnira lilium*.

Discusión

En la zona de Palenque se habían registrado 42 especies de murciélagos, mediante el uso de redes de niebla y búsqueda e inspección de refugios (Horváth et al., 2006). De esas 42 especies anteriormente registradas, 6 no lograron capturarse durante este estudio. Al combinar las especies de la lista de Horváth et al. (2006) con las registradas en este trabajo, la fauna de murciélagos de Palenque estaría compuesta por 58 especies de murciélagos, agrupadas en 34 géneros y 7 familias. De estas especies, 16 son nuevos registros para Palenque (Cuadro 2).

Los murciélagos de Palenque constituyen el 42% de la quiropteroфаuna reconocida para México (Medellín et al., 2008), y el 54.7% de los registrados en el estado de Chiapas (Lorenzo y García, 2007). Están consideradas en algún nivel de riesgo, amenaza o bajo protección 15 especies registradas en la zona, que incluyen *Rhogeessa parvula* y *Glossophaga morenoi* (especies endémicas de México; Hutson et al., 2001; SEMARNAT, 2010).

Dada la similitud con otros sitios, es posible que al cubrir la zona sur del PNP, mediante el uso de redes de niebla, pudieran adicionarse a la lista especies como, *Trachops cirrhosus*, *Mimon cozumelae* e *Hylonycteris underwoodi*. Si el uso de las redes de niebla se complementara con la búsqueda e inspección en refugios, probablemente también podrían registrarse en la zona especies como *Pteronotus gymnotus* y *Natalus lanatus*, de cuyas familias (Mormoopidae y Natalidae, respectivamente) se sabe que tienen preferencias cavernícolas o son mayormente encontradas en cavidades (Escalona-Segura et al., 2002; Avila-Torresagatón, 2008; Torres-Flores y López-Wilchis, 2010). Además, el uso de los métodos de detección acús-

tica podría complementar los listados, como ha ocurrido en otras regiones neotropicales (O'Farrell y Miller, 1999; Ochoa et al., 2000; Rydell et al., 2002).

En la zona de Palenque, mediante el uso de detectores acústicos y de los mapas de distribución trazados por Medellín et al. (2008) sería posible registrar especies como *Centronycteris centralis*, *Pteronotus gymnotus*, *Lasiurus blossevillii*, *L. ega*, *L. intermedius*, *Rhogeessa gracilis*, *Eumops auripendulus*, *E. bonariensis*, *E. glaucinus*, *E. hanse*, *Promops centralis* y *Nyctinomops laticaudatus*.

En la fauna de murciélagos de Palenque domina la familia Phyllostomidae (56.8% de las especies registradas), siguiendo el patrón de otras comunidades de murciélagos neotropicales (Fleming, 1986; Stevens y Willig, 2000; Kalko y Handley Jr., 2001). El gremio trófico dominante es el insectívoro, con cerca del 52% de las especies registradas, seguido por los frugívoros (el 32.7% de las especies). Esto mismo se ha observado en Belice (Fenton et al., 2001), Brasil y Costa Rica (Stevens y Willig, 2000; Sampaio et al., 2003). Sin embargo, en algunas localidades de Panamá (Meyer et al., 2008) y Brasil (Kalko y Handley Jr., 2001), el gremio de murciélagos frugívoros es el dominante. En las regiones neotropicales se han registrado ambos patrones (Patterson et al., 2003).

Jung y Kalko (2010) anotan que los murciélagos insectívoros aéreos pueden soportar ambientes con alteraciones antrópicas. Sin embargo, la presencia de diferentes especies de murciélagos insectívoros en sitios con distintos niveles de perturbación humana podría estar modulada tanto por la condición del hábitat como por la disponibilidad de insectos atraídos por la modificación gradual de los sistemas originales (Basset et al., 2004; Jung y Kalko, 2010). En este sentido, la alta diversidad de murciélagos insectívoros de Palenque se podría explicar por la también alta diversidad de insectos del BTP de Chiapas (Cordero y Llorente, 2000; León-Cortés et al., 2005).

Los diferentes elementos del paisaje de Palenque, resultantes de la fragmentación y pérdida del BTP, parecen modular la presencia de las diferentes especies de murciélagos en los componentes paisajísticos de la zona, es decir, la respuesta de este grupo biológico parece depender de las características de los diferentes elementos del paisaje, como su cobertura, su estructura, la continuidad de BTP o el grado de conectividad entre fragmentos (Galindo-González, 2004; Estrada-Villegas et al., 2010; Mena, 2010). Es probable que lo anterior se encuentre estrechamente vinculado a las historias de vida de cada especie de murciélago, en particular de sus requerimientos energéticos (alimento) y disponibilidad de refugio (Kunz y Lumsden, 2003; Patterson et al., 2003; Speakman y Thomas, 2003).

A partir del listado de Galindo-González (2004), *Sturnira ludovici* y *Vampyressa thyone*, consideradas especies

clase A, se reasignan a la clase C; *Glossophaga morenoi*, clasificada como clase B, a la clase C, y *Mormoops megalophylla*, *Pteronotus davyi*, *Chiroderma salvini* y *C. villosum*, pertenecientes a la clase C, se reasignaron a la clase B, toda vez que fueron registradas en ambientes que no reflejan las características paisajísticas de la clasificación original (Galindo-González, 2004). Es decir, algunas especies de murciélagos, típicas de hábitats conservados, como el bosque continuo o los CR, fueron capturadas en elementos del paisaje con alta influencia humana, como son las CV o los PI.

En Palenque, la modificación del hábitat por acciones humanas pudiera favorecer a las especies clase C (la mayoría de ellas registradas en todos los elementos del paisaje, particularmente en las zonas altamente perturbadas como los PI). Mientras que las especies de murciélagos cuya respuesta a la fragmentación las sitúa como hábitat-dependientes (clase A y B) serían en un principio las mayormente afectadas por la fragmentación y modificación del BTP de la zona.

Basta mencionar que 7 de las 15 especies de murciélagos encontradas en Palenque y catalogadas en algún nivel de riesgo (Hutson et al., 2001; SEMARNAT, 2010) pertenecen a la clase A (por ej., *Balantiopteryx io*, *Rhynchonycteris naso*, *Glyphoncteris sylvestris* o *Micronycteris schmidtorum*; Cuadro 2) y 3 a la clase B (*Choeroniscus godmani*, *Myotis fortidens* o la endémica *Rhogeessa párvula*). En contraste, sólo 2 especies pertenecen a la clase C (*Cynomops mexicanus* y *Glossophaga morenoi*; endémica esta última).

Los CR y las CV son hábitats importantes para el mantenimiento de las poblaciones de murciélagos en paisajes fragmentados (Verboom y Huitena, 1997; Estrada y Coates-Estrada, 2001; Harvey et al., 2006; Rogers et al., 2006; Williams et al., 2006; Harvey y González, 2007). En estos hábitats, los murciélagos desarrollan diversas fases de su ciclo de vida y tienen acceso a sitios de percha, refugios diurnos y alimento (Kunz y Lumsden, 2003; Dechmann y Kerth, 2008). Por esta razón, resulta necesario diseñar y poner en marcha estrategias de mejoramiento de la composición y estructura de las cercas vivas entre pastizales inducidos y del mantenimiento de los corredores riparios dentro del paisaje de Palenque.

Debido a la acelerada y continua fragmentación y degradación del BTP que ocurre en Palenque, es posible que parte importante de su patrimonio biológico disminuya drásticamente e irreversiblemente en un futuro cercano. Arita y Ortega (1998) consideran la región de la Selva Lacandona como importante y prioritaria para la conservación de la quiropterofauna mesoamericana. Asimismo, Medellín (1993) considera la región este de Tabasco y la Selva Lacandona como zona relevante e importante para

la permanencia de varias especies de este grupo. En este sentido, la zona de Palenque además de formar parte del continuo de vegetación de la Selva Lacandona (Patten et al., 2010) y colindar con el este de Tabasco, debe considerarse zona prioritaria para el estudio y conservación de los murciélagos de México, pues alberga poco más del 40% de esta fauna.

Agradecimientos

La captura de ejemplares se hizo bajo el permiso SGPA/DGVS/05491/09 SEMARNAT. Se agradece a la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, por el financiamiento del proyecto “Estudio de la viabilidad para el establecimiento de corredores biológicos para la conservación de la fauna silvestre en la zona de influencia de Palenque”. Al INAH-Palenque y CONANP-Palenque, por la facilidades para trabajar en el PNP. A los dueños de los ranchos por permitirnos el acceso, así como a Acajungla y el parque Los Aluxes. La División Académica de Ciencias Biológicas-Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (DACBIOL-UJAT) proporcionó apoyo logístico para el desarrollo de este trabajo. A los estudiantes de la DACBIOL y voluntarios que apoyaron el trabajo de campo. A tres revisores anónimos que mejoraron el documento final. El primer autor recibió la beca 31864 del CONACyT para cursar la maestría en ciencias ambientales (DACBIOL-UJAT).

Literatura citada

- Álvarez-Castañeda, S. T. y T. Álvarez. 1991. Los murciélagos de Chiapas. Instituto Politécnico Nacional. México D. F. 211 p.
- Arita, T. H. y J. Ortega. 1998. The middle american bat fauna: conservation in the neotropical-nearctic border. *In* Bats biology and conservation, T. H. Kunz y P. A. (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 295-308.
- Avila-Torresagatón, L. G. 2008. Estimación mediante un sistema audiovisual de las poblaciones de 4 especies de murciélagos en 5 refugios cavernícolas de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Estado de Morelos, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos. 78 p.
- Basset, Y., J. F. Mavoungou, J. B. Mikissa, O. Missa, S. Miller, R. Kitching y A. Alonso. 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forest. *Biodiversity and Conservation* 13:709-732.
- Caras, T. y C. Korine. 2009. Effect of vegetation density on the use of trails by bats in a secondary tropical rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 25:97-101.
- Castro-Luna, A., V. J. Sosa y G. Castillo-Campos. 2007. Quantifying phyllostomid bats at different taxonomic levels as ecological indicators in a disturbed tropical forest. *Acta Chiropterologica* 9:219-228.
- Comité Estatal de Información Geográfica y Estadística (CEIGE). 2008. <http://www.ceieg.chiapas.gob.mx>; última consulta: 11.II.2010.
- Cordero, C. M. y J. Llorente. 2000. Los Arthropoda de México: algunas comparaciones. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. II, J. E. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete, E. González-Soriano (eds.). UNAM. México. p. 95-101.
- Cruz, E. L., C. Lorenzo, L. Soto, E. Naranjo y N. Ramírez. 2004. Diversidad de mamíferos en cafetales y selvas medianas de las cañadas de La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 20:63-81.
- de Lima, G. y C. Gascon. 1999. The conservation value of linear forest remnants in central Amazonia. *Biological Conservation* 91:241-247.
- Dechmann, K. N. D. y G. Kerth. 2008. My home is your castle: roost making is sexually selected in the bat *Lophostoma silvicolum*. *Journal of Mammalogy* 89:1379-1390.
- Díaz-Gallegos, J. R. 1996. Estructura y vegetación florística del Parque Nacional Zona Arqueológica de Palenque, Chiapas. Tesis, División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa. 63 p.
- Escalona-Segura, G. J., A. Vargas-Contreras y L. Interián-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 6:99-103.
- Escobedo-Morales, L. A., L. León-Paniagua, J. Arroyo-Cabrales y J. O. Polanco. 2005. Diversidad y abundancia de los mamíferos de Yaxchilán, municipio de Ocosingo, Chiapas. *In* Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa, V. Sánchez-Cordero y A. R. Medellín (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ CONABIO. México DF. p. 283-298.
- Espinoza, E., E. Cruz, H. Kramsky e I. Sánchez. 2003. Mastofauna de la Reserva de la Biosfera “La Encrucijada”, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología* 7:5-19.
- Espinoza, M. E., A. D. Anzures y E. A. Cruz. 1998. Mamíferos de la Reserva de la Biosfera El Triunfo, Chiapas. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:79-94.
- Estrada, A. y R. Coates-Estrada. 2001. Bat species richness in live fences and in corridors of residual rain forest vegetation at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 24:92-102.
- Estrada, A., A. Mendoza, L. Castellanos, R. Pacheco, S. Van Belle, Y. García y D. Muñoz. 2002. Population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in a fragmented landscape in Palenque, Chiapas, México. *American Journal of Primatology* 58:45-55.
- Estrada-Villegas, S., C. F. J. Meyer y E. Kalko. 2010. Effects of tropical forest fragmentation on aerial insectivorous bats in land-bridge island system. *Biological Conservation*

- 143:597-608.
- Fenton, M. B., E. Bernard, S. Bouchard, L. Hollis, S. D. Johnston, C. L. Lausen, J. M. Rataliffe, D. K. Riskn, J. R. Taylor y J. Zigouris. 2001. The bat fauna of Lamanai Belize: roost and trophic roles. *Journal of Tropical Ecology* 17:511-524.
- Fleming, H. T. 1986. The structure of neotropical bat communities: a preliminary analysis. *Revista Chilena de Historia Natural* 59:135-150.
- Galindo-González, J. 2004. Clasificación de los murciélagos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, respecto a su respuesta a la fragmentación del hábitat. *Acta Zoológica Mexicana* 20:293-243.
- Gannon, W. L., S. R. Silkes y The animal care and use committee of the American Society of Mammalogists. 2007. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild animals in research. *Journal of Mammalogy* 88:809-823.
- Giannini, P. N. y E. Kalko. 2004. Trophic structure in a large assemblage of phyllostomid bats in Panama. *Oikos* 105:209-220.
- Harvey, A. C., A. Medina, D. Merlo, S. Vilchez, B. Hernández, J. Saenz, J. Maes, F. Casanoves y F. Sinclair. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications* 16:1986-1999.
- Harvey, A. C. y J. A. González. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodiversity and Conservation* 16:2257-2292.
- Horváth, A., R. Vidal-López y R. Sarmiento-Aguilar. 2001. Mamíferos del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:6-26.
- Horváth, A., R. Vidal-López, O. Pérez-Macias, C. Chávez-Gloria, Y. Aguirre-Bonifaz, D. Gallegos-Castillo, M. Ramírez-Lozano, E. Sánchez-Vásquez y E. Espinoza-Medinilla. 2006. Mamíferos de los Parques Nacionales Lagunas de Montebello y Palenque Chiapas, informe final del proyecto BK047 CONABIO-ECOSUR. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. 46 p.
- Hutson, A., S. P. Mickleburgh y P. A. Racey. 2001. Global status and survey conservation action plan: microchiropteran Bats. IUCN/ SSC Chiropteran Specialist Group, Gland/ Cambridge. 258 p.
- Jiménez-Ferrer, G., C. L. López, T. J. Nahed, G. S. Ochoa, G. S. y B. de Jong. 2008a. Árboles y arbustos forrajeros de la región norte-tzotzil de Chiapas, México. *Veterinaria México* 39:199-213.
- Jiménez-Ferrer, G., R. Velasco-Pérez, G. M. Uribe y L. Soto-Pinto. 2008b. Ganadería y conocimiento local de árboles y arbustos forrajeros de la selva Lacandona, Chiapas, México. *Zootecnia Tropical* 26:333-337.
- Jung, K. y E. Kalko. 2010. Where forest meets urbanization: foraging plasticity of aerial insectivorous bats in an anthropogenically altered environment. *Journal of Mammalogy* 91:144-153.
- Kalko, E. 1997. Diversity in tropical bats. *In* Tropical biodiversity and Systematics, H. Ulrich (ed.). Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig Bonn. p. 13-43.
- Kalko, E. y C. O. Handley Jr. 2001. Neotropical bats in the canopy: diversity, community structure, and implication for conservation. *Plant Ecology* 153:319-333.
- Klingbeil, T. B. y M. R. Willg. 2009. Guild-specific response of bats to landscape composition and configuration in fragmented Amazonian rainforest. *Journal of Applied Ecology* 46:203-213.
- Kunz, H. T. y L. F. Lumsden. 2003. Ecology of cavity and foliage roosting bats. *In* Ecology of bats, T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds.). University of Chicago Press. Illinois. p. 3-89.
- Lees, A. C. y A. C. Peres. 2007. Corridors of varying quality for Amazonian birds and mammals. *Conservation Biology* 22:439-449.
- León-Cortez, J. L., L. Ruiz-Montoya y A. Morón-Ríos. 2005. La diversidad de insectos en Chiapas: génesis y estado del conocimiento. *In* Diversidad biológica en Chiapas, M. Gonzales-Espinoza, N. Ramírez-Marcial, L. Ruiz-Montoya (coord.). ECOSUR-COCyTECH, Plaza y Valdés. México, D. F. p. 163-194.
- Lorenzo, C. y M. García. 2007. Sistemática y conservación de los mamíferos de Chiapas. *In* Tópicos en sistemática, ecología y conservación de mamíferos, G. Sánchez-Rojas y A. Rojas-Martínez (eds.). Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo. p. 47-57.
- Medellín, R. A. 1993. Estructura y diversidad de una comunidad de murciélagos en el trópico húmedo mexicano. *In* Avances en el estudio de los mamíferos de México, vol. II, Publicaciones Especiales. R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D. F. p. 333-350.
- Medellín, R. A., H. Arita y O. Sánchez. 2008. Identificación de los murciélagos de México, clave de campo, segunda edición. Instituto de Ecología, UNAM, México, D. F. 78 p.
- Mena, J. L. 2010. Respuesta de los murciélagos a la fragmentación del bosque en Pozuzo, Perú. *Revista Peruana de Biología* 17:277-284.
- Mendoza, E. y R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Meyer, C. F. J., J. Fründ, W. Pineda y E. Kalko. 2008. Ecological correlates of vulnerability to fragmentation in neotropical bats. *Journal of Applied Ecology* 45:381-391.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad, vol. 1. M&T- Manuales y Tesis. SEA, Zaragoza. 84 p.
- Naranjo, E. J. y E. E. Medinilla. 2001. Los mamíferos de la Reserva Ecológica Huitepec, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:58:67.

- O'Farrell, M. J. y B. M. Miller. 1999. Use of vocal signatures for the inventory of free-flying neotropical bats. *Biotropica* 31:507-516.
- Ochoa, J., M. J. O'Farrell y B. M. Miller. 2000. Contribution of acoustic methods to the study of insectivorous bat diversity in protected areas from northern Venezuela. *Acta Chiropterologica* 2:171-183.
- Ochoa-Gaona, S., F. Hernández-Vázquez, B. H. J. De Jong y D. Gurri-García. 2007. Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: un estudio de caso en La Selva Lacandona, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 81:65-80.
- Ortiz-Espejel, B. y V. M. Toledo. 1998. Tendencias en la deforestación de la Selva Lacandona: (Chiapas, México), el caso de las Cañadas. *Interciencia* 23:318-327.
- Ortiz-Ramírez, D., C. Lorenzo, E. Naranjo y L. León-Paniagua. 2006. Selección de refugios por 3 especies de murciélagos frugívoros (Chiroptera: Phyllostomidae) en la Selva Lacandona, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:261-270.
- Patten, A. M., H. Gómez y B. Smith-Patten. 2010. Long-term changes in the bird community of Palenque, Chiapas, in response to rainforest loss. *Biodiversity and Conservation* 19:21-36.
- Patterson, B. D., M. R. Willig y D. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning and patterns of ecological organization. *In Ecology of bats*, T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds.). University of Chicago Press. p. 536-579.
- Quesada, M., K. E. Stoner, J. A. Lobo, Y. Herráias-Diego, C. Palacios-Guevara, M. A. Munguía-Rosas, K. O-Salazar y V. Rosas-Guerrero. 2004. Effects of forest fragmentation on pollinator activity and consequences for plant reproductive success and mating patterns in bat-pollinated Bombacaceous trees. *Biotropica* 36:131-138.
- Rogers, D., M. C. Belk, M. González y B. Coleman. 2006. Patterns of habitat use by bats along riparian corridor in northern Utah. *The Southwestern Naturalist* 51:51-58.
- Rydell, J., H. Arita, M. Santos y J. Granados. 2002. Acoustic identification of insectivorous bats (Chiroptera) of Yucatán, Mexico. *Journal of Zoology* 257:27-36.
- Rzedowsky J. 2006 Vegetación de México, edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 504. p.
- Sampaio, E. M., E. Kalko, E. Bernard, B. Rodríguez-Herrera y O. Handley Jr. 2003. A biodiversity assessment of bats (Chiroptera) in a tropical lowland rainforest of Central Amazonia, including methodological and conservation considerations. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38:17-31.
- Schnitzler, H. U. y E. Kalko. 1998. How echolocating bats search and find food. *In Bats biology and conservation*, T. H. Kunz y P. A. Racey (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 183-196.
- Schulze, D. M., N. E. Saevy y D. Whitecre. 2000. A comparison of the phyllostomid bat assemblages in undisturbed neotropical forest and in forest fragments of a slash-and-burn farming mosaic in Petén, Guatemala. *Biotropica* 32:174-184.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010. Protección ambiental, Especies nativas de México de flora y fauna silvestre, Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio, Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre. 78 p.
- Speakman J. R. y D. W. Thomas. 2003. Physiological ecology and energetics of bats. *In Bats Biology and Conservation*, T. H. Kunz y P. A. Racey (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. p. 430-490.
- Steven, R. D. y M. R. Willig. 2000 Density compensation in New World bat communities. *Oikos* 98:367-377.
- Torres-Flores J. y R. López-Wilchis. 2010. Condiciones microclimáticas, hábitos de percha y especies asociadas a los refugios de *Natalus stramineus* en México. *Acta Zoológica Mexicana* 26:191-213.
- Verboom, B. y H. Huitema. 1997. The importance of linear landscape elements for the pipistrelle *Pipistrellus pipistrellus* and serotine bat *Eptesicus serotinus*. *Landscape Ecology* 12:117-125.
- Williams J.A., M. O'Farrell y B. R. Riddle. 2006. Habitat use by bats in a riparian corridor of the Mojave Desert southern Nevada. *Journal of Mammalogy* 87:1145-1153.



Distribución y diversidad de hábitats en el humedal de la Reserva Natural Presidente Sarmiento, San Juan, Argentina

Distribution and habitats diversity on the wetland of President Sarmiento Natural Reserve, San Juan, Argentina

Daniel Germán Flores^{1✉} y Graciela Mabel Suvires^{1,2}

¹Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales-INGEO-Gabinete de Geología Ambiental. UNSJ. Av. Ignacio de la Roza y Meglioli 5400. Rivadavia, San Juan, Argentina.

²CONICET: Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Argentina.

✉ dflores@unsj-cuim.edu.ar

Resumen. En el Área Natural Protegida Presidente Sarmiento (APN), ubicada en la depresión intermontana del valle de Zonda, región del centro-oeste de Argentina, se cartografiaron los factores relieve, consistencia y estado de humedad de los suelos y vegetación, con el fin de contribuir al manejo del humedal. Éste se ubica en la porción distal de un extenso abanico aluvial, en coincidencia con la zona de descarga de agua. Se efectuó un análisis multidisciplinar para establecer relaciones entre la diversidad de hábitats y relieves, la vegetación y los suelos. Se identificaron y clasificaron genéticamente 10 ambientes regionales en la cuenca, donde el ANP ocupa 2 de estos 10 ambientes. A escala local, con fotos aéreas y trabajo de campo, se identificaron 7 sitios con sus variaciones en consistencia de suelos y vegetación. Se clasificaron 37 especies agrupadas en 18 familias. Las Fabaceae y Asteraceae son predominantes. En la reserva, el tamarindo (*Tamarix gallica*) resultó ser la especie exótica más adaptable; invade y desplaza a las especies nativas. La metodología de trabajo resultó ser muy útil, comenzando desde lo regional hasta el análisis del relieve local.

Palabras clave: desiertos argentinos, humedal de descarga de agua subterránea, *Tamarix gallica*.

Abstract. In the Natural Area Protected President Sarmiento (APN), situated in an intermountain depression of an arid region of the Zonda valley, a multidisciplinary analysis was performed, to establish a relationship between habitat diversity, relief, soils and vegetation. This wetland, Provincial Park Reserve President Sarmiento, is lies in a desertic area of central-western part of Argentina. Ten regional environment units within the basin, and 7 sites within the Park were identified and classified. The sites are located in the distal part of an extensive alluvial fan. The survey of the vegetation identified a total of 37 plant species grouped into 18 families. The Fabaceae and Asteraceae are dominants. The tamarindo (*Tamarix gallica*) was the exotic flora most adaptable to this environment, invading and moving on niches of native species that are particular to the identification ANP. The methodology of work followed was very useful beginning from regional to local landforms analysis.

Key words: Argentinean deserts, wetland of underwater discharge, *Tamarix gallica*.

Introducción

Los humedales tienen funciones que les otorgan un gran valor ambiental atribuido a su alta productividad biológica y diversidad de hábitats, y a su participación en la estabilización de procesos hidrológicos y como filtros naturales (Brown y Lant, 1999; Bodini et al., 2000). Son de gran importancia tanto para la conservación de la diversidad como para el desarrollo de las comunidades humanas asociadas a ellos (Gonzales, 1993). En las últimas décadas, los humedales se han revalorizado, especialmente

como núcleos de biodiversidad y reguladores hidrológicos, debido a que estos ecosistemas no sólo contribuyen al sostenimiento de los circuitos migratorios de aves (Almazán y Navarro, 2006; Flores y Suvires, 2009) sino además a la diversidad de especies de plantas nativas (De La Barrera, 2008; Flores, 2008). Las condiciones ambientales de los terrenos de los humedales propician el uso de la tierra, que conjuntamente con la modificación del régimen hídrico y la introducción de especies exóticas alteran la dinámica de estos sistemas, comprometiendo su flora y fauna original (Brinson y Malvárez, 2002). En estos ecosistemas cada factor ambiental tiene distintos efectos sobre los demás (De La Barrera, 2008); el estudio de las causas de la existencia y de la dinámica de los humedales ofrece resultados

que señalan la importancia del conocimiento de las situaciones locales en estos hábitats.

Este trabajo tiene como objetivo analizar los factores ambientales, el relieve, la vegetación y la consistencia y estado de humedad de los suelos del Área Natural Protegida Parque Provincial Presidente Sarmiento (APN), ubicado en el centro-oeste árido de Argentina, con el fin de contribuir al manejo del humedal. Se utiliza una metodología sencilla de trabajo, desde el enfoque regional de la cuenca, con la identificación de 10 ambientes de relieves regionales, hasta alcanzar un nivel de estudio detallado, con la identificación de 7 sitios de relieves y sus correspondencias en suelos y vegetación.

En Argentina, el territorio de la provincia de San Juan, posee algunas áreas de protección nacional e internacional, correspondiendo 720 ha al Área Natural Protegida en estudio. En 2005, por la Ley Provincial 7586, fue declarada reserva de usos múltiples y Parque Provincial Presidente Sarmiento. La misma, posee cuerpos de agua dulce, permanentes y temporarios, de contornos dinámicos y abundante vegetación emergente (Flores, 2008). El valle de Zonda muestra un territorio de características heterogéneas que comprende complejas interacciones entre la configuración espacial y los procesos ecológicos. En esta región central del Monte, la heterogeneidad espacial de la vegetación y de sus condiciones ambientales son similares a las de otras regiones áridas y semiáridas del mundo (Suvires, 2000). Las observaciones detalladas, principalmente de campo, estuvieron dirigidas a las variaciones en los relieves o micro-formas; se efectuaron con apoyo de fotogramas y fotografías aéreas, lo que permitió establecer relaciones entre las unidades territoriales o hábitats, las propiedades de los suelos y las especies vegetales (nativas-exóticas) presentes, y proveer nuevos datos e información para la comprensión de este ecosistema dentro del contexto regional de la cuenca de Zonda.

Materiales y métodos

Área de estudio. En la depresión tectónica del valle de Zonda, provincia de San Juan, centro-oeste de Argentina ($31^{\circ}33' S$, $68^{\circ}42' O$) se ubica el humedal del Área Natural Protegida, Reserva de Usos Múltiples y Parque Provincial Presidente Sarmiento, con una superficie de 720 ha, a una altura promedio de 760 m snm (Fig. 1).

El área de estudio se desarrolla en la parte distal de un extenso abanico aluvial del río San Juan, limitada hacia el este por la sierra de Marquesado. Desde el punto de vista geológico-geomorfológico, este valle es una depresión tectónica e intermontana, longitudinal, que se extiende entre 2 alineamientos montañosos morfoestructurales, de disposición norte-sur, pertenecientes a precordillera central (sierra

Alta de Zonda-Cerro Blanco) al oeste, y a la precordillera oriental (sierra Marquesado-Sierra Chica de Zonda) hacia el este (Ortiz y Zambrano, 1981).

La zona de estudio está incluida en la Provincia Fito-geográfica del Monte (Cabrera, 1994; Bertiller et al., 2009). La precipitación media anual es de 86.1 mm y la temperatura media de $25.7^{\circ}C$. El clima es seco-desértico. Las descargas de agua que recibe el humedal provienen desde el oeste de los caudales estacionales del río San Juan, el que se alimenta, en la Cordillera de los Andes, de precipitaciones nivas y derretimiento de glaciares, y desde el norte del embalse artificial de Ullum.

Trabajo de laboratorio/gabinete. Mediante fotointerpretación a escala 1:20 000 y fotogramas a escala 1:10 000, con base en diferencias entre las distintas tonalidades, diseños y texturas de las imágenes fotográficas, se identificaron, primero, 10 unidades regionales (Fig. 2) y luego, 7 diferentes sitios (Fig. 3). Las fotografías aéreas fueron provistas por el Centro de Fotogrametría y Catastro de San Juan (vuelo IGM 1994). De manera simultánea a la fotoidentificación y fotointerpretación de las unidades territoriales se elaboraron referencias descriptivas y de clasificación geomorfológica preliminar y previa al apoyo de campo. En gabinete se identificaron y clasificaron las especies vegetales que no pudieron clasificarse en el campo, utilizando catálogos y manuales de vegetación de monte.

Trabajo de campo. En los distintos sitios delimitados con fotointerpretación se efectuaron recorridos de campo a pie, registrando las variaciones de los perfiles de suelos en aquellos lugares accesibles y sin agua en superficie; se abrieron pozos de 35 cm de profundidad y se determinó textura manual y consistencia al tacto (en seco, húmedo y mojado) en cada uno de los cambios de relieves o sitios,

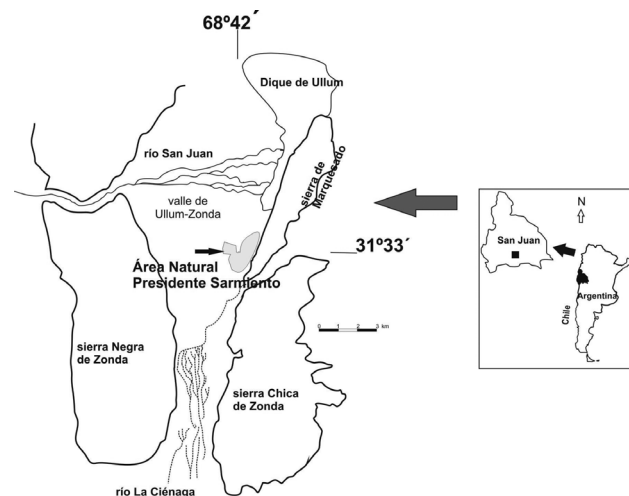


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Valle de Zonda, San Juan, Argentina.

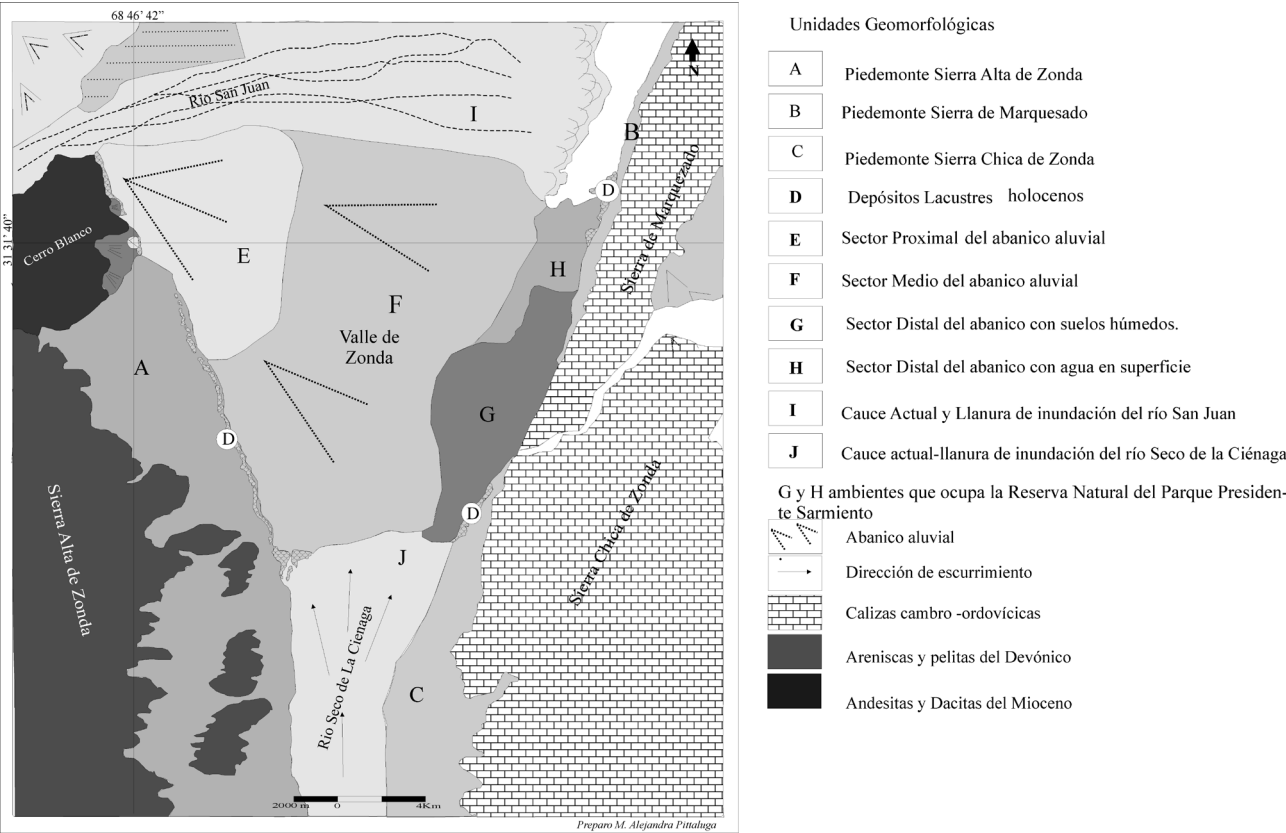


Figura 2. Unidades geomorfológicas regionales en el Valle de Zonda.

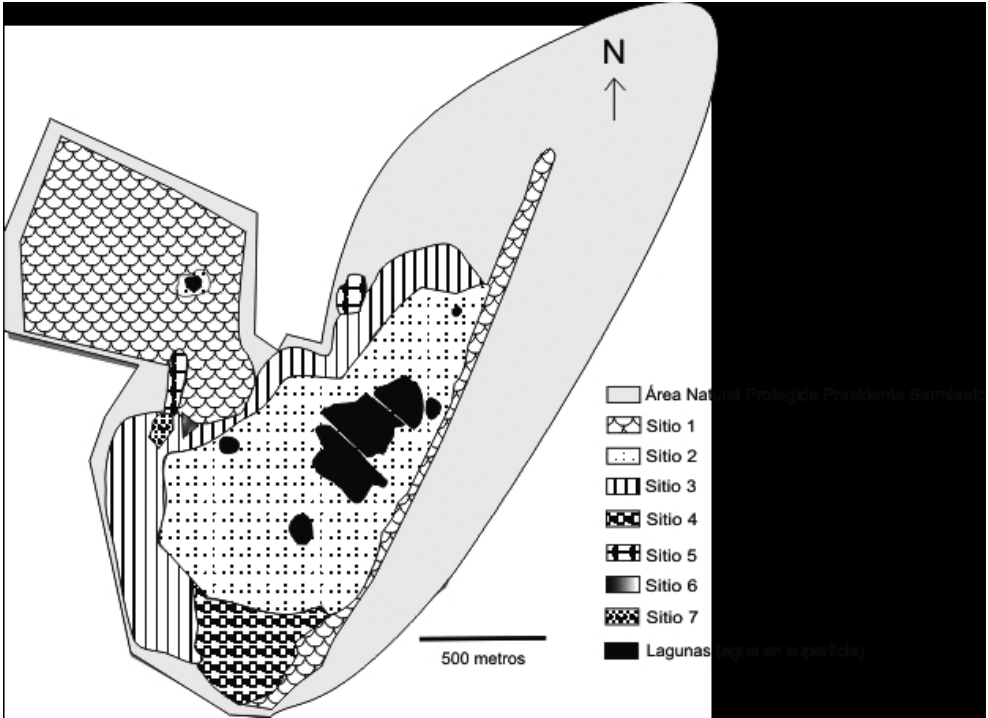


Figura 3. Zonificación de unidades de tierra, a escala aprox. 1:25 000 en detalle (sitios) del ANP.

Cuadro 1. Relaciones entre relieves-vegetación-consistencia del suelo de los sitios del Área Natural Protegida Presidente Sarmiento. Especies adicionales: S1: Fabaceae: *Geoffroea decorticans* (Guillies ex Hook et Arn.) Bukart. S3: Poaceae: *Muhlenbergia asperifolia* (Nees et Meyen ex Trin.) Parodi.; *Phragmites australis* Cav. (Trin. ex Steud). Asteraceae: *Wedelia glauca* (Ortega) Hoffmann ex Hicken.; *Baccharis salicifolia* (Ruiz et Pavón) Pers.; *Senecio subulatus* D. Don ex Hook et Arn

Unidad regional	Sitio paisaje	Ubicación en ANP	Relieve	Suelo	Vegetación dominante	
					Familia	Especie
Sector distal del abanico con suelos húmedos (G)	S1	Oeste del ANP, en la porción distal del abanico	Plano a plano - inclinado	Texturas finas con algunos rodados pequeños de caliza y gravillas. Consistencia: ligeramente duro, no plástico y ligeramente adhesivo	Fabaceae	<i>Prosopis strombulifera</i> Lam. <i>Prosopis chilensis</i> Stunz. <i>Prosopis flexuosa</i> DC. <i>Acacia aroma</i> Guillies. <i>Medicago sativa</i> L. <i>Melilotus albus</i> Desr.
					Chenopodiaceae	<i>Atriplex deserticola</i> Phil, <i>Atriplex crenatifolia</i> Chodat.
					Zygophyllaceae	<i>Larrea divaricata</i> Cav
					Solanaceae	<i>Solanum eleagnifolium</i> Cav. <i>Lycium tenispinosum</i> Miers. <i>Grabowskia obtusa</i> Am.
					Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.
					Juncaceae	<i>Juncus acutus</i> L.
					Equisetaceae	<i>Equisetum giganteum</i> L.
					Umbelíferas	<i>Hydrocotyle bonariensis</i> Lam.
	S2	Rodea al núcleo de agua. De límite indefinido	Suavemente deprimido cóncavo	Mojado en la mayor parte del año. Tiene plasticidad y adhesividad moderada	Poaceae	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir. <i>Cynodon dactylon</i> L.
					Salicáceas	<i>Salix humboldtiana</i> Willd.
					Solanaceae	<i>Solanum eleagnifolium</i> Cav.
					Asteraceae	<i>Tessaria absinthioides</i> DC. <i>Solidago chilensis</i> Meyen.
					Malvaceae	<i>Spharealcea miniata</i> Cav.
					Fabaceae	<i>Prosopis strombulifera</i> Lam. <i>Prosopis flexuosa</i> DC. <i>Medicago sativa</i> L.
					Ranunculáceas	<i>Clematis montevidensis</i> Spreng.
					Tamaricaceae	<i>Tamarix gallica</i> L.
					Salicaceae	<i>Populus nigra</i> L.
					Casuarinaceae	<i>Casuarina cunninghamiana</i> Miq.
	S3	Transición se ubica bordeando al S2 y en partes próximo al S1	Plano a plano-inclinado	Estos suelos tienen mayor humedad que los del S1 pero menos que los del S2	Poaceae Salicáceas Solanaceae Asteraceae Malvaceae Fabaceae Ranunculáceas	<i>Paspalum dilatatum</i> Poir. <i>Cynodon dactylon</i> L. <i>Salix humboldtiana</i> Willd. <i>Solanum eleagnifolium</i> Cav. <i>Tessaria absinthioides</i> DC. <i>Solidago chilensis</i> Meyen. <i>Spharealcea miniata</i> Cav. <i>Prosopis strombulifera</i> Lam. <i>Prosopis flexuosa</i> DC. <i>Medicago sativa</i> L. <i>Clematis montevidensis</i> Spreng.
	S4	Sector sur	Plano	Consistencia del suelo es blanda	Tamaricaceae	<i>Tamarix gallica</i> L.
	S5	Sector norte	Plano	Consistencia del suelo es blanda (en seco)	Salicaceae	<i>Populus nigra</i> L.
	S6	Sector oeste	Plano	Consistencia ligeramente dura (en seco)	Casuarinaceae	<i>Casuarina cunninghamiana</i> Miq.
	S7	Sector oeste	Plano	Consistencia ligeramente dura (en seco)	Myrtaceae	<i>Eucalyptus tereticornis</i> Sm.

siguiendo el método de Etcheverre (1976). Entre las propiedades físicas de los suelos, la consistencia es una característica fundamental en los ambientes de humedales que permite analizar la variación del contenido de humedad en los suelos y su comportamiento físico-mecánico en relación con los aportes de agua subterránea o superficial. La consistencia se encuentra vinculada a la textura y a la

estructura, principalmente, es la coherencia entre las partículas del suelo y varía según el estado de humedad, por lo que conviene determinarla en seco, húmedo y mojado.

Durante la primavera del 2009, se realizó una evaluación de las especies de plantas en cada uno de los sitios mediante 2 transectos de 30 m de longitud con 4 parcelas de 6 m², separadas 2 m entre ellas. Se registró presencia-

ausencia de especies de plantas nativas y exóticas. El estudio se realizó teniendo en cuenta la sectorización territorial antes señalada.

Resultados

Las figuras. 2 y 3 muestran la distribución de los hábitats regionales y locales que existen tanto en la cuenca de Zonda como en el Área Natural Protegida (ANP), respectivamente. En la figura 3 se identificaron 7 sitios, todos ubicados en la parte distal del antiguo y abandonado abanico aluvial del río San Juan (Fig. 2, unidades G y H).

Con métodos geofísicos y geoelectrónicos, Rocca, (1969) estudió la hidrogeología de la cuenca de Zonda, definiendo el abanico aluvial depositado por el río San Juan como una gran unidad geomorfológica regional antigua. Este abanico se habría formado en la depresión de Zonda en el Pleistoceno tardío, debido a los grandes aportes hídricos y descargas de sedimentos aluvionales provenientes de los derretimientos y retrocesos de los glaciares de los Andes centrales (Colombo et al., 2000; Lloret y Suvires, 2006). La depresión tectónica de Zonda está asociada a los bordes de las áreas montañosas de Precordillera. En general, estas cuencas son áreas deprimidas, rellenas con materiales sedimentarios fluviales y aluviales de espesores potentes que pueden sobrepasar los 900 m, como en Zonda (Zambrano, 1985). Estos relieves son el resultado de una acción combinada de una actividad tectónica que generó una depresión primigenia de una intensa depositación aluvional posglaciaria.

El abanico aluvial del río San Juan, en Zonda, se desarrolla con una pendiente moderada ($< 5\%$), y presenta su ápice a la altura del cerro Blanco, y alcanza una longitud media de 23 km, con un largo y un ancho de aproximadamente 20 km, medidos en su parte distal (Suvires, 2008). Dentro de este relieve se diferenciaron 3 sectores: uno proximal (unidad E), otro medio (unidad F) y otro más, distal, al pie del abanico. En éste último se reconocen 2 sitios; uno, donde el agua aflora en superficie (unidad G) y otro donde el agua está en el subsuelo y temporalmente próxima a la superficie (unidad H). Ambos sitios, F y H, corresponden al área del Parque Presidente Sarmiento. El cauce del río San Juan (unidad I) es el sistema fluvial actual y constituye una unidad representada tanto por el cauce como por la llanura de inundación. El cauce del río San Juan está obstaculizado en su recorrido por el embalse de Ullum, utilizado para riego aguas abajo en el valle de Tulum.

La planicie aluvial y cauce del río Seco de la Ciénaga (Unidad J) constituye un relieve de menor tamaño pero no de menor importancia, dado que contribuye al valle de Zonda con aportes de sedimentos y agua, principalmente

de aluviones estivales torrenciales de alta peligrosidad y muy erosivos.

Dentro del ANP y en los alrededores se delimitaron los 7 sitios (Fig. 3), investigados en detalle. El estudio de campo de la vegetación de los sitios, permitió clasificar y determinar un total de 37 especies vegetales, agrupadas en 19 familias. Las muestras de suelos analizadas presentaron variaciones en la consistencia, en los estados seco, húmedo y mojado, desde friable, adhesivo, blando, hasta ligeramente duro (Cuadro 1).

Discusión

Varios son los métodos utilizados para intentar conocer la distribución de hábitats en las regiones desérticas del mundo, en particular, la dinámica de los mismos para implementar planes de manejo o de conservación de ambientes como los humedales. Pero, los autores de este trabajo, al provenir de diferentes especialidades, han considerado los paisajes o relieves como unidades ambientales que fusionan una serie de factores y de procesos, susceptibles de medirse a través de indicadores, como la posición o ubicación del sitio en relación con la cuenca; las características y propiedades de sus suelos y depósitos geológicos; el tipo de micro-relieve (plano, cóncavo, convexo); el tipo y densidad de la vegetación, y -aunque en este trabajo no se contempló por no ser el objetivo- hasta el tipo de actividades antrópicas presentes. En total acuerdo con Sayago, (1982) y Pittaluga y Suvires, (2009), la cartografía observada en detalle (paisajes-sitios-micrositios) es la más adecuada, dado que cada uno de los sitios tiene una vinculación con el tipo y densidad de vegetación, consistencia y grado de humedad del suelo, y hasta con la capacidad de uso de cada uno de ellos. En el humedal y alrededores se observó que ante la dinámica hidrológica de la cuenca, proveniente de la variabilidad periódica de los caudales del río San Juan y de los niveles del embalse de Ullum, el recurso natural más vulnerable es la vegetación asociada a las condiciones de humedad de los suelos, especialmente la relación vegetación nativa vs. exótica. El humedal del ANP, Parque Presidente Sarmiento, está inserto en una región extremadamente árida y sin lluvias, alimentado por descargas subterráneas vinculadas al cauce del río San Juan. Flores y Suvires, (2009) lo han tipificado como *humedal de descarga de agua subterránea* con una alta vulnerabilidad a los impactos antrópicos de la cuenca y a los cambios (interanuales o interperiódicos) de los caudales del río San Juan. El avance de *Tamarix gallica* sobre las especies nativas del lugar impacta significativamente debido a su alto consumo de agua y evapotranspiración. Además, Vitousek et al. (1996) señalan que algunas especies exóticas cambian las condiciones edáficas originales,

al aumentar la salinización del suelo. Según Anderson et al. (1993), la detección temprana, la cartografía a tiempo y el monitoreo frecuente de las distribuciones de plantas invasoras son fundamentales para la gestión y conservación los recursos naturales. En este trabajo se rescata y se pone en evidencia un método de trabajo cartográfico desde lo regional (Fig. 2) hasta el detalle (Fig.3), poniendo de manifiesto que la distribución de los hábitats a escala de sitio debe contemplar una primera visión regional en función de la cuenca. No se podrá entender cabalmente la dinámica y comportamiento local de los sitios, con sus distintas características (relieve, suelos, vegetación, otros), si éstos no se vinculan con el ecosistema regional o unidades de la cuenca. La delimitación de los 7 sitios con sus características, expresadas en el Cuadro 1, son resultados para considerarse en los lineamientos de planes de manejo del ANP. Los sitios S5 al S7 presentan una vegetación asociada a una especie única; 2 de éstos, S5 y S7, están influenciados por la reforestación, mientras que S4 y S6, que coinciden con los sitios más vulnerables a la dinámica hidrológica del humedal, contienen una sola especie de tipo exótico. En este trabajo se ha observado que, si bien, los sitios expresan o delimitan relieves detallados diferentes, éstos son dinámicos temporalmente y, en consecuencia, modifican su dinámica vegetacional. Es evidente que el avance de algunas especies exóticas, como tamarindo y casuarina, producirá un retardo en la recuperación de las condiciones ambientales primigenias del ecosistema. Se concluye que para el manejo del área del humedal ANP Parque Presidente Sarmiento, la metodología de trabajo utilizada es recomendable, sugiriendo siempre mantener una estrecha correlación escalar entre la cartografía de los relieves y la de la vegetación, como por ejemplo el nivel de sitio se corresponde con el de especie.

Literatura citada

- Almazán-Núñez, R. y A. Navarro. 2006. Avifauna de la subcuenca del río San Juan, Guerrero, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:103-114.
- Anderson, G. L., J. H. Everitt, A. J. Richardson y D. E. Escobar. 1993. Using satellite data to map false broomweed (*Ericameria austrotexana*) infestations on south Texas rangelands. *Weed Science* 7:865-871.
- Bertiller, M. B., L. Marone, R. Baldi y J. Ares. 2009. Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina *Journal of Arid Environments* 73:212-221.
- Bodini, A., A. Ricci y P. Viaroli. 2000. A multimethodological approach for the sustainable management for perfluvial wetlands of the Po river (Italy). *Environmental Management* 26:59-72.
- Brinson, M. M. y I. Malvarez. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29:115-133.
- Brown, P. y C. Lant. 1999. The effect of wetland mitigation banking on the achievement of no-net-loss. *Environmental Management* 23:333-345.
- Cabrera, A. L. 1994. Regiones fitogeográficas argentinas. *In* Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería, t 2, W.F. Kugler (ed.). ACME, Buenos Aires. 57 p.
- Colombo, F., P. Busquets, E. Ramos, J. Vergés y D. Ragona. 2000. Quaternary alluvial terraces in an active tectonic region: the San Juan River Valley, Andean Ranges, San Juan Province, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 13:611-626.
- 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.
- Etcheverherre, P. 1976. Normas de reconocimientos de suelos. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA)-Castelar, Buenos Aires. 115 p.
- Flores, D. 2008. Caracterización biológica del valle de Zonda. *In* Zonda: un oasis para soñar. Instituto y Museo Manzini, Zonda, Archivo provincia San Juan, Gobierno de San Juan. p. 37-48.
- Flores, D. y G. Suvires. 2009. Susceptibilidad del área natural protegida (ANP) y Parque Provincial Presidente Sarmiento, en la provincia de San Juan. Encuentro Internacional E-ICES, 5 de noviembre de 2009, Malargüe, Mendoza. p. 105-112.
- Gonzales, A. 1993. Bases para la conservación de los humedales de la costa de Toltén (IX Región). Informe proyecto DIUCT N° 99-4- 04. Dirección de Investigación, Universidad Católica de Temuco, Araucanía. p.1-56.
- Lloret, G. y G. Suvires, 2006. Ground water basin of the Tulum Valley, San Juan, Argentina: a morphohydrogeologic analysis of its central area. *Journal of South American Earth Sciences* 21:267-275.
- Ortiz, A. y J. Zambrano. 1981. La provincia geológica precordillera Oriental. VIII Congreso Geológico Argentino, 20-26 setiembre, 1981, San Luis, Actas III. Asociación Geológica Argentina, Buenos Aires. p. 34-42.
- Pittaluga, M. A. y G. M. Suvires. 2009. Geomorfología dinámica en depósitos cuaternarios del valle de Zonda para el ordenamiento territorial. Provincia de San Juan. *In* Actas, Encuentro Internaional E-ICES, 5 de noviembre de 2009, Malargüe, Mendoza. p. 231-235.
- Rocca, J. A. 1969. Geología de los valles de Tulum y Ullum-Zonda. Provincia de San Juan, T 1 y 2. PASNOA. P: 1-210, Tomos 1 y 2. Centro Regional de Aguas Subterráneas, San Juan.
- Sayago, J. M. 1982. Las unidades de relieve como estudio integrado de los recursos naturales. *Revista Acta Lilloana*.

- Instituto INGEMA, Universidad de Tucumán, San Miguel. p. 1-18.
- Suvires, G. 2000. Mapa geomorfológico de la provincia de San Juan, escala 1:1.000.000. *In* Atlas de cartografías temáticas de las provincias andinas argentinas, tomo II. E.M. Abraham y F. R. Martínez (eds.). CRICYT-IADIZA-Junta Andalucía, Mendoza.
- Suvires, G. M. 2008. Geomorfología del valle Ullum, Zonda. *In* Zonda: un oasis para soñar. Instituto y Museo Manzini, Zonda. Registro del Archivo de la provincia de San Juan. Congreso Argentino de Archivo, 2008, San Juan, tomo 1, p.37-50.
- Vitousek, P., C. M. D'Antonio, L. Loope y R. Westbrooks. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84:468-478.
- Zambrano, J. J. 1985. Actualización geológica del valle de Zonda. Centro Regional de Aguas Subterráneas-Instituto Nacional de Aguas (CRAS-INA), San Juan. p. 1-120.



Distribución espacial de la macrofauna edáfica en bosque mesófilo, bosque secundario y pastizal en la reserva La Cortadura, Coatepec, Veracruz, México

Spatial distribution of soil macrofauna in cloud forest, secondary forest and grassland in La Cortadura reserve, Coatepec, Veracruz, Mexico

Isis N. De la Rosa y Simoneta Negrete-Yankelevich✉

Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A.C. Carretera antigua a Coatepec 351, El Haya 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ simoneta.negrete@inecol.edu.mx

Resumen. La conversión de un área de bosque para la agricultura o el pastoreo homogeniza las propiedades del suelo y las comunidades de macroinvertebrados. Este trabajo estudió si la diversidad (H'), densidad y heterogeneidad espacial (tamaño de parche) de macroinvertebrados de hojarasca y suelo se recuperan en una secuencia sucesional pastizal (Pas)-bosque secundario (Bsec)-bosque mesófilo maduro (BMM). En el sustrato hojarasca se observó un gradiente de aumento para todas las variables estudiadas en la secuencia Pas-Bsec-BMM. Sin embargo, este patrón no se presentó en el suelo, ya que la mayor diversidad y densidad (por taxón y total) se encontraron en el Bsec. Mediante un análisis de variografía, en la hojarasca se encontraron distribuciones espaciales heterogéneas de los macroinvertebrados en ambos bosques, mientras que en el pastizal la distribución fue homogénea, lo que apoya la idea de que el disturbio va acompañado de una homogenización espacial de las comunidades de macroinvertebrados, pero la restructuración espacial se recupera en la sucesión temprana. En el suelo de los 3 sitios, la distribución de todas las variables fue en parches (5 a 60 m de diámetro), pero no se encontró disminución en la heterogeneidad espacial predicha para la secuencia Pas-Bsec-BMM.

Palabras clave: perturbación, gradiente de sucesión, variograma, variación espacial, macroinvertebrados.

Abstract. The conversion of forest to agriculture or pasture homogenizes soil properties, including the communities of macroinvertebrates. This study examined whether the diversity (H'), density and spatial heterogeneity (patch size) of litter and soil macroinvertebrate recover through the secondary successional sequence pasture (Pas)-secondary forest (Bsec)- mature cloud forest (BMM). In the litter an increasing gradient for all variables was observed through the successional sequence. However, this pattern was not present in the soil, where the highest diversity and density (per taxon and total) were found in the Bsec. Using variography, we found heterogeneous spatial distributions of litter macroinvertebrates in both forests, while their distribution was homogeneous in the pasture. This supports the idea that disturbance is accompanied by a spatial homogenization of macroinvertebrate communities but spatial restructuring occurs in early succession. However, in the soil, macroinvertebrate variables were distributed in patches (5 to 60 m in diameter) in the 3 sites and, the decrease in spatial heterogeneity predicted for the sequence Pas-Bsec-BMM was not observed.

Key words: disturbance, secondary succession, variogram, spatial variation, macroinvertebrates.

Introducción

Los macroinvertebrados son importantes reguladores de numerosos procesos del ecosistema como la aireación, retención de agua, infiltración y drenaje del suelo (Carter et al., 1982), al crear estructuras biogénicas (como galerías, nidos, cámaras y bolas de excremento) que conceden propiedades hidráulicas únicas a la base mineral (Negrete-Yankelevich et al., 2007a), cambian la distribución, forma

y tamaño de los poros que afectan las propiedades físicas del suelo (Shaw et al., 1991; Lavelle, 2006).

La estructura espacial, diversidad y densidad de los macroinvertebrados del suelo en el bosque mesófilo pueden depender del mosaico de hojarasca que generan las diferentes especies arbóreas, recurso del que dependen estos organismos (Amarasekare, 2003; Negrete-Yankelevich et al., 2008). Los mosaicos de hojarasca pueden promover la coexistencia de una comunidad muy diversa de macroinvertebrados determinada por el reparto de recursos, lo que favorece una reducción de presión competitiva (Amarasekare, 2003). Esto se debe a que las características químicas foliares de ciertas especies pueden establecer un suelo con

un régimen de nutrientes específicos (Negrete-Yankelevich et al., 2008), generando manchones que potencialmente proporcionan recursos nutritivos específicos (Jordan y Murphy, 1978) a los cuales se adapta una comunidad de especies particular. La distribución espacial de la fauna edáfica influye, a su vez, en los patrones espaciales de diversas funciones ecosistémicas como la descomposición de la materia orgánica y el suministro de nutrientes (Ettema y Wardle, 2002).

La conversión de los bosques mesófilos del centro de Veracruz para la agricultura, el pastoreo de ovinos o el establecimiento de nuevos centros poblacionales provoca modificaciones en la estructura y composición florística de los remanentes forestales que detiene la sucesión forestal natural (Williams-Linera, 2002), afecta la estructura del suelo (Lin et al., 2006) y posiblemente a los macroinvertebrados que en él habitan. Una vez abandonados los campos productivos durante la sucesión secundaria en bosque mesófilo, el número de especies de árboles por hectárea se incrementa de manera paulatina (González-Espinosa et al., 1991). La primera parte de la sucesión en estos bosques se caracteriza por la dominancia de una o pocas especies de árboles (con frecuencia *Pinus* spp. y *Quercus* spp.) (Williams-Linera, 2002). En ambientes perturbados, la distribución espacial de los macroinvertebrados se uniformiza y su diversidad y abundancia disminuye (Negrete-Yankelevich et al., 2006). Estos cambios hacen desaparecer los organismos dependientes de la hojarasca de bosques maduros y deja que organismos oportunistas invasores se desarrollen (Brown et al., 2001), provocando cambios significativos en los perfiles de suelo en periodos de tiempo sorprendentemente cortos. Por ejemplo, en la Amazonia la invasión hacia pastos derivados del bosque original por la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* provocó una rápida evolución de los oxisoles hacia gleysoles (Lavelle et al., 2006).

En Veracruz, se realizaron simulacros que predicen que la recuperación de la diversidad arbórea de un bosque puede alcanzarse después de 50 a 90 años de sucesión secundaria (Williams-Linera et al., 2002). Las propiedades químicas y físicas de la hojarasca bajo el dosel de sucesión temprana son muy homogéneas (Williams-Linera et al., 2002). La comunidad de los macroinvertebrados en estas condiciones es poco diversa y está distribuida en grandes parches, de alrededor de 350 m (Chust et al., 2003; Negrete-Yankelevich et al., 2006). Posiblemente esta distribución uniforme también tenga en la parcela un efecto importante sobre la distribución espacial de las estructuras biogénicas generadas por estos organismos. Se sabe que en bosques mesófilos de Oaxaca en 15 años de sucesión, después de la tala selectiva, la abundancia total de macroinvertebrados es de sólo el 20% y la riqueza de taxones se pierde en un 70% de lo encontrado en boques maduros. En 100 años

de sucesión secundaria, a pesar de que la diversidad de hojarasca y la materia orgánica acumulada se recuperan, las comunidades de macroinvertebrados todavía difieren de las encontradas en bosques naturales (Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Por esta sensibilidad, se considera que la comunidad faunística del suelo y la hojarasca son importantes indicadores de perturbación y salud del suelo (Brown et al., 2001; Uribe-Hernández et al., 2010).

En este trabajo se investigó cómo es la estructuración espacial de las comunidades de macroinvertebrados del suelo en 3 cubiertas vegetales derivadas del bosque mesófilo de montaña, pastizal (Pas), bosque secundario joven (Bsec) y bosque mesófilo maduro (BMM) que representan un gradiente sucesional después de un uso agrícola. Se plantearon 2 hipótesis (Fig. 1). Primera, habrá un aumento en la densidad, riqueza y diversidad promedio de macroinvertebrados del suelo en el gradiente Pas-Bsec-BMM, y segunda, dicho gradiente estará acompañado de una disminución en el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos los taxones más comunes. Esto porque los bosques mesófilos maduros mantienen una gran diversidad vegetal y un alto grado de endemismo (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998; Williams-Linera, 2007) y por lo tanto proveen de una amplia diversidad de hojarasca que al acumularse en el suelo como mantillo sirve de hábitat y alimento a muchos organismos (Lavelle, 1997). Sin embargo, los árboles individuales crean parches de influencia bajo su dosel con características estructurales y químicas propias de su especie, por lo que la distribución de la hojarasca no es homogénea. Cuando se presenta una perturbación disminuye la diversidad arbórea y por tanto los nichos en el suelo, resultando en una disminución en la diversidad y abundancia de los macroinvertebrados (Trueba, 2005). En una comunidad menos diversa de árboles es más probable encontrar árboles contiguos de la misma especie formando un parche común de influencia sobre el suelo y por ello el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos los macroinvertebrados debiera ser mayor en etapas sucesionales más tempranas. El cambio esperado en diversidad, abundancia, riqueza y tamaño de parche entre las comunidades de pastizal y ecosistemas arbolados se espera que sea mayor que entre las comunidades de Bsec y BMM (Fig.1), debido a la transición de una comunidad vegetal prácticamente homogénea a una heterogénea en el primer caso y de una menos heterogénea a una más heterogénea en el segundo.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estudio se realizó en la Reserva Ecológica La Cortadura (Fig. 2), que está ubicada a 12.5 km del municipio de Coatepec, Veracruz. Abarca 107 ha adminis-

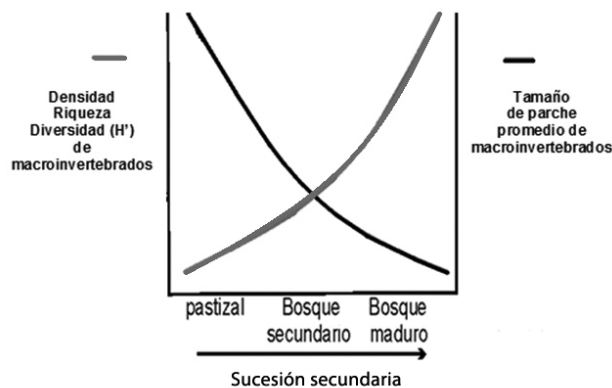


Figura 1. Representación de las hipótesis esperadas sobre las variables de los macroinvertebrados y el tamaño de parche promedio.

tradas por el municipio, de las cuales aproximadamente 45 ha se encuentran cubiertas por restos de bosque mesófilo de montaña relativamente bien conservado. El clima es templado húmedo C(m) y se distinguen 3 periodos: una temporada de lluvias de mayo a octubre; una época seca y fría con influencia de nortes de noviembre a febrero y una época seca y cálida de marzo a abril (Muñoz-Villers, 2008). La precipitación media anual es de 2 500 mm. La temperatura media anual es de 18°C (García, 1988). Los suelos son de origen volcánico (andosoles úmbricos) (Meza y Geissert, 2007) y mantienen en la superficie una capa de hojarasca en estado de descomposición ligero que varía de 8-10 cm de espesor. Para este estudio, se seleccionaron 3 laderas dominadas (>80% de su superficie) por uno de los siguientes tipos de cubierta vegetal, bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal (Pas).

Método de campo y laboratorio. En la cara norte de cada una de las laderas de los 3 sitios de estudio se trazó un transecto perpendicular a la pendiente de 120 m con 15 puntos de muestreo cada uno. La distancia entre un punto y otro fue aumentando del centro del transecto (punto 8) hacia las orillas (diseño anidado). El transecto comenzó con 0.5 m de separación y aumentó sucesivamente a 1m, 3 m, 5 m, 20 m, 30 m y 60 m de separación, hasta alcanzar una distancia máxima de 120 m entre el primero y el último punto de muestreo. Este diseño permite generar pares de observación a distancias progresivamente mayores y, de este modo, estudiar la variación espacial en un gradiente de escalas (Fortin y Dale, 2005). En las horas de luz, durante los meses de octubre a diciembre, en cada uno de los puntos se extrajo un monolito (bloque de suelo) de 25×25×10 cm de profundidad, separando hojarasca y suelo para revisarlo inmediatamente de manera manual *in situ*, buscando cuidadosamente invertebrados de cualquier

dimensión mayor a 2 mm (que de aquí en adelante se denominaran macroinvertebrados). Todos los encontrados se preservaron en alcohol al 70% (excepto lombrices y enquitreidos, conservados en formol al 4%) para su posterior identificación bajo el microscopio estereoscópico. Los macroinvertebrados fueron contados y clasificados en 20 taxones mayores (clases, órdenes y familias) y en 3 grupos de estados inmaduros (larvas de dípteros, coleópteros y otros). Los individuos con un diámetro mayor a 2 mm fueron considerados representantes de la mesofauna (por ejemplo colémbolos, ácaros y enquitreidos). La metodología de muestreo aquí ocupada no es idónea para estos grupos, porque es selectiva para los organismos de mayor tamaño. Sin embargo, dichos grupos han sido incluidos en este estudio debido a la escasa información que se tiene sobre su distribución espacial. Los resultados para estos taxones deben considerarse preliminares, pero útiles como antecedente para futuros estudios.

Procesamiento de datos y análisis estadístico. Para cada punto de muestreo se extrapoló la densidad total y por taxón de macroinvertebrados a individuos por metro cuadrado y se calculó, la riqueza de taxones (S) y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), todo ello separado por los estratos de hojarasca y suelo. En el ecosistema de pastizal, el pasto verde y el tapete radicular superficial fueron considerados como hojarasca. Se estimaron como los taxones más comunes aquellos que tuvieran un promedio en las muestras de cada sitio mayor a 16 individuos m^2 en el caso de la hojarasca y mayor a 32 individuos m^2 en el suelo. Se eligió una densidad mínima menor en la hojarasca (16 individuos m^2) debido a que en los bosques mesófilos ésta alberga una comunidad menos densa (Negrete-Yankelevich et al., 2007b).

Análisis estadístico de medias. Se realizaron análisis de varianza (ANDEVA) para determinar si existen diferencias significativas entre las cubiertas vegetales (BMM, Bsec y Pas) en densidad total de macroinvertebrados y de los taxones más comunes, riqueza y diversidad. Para estos análisis, sólo se consideró una submuestra de las observaciones que cumpliera con una distancia mínima de separación para la cual fueran espacialmente independientes (véase análisis espacial abajo). Por ello, los tamaños de muestra (n) difieren entre taxones. Los grados de libertad del tratamiento sitio siempre fueron 2. Para evitar incurrir en un error tipo I por realizar pruebas de hipótesis secuenciales se utilizó la técnica de False Discovery Rate (FDR) (Benjamini y Hochberg, 1995). En una lista de hipótesis secuenciales, la técnica de FDR calcula la proporción esperada de hipótesis nulas incorrectamente rechazadas y reduce el nivel de confianza de acuerdo con esta proporción (Benjamini y Hochberg, 1995). Las comparaciones post-hoc entre sitios se hicieron mediante el método de sobreapilamiento de

error estándar, debido a que evita incrementar la probabilidad de error tipo I por realizar un número alto de pruebas de hipótesis sucesivas.

Análisis estadístico de variación espacial. Para estudiar la distribución espacial de las comunidades de macroinvertebrados se empleó la variografía (herramienta geoestadística; Webster y Oliver, 2001). A las densidades individuales de los taxones más comunes y a las medias de diversidad y riqueza se les construyeron variogramas experimentales con el programa R 2.8.1 (<http://www.R-project.org/>), utilizando los paquetes *geoR* y *sp* que contienen la programación de las funciones requeridas en los cálculos de los variogramas y sus modelos (Ribiero y Diggle, 2001). Posteriormente se ajustaron modelos teóricos a cada variograma mediante mínimos cuadrados. Los variogramas son una representación gráfica del comportamiento de la semivarianza (estadístico inversamente proporcional a la autocorrelación) a medida que aumenta la distancia entre los puntos muestreados. La asíntota de un variograma indica la distancia entre muestras a la cual se alcanza la independencia espacial y, con ello el diámetro promedio de los parches de distribución de las variables. Para elegir la submuestra de los análisis paramétricos (véase arriba), sólo se consideraron puntos de muestreo que estuvieran mínimamente separados por la distancia a la que el variograma alcanzó la asíntota. En casos en los que alguno de los 3 variogramas de una variable (calculados para los 3 sitios) fue monótonico (no alcanzó una asíntota), se utilizó como distancia de independencia la mayor distancia de autocorrelación alcanzada por los variogramas que sí fueron asíntóticos.

Para cumplir con los supuestos de homogeneidad espacial en media y varianza (homocedasticidad) se transformaron las densidades de cada taxón (raíz cuadrada). Para la construcción de variogramas se utilizó una distancia máxima de 60 m, porque se recomienda que se utilice solamente el 60% de la distancia entre puntos más distantes en el estudio (Webster y Oliver, 2001) con el propósito de comparar la correlación espacial sólo de aquellas distancias para las que se cuenta con un número substancial de pares de puntos. Para que el modelo fuera confiable, el ajuste por mínimos cuadrados de los modelos teóricos se hizo ponderando las observaciones de acuerdo con un peso proporcional al número de pares representados por cada punto del variograma (Gallardo y Maestre, 2008).

Aunque existen varios modelos teóricos posibles para describir la dependencia espacial entre observaciones, en este estudio se probó para cada variable la bondad de ajuste (R^2) de 5 que son los más utilizados en ecología:

$$\text{Esférico } (\gamma(|h|)) = C \cdot [3h/2a] - (1/2 \cdot (h/a)^3]$$

$$\text{Exponencial } (\gamma(|h|)) = C \cdot [1 - \exp(-|h|/a)]$$

$$\text{Gaussiano } (\gamma(|h|)) = C \cdot [1 - \exp(-(3|h|^2/a^2))]$$

$$\text{Lineal } (\gamma(|h|)) = C \cdot |h|$$

$$\text{Efecto pepita (nugget puro) } (\gamma(|h|)) = 0$$

De estos modelos se seleccionó el que presentó una R^2 mayor. Cuando ninguno de los modelos ajustó con una R^2 , al menos de 0.20, se aceptó el modelo nulo (nugget puro).

Resultados

Riqueza, diversidad y abundancia de macroinvertebrados en diferentes etapas sucesionales La densidad total de macroinvertebrados fue significativamente mayor en el suelo del Bsec comparada con el Pas y el BMM (Fig. 3a). La riqueza y la diversidad tuvieron valores significativamente más altos en el suelo del Bsec, intermedios en el BMM y más bajos en el Pas (Figs. 3c, e). En cambio, en la hojarasca se encontró que la densidad, la riqueza y la diversidad aumentaron significativamente en la serie sucesional Pas-Bsec-BMM (Figs. 3b, d, f). Considerando la repartición de abundancias por taxón en las 3 cubiertas vegetales, se encontró que tanto para hojarasca como suelo existe una disminución en la dominancia a lo largo del gradiente Pas-Bsec-BMM, aunque los taxones más dominantes cambiaron entre ecosistemas y entre estratos (Fig. 4).

Dadas sus densidades, en la hojarasca fueron considerados como comunes 11 taxones del BMM, 4 del Bsec y 1 del Pas; y en el suelo, 3 taxones del BMM, 14 del Bsec y 6 del Pas (Cuadro 1). Al comparar las densidades entre cubiertas vegetales para cada taxón común se encontró que para todos, excepto Aranea, Coleoptera, Enchytraeidae y Formicidae en la hojarasca y otras larvas y pupas en el suelo, hubo diferencias significativas (Cuadro 1).

En la hojarasca para Collembola, Diplopoda, Hemiptera, larvas de Coleoptera e Isopoda las mayores densidades se encontraron en el BMM; en cambio, Acari, Diplura y larvas de díptero presentaron mayor densidad en los sitios arbolados que en el Pas (Cuadro 1). En el suelo, la densidad de 5 taxones (Chilopoda, Coleoptera, Diplopoda, Formicidae y larvas de Diptera) fue mayor en los ecosistemas arbolados que en el Pas (Cuadro 1). Siete taxones (Acari, Aranea, Collembola, Diplura, Hemiptera, Enchytraeidae y Pseudoscorpiones) presentaron densidades mayores en el suelo del Bsec que en las otras cubiertas (Cuadro 1) y la densidad de las larvas de Coleoptera fue superior en el suelo del BMM que en los otros sitios (Cuadro 1). Para todos los taxones la densidad en el Pas fue menor que en los ecosistemas arbolados.

Estructuración en el espacio de la comunidad de macroinvertebrados. En este estudio ni la diversidad, ni la riqueza taxonómica de macroinvertebrados presentaron estructuración autocorrelacionada en el espacio, en las hojarascas

Cuadro 1. Medias (individuos por m²), error estándar y resultados de ANDEVA entre ecosistemas de los taxones más comunes

<i>Taxa</i>	<i>Pas</i>	<i>Bsec</i>	<i>BMM</i>	<i>SC</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>n</i>
<i>Hojarasca</i>							
Acari	9.60 (4.07) ^b	48.00(13.96) ^a	66.13 (14.00) ^a	6.48	10.123	< 0.001	45
Aranea	13.86 (5.37)	8.53(2.64)	25.60 (7.29)	0.85	2.130	0.131	45
Coleoptera	21.33 (5.55)	23.46 (8.09)	77.86 (15.60)	0.63	1.080	0.349	37
Collembola	2.13 (2.13) ^c	20.26 (12.72) ^b	83.20 (19.51) ^a	11.36	16.630	<0.001	45
Diplopoda	0.00 (0.00) ^c	13.87 (5.60) ^b	88.53 (17.52) ^a	15.69	43.168	<0.001	45
Diplura	0.00 (0.00) ^b	4.26 (2.45) ^a	40.53(13.14) ^a	0.85	4.390	0.019	37
Enchytraeidae	8.53 (4.37)	0.00 (0.00)	25.60 (14.96)	1.29	3.120	0.054	45
Formicidae	1.06 (1.06)	24.53 (10.92)	13.86 (10.22)	1.10	1.819	0.177	37
Hemiptera	2.13 (1.45) ^b	6.40 (2.09) ^b	49.00 (14.60) ^a	4.67	9.200	<0.001	45
Isopoda	0.00 (0.00) ^b	2.10 (1.50) ^b	31.00 (8.50) ^a	3.89	14.200	<0.001	45
LC	3.20 (2.31) ^b	6.40 (3.04) ^b	20.26 (6.14) ^a	1.40	5.458	0.007	45
LD	9.60 (4.36) ^b	4.26 (2.45) ^a	37.33 (9.70) ^a	1.05	3.840	0.030	33
<i>Suelo</i>							
Acari	71.46 (22.23) ^b	215.45 (31.91) ^a	34.13 (7.30) ^b	18.23	21.974	< 0.001	39
Aranea	12.80 (3.88) ^c	133.33 (24.27) ^a	43.73(12.63) ^b	12.58	15.700	< 0.001	45
Chilopoda	0.00 (0.00) ^b	208.00 (34.24) ^a	212.27 (31.59) ^a	45.72	109.200	< 0.001	45
Coleoptera	78.93 (17.76) ^b	184.53 (25.55) ^a	219.73 (63.95) ^a	6.79	6.390	0.003	45
Collembola	14.93 (5.28) ^c	230.00 (53.74) ^a	32.00 (7.32) ^b	25.09	39.640	< 0.002	45
Diplura	0.00 (0.00) ^c	266.70 (42.32) ^a	59.73 (11.42) ^b	37.30	45.600	< 0.001	45
Doplopoda	0.00 (0.00) ^b	130.10 (17.31) ^a	172.80 (23.59) ^a	36.57	168.500	< 0.001	45
Enchytraeidae	52.26 (20.26) ^b	125.86 (44.84) ^a	17.00 (9.55) ^c	7.56	5.190	0.009	45
Formicidae	10.66 (7.43) ^b	453.30 (70.96) ^a	150.40 (47.45) ^a	21.79	15.030	< 0.001	25
Hemiptera	3.20 (1.71) ^c	72.53 (17.72) ^a	32.00 (5.84) ^b	7.66	13.280	<0.001	45
LC	168.53(31.57) ^b	117.33 (27.78) ^b	222.93 (36.56) ^a	3.41	5.141	0.010	45
LD	33.00 (6.33) ^b	64.00 (12.49) ^a	82.13 (14.12) ^a	4.03	7.060	0.002	45
Otras larvas y pupas	66.13 (35.67)	61.86 (13.86)	33.00 (7.06)	2.75	2.550	0.089	45
Pseudoescorpionidae	0.00(0.00) ^a	109.86 (30.63) ^b	32.00 (7.48) ^c	14.99	26.590	< 0.002	45

Los niveles umbral de significancia después de la corrección de FDR son $p=0.046$ en suelo y $p=0.033$ para hojarasca. En negritas, valores de P significativos. Pas, pastizal; Bsec, bosque secundario; BMM, bosque maduro; entre paréntesis, error estándar. Letras distintas indican diferencias entre sitios. SC, suma de cuadrados; F, estadístico de prueba; LC, larvas de coleópteros; LD, larvas de díptera.

o suelos de los 3 sitios (Cuadro 2). En la hojarasca del BMM, de los 11 taxones comunes, las poblaciones de 4 (Coleoptera, Diplura, Enchytraeidae y larvas de Díptera) presentaron autocorrelación espacial en las escalas estudiadas, en cambio, en el Bsec 2 taxones comunes de 4 (Collembola y Formicidae) y en el Pas, los coleópteros no presentaron estructuración espacial en las escalas estudiadas (Cuadro 2). Respecto al tamaño promedio de parche de la distribución espacial de los taxones comunes, la hojarasca del BMM presentó 3 taxones con parches de grandes dimensiones (mayores a 10 m de diámetro), Coleoptera (11 m, Fig. 5a), Diplura (12 m, Fig. 5b) y larvas de Díptera (42 m, Fig. 5d). Enchytraeidae no alcanzó la independencia espacial dentro de la distancia estudiada (el tamaño de parche promedio supera la dimensión máxima estudiada, Fig. 5c). Para el Bsec se obtuvieron parches más pequeños, puesto que los taxones alcanzaron la independencia espacial a una distancia menor o igual a los 10 m: Collembola (10 m, Fig. 5e) y Formicidae (9.5 m, Fig. 5f).

En el suelo, de los 13 taxones comunes en BMM, sólo a 3 (Coleoptera, Formicidae y larvas de Coleoptera) se les encontró estructuración espacial (distribuida en parches o gradientes) (Cuadro 2). Para los coleópteros y sus larvas la autocorrelación continuó a distancias mayores a las consideradas en este estudio mostrando una distribución en gradiente o parchada en una escala mayor a la estudiada (Figs. 6a, c); en cambio para Formicidae, la independencia fue alcanzada a los 35 m de separación entre muestras (Fig. 6b). En el Bsec a 7 de 14 taxones (Acari, Coleoptera, Diplopoda, Diplura, Formicidae, Hemiptera y Pseudoescorpionidae) se les encontró una distribución estructurada en el espacio (Cuadro 2). En este ambiente la autocorrelación de los coleópteros, dipluros y hemípteros cesó cerca de los 60 m (Figs. 6e, g, i), en cambio para los otros 4 taxones el variograma no alcanzó una asíntota y mostró una distribución en gradiente (Figs. 6d, f, h, j). En el Pas a 3 de 6 taxones comunes en el suelo (Acari, larvas de Díptera y otras larvas y pupas) se les encontró una distribución estructurada en el

Cuadro 2. Modelos ajustados a los variogramas de autocorrelación espacial para cada taxón en los 3 sitios de ambos sustratos*

<i>Sitio</i>	<i>Taxones</i>	<i>Modelo</i>	<i>Pepita (nugget) Co</i>	<i>Asintota (sill) Co+C</i>	<i>Intervalo (range) (m)</i>	<i>R²</i>
<i>Hojarasca</i>						
Pastizal						
	Coleoptera	Nugget puro	0.240	---	---	0.780
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.013	---	---	0.847
	Riqueza	Nugget puro	0.257	---	---	0.850
Bosque secundario						
	Acari	Nugget puro	0.170	---	---	0.740
	Coleoptera	Nugget puro	0.790	---	---	0.780
	Collembola	Esférico	0.000	1.34	10.04	0.310
	Formicidae	Esférico	0.040	1.28	9.59	0.210
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.018	---	---	0.781
	Riqueza	Nugget puro	0.197	---	---	0.817
Bosque maduro						
	Acari	Nugget puro	0.130	---	---	0.800
	Aranea	Nugget puro	0.480	---	---	0.800
	Coleoptera	Esférico	0.340	1.16	10.93	0.220
	Collembola	Nugget puro	1.310	---	---	0.820
	Diplopoda	Nugget puro	0.100	---	---	0.820
	Diplura	Exponencial	0.140	0.53	12.68	0.240
	Enchytraeidae	Esférico	0.490	387.78	> 60m	0.780
	Hemiptera	Nugget puro	1.650	---	---	0.760
	Isopoda	Nugget puro	0.000	---	---	0.760
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	0.450	---	---	0.860
	Larvas de Diptera	Esférico	0.210	0.47	42.06	0.230
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.005	---	---	0.739
	Riqueza	Nugget puro	0.099	---	---	0.727
<i>Suelo</i>						
Pastizal						
	Acari	Esférico	0.320	1.91	5.17	0.280
	Coleoptera	Nugget puro	1.440	---	---	0.797
	Enchytraeidae	Nugget puro	2.120	---	---	0.790
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	0.541	---	---	0.869
	Larvas de Diptera	Esférico	0.217	0.43	51.54	0.370
	Otras larvas y pupas	Esférico	0.913	799.28	> 60m	0.267
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.014	---	---	0.762
	Riqueza	Nugget puro	0.106	---	---	0.806
Bosque secundario						
	Acari	Gaussiano	0.680	1549.88	> 60m	0.600
	Aranea	Nugget puro	1.820	---	---	0.680
	Chilopoda	Nugget puro	0.320	---	---	0.790
	Coleoptera	Esférico	0.240	1.93	57.75	0.830
	Collembola	Nugget puro	0.510	---	---	0.790
	Diplopoda	Gaussiano	0.150	174.01	> 60m	0.430
	Diplura	Esférico	0.000	2.68	56.12	0.910
	Enchytraeidae	Nugget puro	1.410	---	---	0.790
	Formicidae	Gaussiano	1.810	6.90	> 60m	0.830
	Hemiptera	Esférico	1.070	2.08	58.36	0.460
	Larvas de Coleoptera	Nugget puro	1.430	---	---	0.770
	Larvas de Diptera	Nugget puro	0.100	---	---	0.730
	Otras larvas y pupas	Nugget puro	0.400	---	---	0.790

Cuadro 2. Continúa

<i>Sitio</i>	<i>Taxones</i>	<i>Modelo</i>	<i>Pepita (nugget) Co</i>	<i>Asintota (sill) Co+C</i>	<i>Intervalo (range) (m)</i>	<i>R²</i>
	Pseudoescorpionidae	Gaussiano	0.440	299.55	> 60 m	0.520
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.0003	---	---	0.697
	Riqueza	Nugget puro	0.0210	---	---	0.671
Bosque maduro						
	Acari	Nugget puro	0.770	---	---	0.810
	Aranea	Nugget puro	0.900	---	---	0.860
	Chilopoda	Nugget puro	1.250	---	---	0.790
	Coleoptera	Gaussiano	0.050	0.37	> 60 m	0.880
	Collembola	Nugget puro	0.440	---	---	0.820
	Diplopoda	Nugget puro	0.220	---	---	0.750
	Diplura	Nugget puro	0.350	---	---	0.800
	Formicidae	Esférico	0.420	1.18	35.13	0.520
	Hemiptera	Nugget puro	0.180	---	---	0.730
	Larvas de Coleoptera	Guassiano	0.040	281	> 60 m	0.920
	Larvas de Diptera	Nugget puro	0.340	---	---	0.780
	Otras larvas y pupas	Nugget puro	0.570	---	---	0.810
	Pseudoescorpionidae	Nugget puro	0.170	---	---	0.830
	Diversidad (H')	Nugget puro	0.001	---	---	0.772
	Riqueza	Nugget puro	0.022	---	---	0.841

* Cuando el mejor ajuste fue un modelo de nugget puro (ausencia de correlación espacial en las escalas estudiadas, modelo nulo), los parámetros asíntota e intervalo no existen.

espacio (Cuadro 2). La densidad de los ácaros alcanzó un tamaño de parche promedio de 5 m (Fig. 6k) mientras que para las larvas de los dípteros el tamaño de parche promedio fue de 51.5 m (Fig. 6l). Las otras larvas y pupas estuvieron distribuidas en un gradiente que continuó después de los 60 m (Fig. 6m).

Discusión

Composición y diversidad del ensamble de macroinvertebrados edáficos en ecosistemas derivados de BMM. La primera hipótesis planteada en este estudio fue que habría un aumento en la densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados del suelo en el gradiente Pas-Bsec-BMM. Esta hipótesis está apoyada por los resultados de la comunidad de macroinvertebrados de la hojarasca, donde la densidad total, diversidad, riqueza y densidad de 8 de 12 de los taxones más comunes cumplen con este gradiente, al menos en el sentido de que los valores más altos se presentaron en los sistemas arbolados. Este hallazgo es congruente con el postulado de que los bosques maduros presentan una composición vegetal diversa y por lo tanto una capa de hojarasca igualmente diversa (Collins, 1980) que provee a su vez de una diversidad alta de nichos para los macroinvertebrados. Cuando se presenta una perturbación a la estructura vegetal, disminuye la diversidad arbórea, la hojarasca se homogeniza y, por

tanto, los nichos resultantes, lo que provoca una disminución en la diversidad y abundancia de la macrofauna (Trueba, 2005). Sin embargo, en la comunidad del suelo este patrón no se observó porque la mayor densidad, riqueza y diversidad de macroinvertebrados, así como la densidad de la mayoría de los taxones comunes, se encontraron en el Bsec y no el BMM. Estos resultados apoyan la observación de que la fauna edáfica se encuentra preferentemente en la hojarasca de los bosques conservados, mientras que en los bosque perturbados abundan más en el suelo (Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Una posible explicación es que cuando ocurre una perturbación (por la apertura del dosel para obtención de madera) cambian factores como la temperatura, insolación y cantidad de materia orgánica, lo que afecta a algunos taxones residentes de la hojarasca (e.g. Lumbricidae; Vanbergen et al., 2007), que migran verticalmente hasta el suelo buscando refugio (Bezkorovainaya y Yashikhin, 2003). Otra posible causa que pudo contribuir al aumento de la diversidad y abundancia de macroinvertebrados en el suelo del Bsec respecto al BMM pudo haber sido el incendio que se presentó en ese bosque (hace 20 años). Es posible que la ceniza aportara importantes cantidades de nutrientes (Asbjorsen et al., 2005) que incrementaron las poblaciones de consumidores primarios y en consecuencia las de comunidades de macroinvertebrados que de ellos se alimentan.

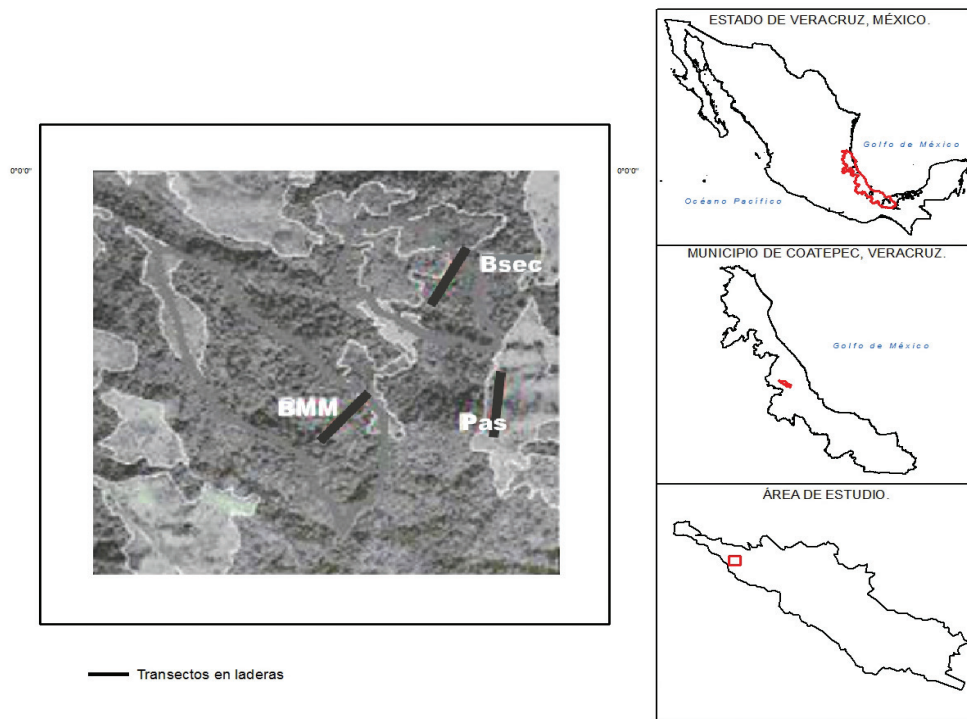


Figura 2. Área de estudio. Transectos (línea negra) de las 3 cubiertas vegetales, bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal (Pas).

El que la diversidad y abundancia de macroinvertebrados en el suelo fueran mayores en el Bsec que en el BMM también concuerda con lo propuesto por Oliver (1981) de que el valor máximo de diversidad se alcanza en una etapa intermedia en el proceso sucesional, ya que en estas etapas pueden convivir taxones característicos de etapas tempranas con los de etapas tardías que comienzan a aparecer (Brown et al., 2004).

La diversidad de macroinvertebrados en la hojarasca se ha propuesto como indicador de perturbación del suelo, ya que es sensible al impacto provocado por las actividades humanas y permite distinguir entre bosques primarios y sitios secundarios (Neher, 1999; Negrete-Yankelevich et al., 2007b). Los resultados de este estudio apoyan esta hipótesis pues la riqueza de taxones más alta la encontramos en la hojarasca del BMM (10.8 taxones). Sin embargo, esta riqueza es baja en comparación con la registrada en otros estudios (14-16 taxones en Veracruz, Brown et al., 2004) y por ello, es de suponerse que el estudiado sea un bosque secundario en sucesión relativamente avanzada, pero que no se ha recuperado por completo.

La disminución hallada en la dominancia de pocos taxones a medida que avanza la sucesión es similar a lo encontrado por Brown et al. (2001), quienes en una base de datos documentada en varios ecosistemas muestran

que la distribución de la abundancia total de organismos, comparada con ecosistemas perturbados, se observa más equitativa en bosques. Este aumento en la equidad de la comunidad pudiera estar relacionado con el aumento en la diversidad de plantas con la sucesión, puesto que un incremento en la diversidad de hojarasca facilita la coexistencia de especies a través de la partición de recursos (Okwakol, 1994; Amaserake, 2003; Bardgett et al., 2005; Negrete-Yankelevich et al., 2008).

Estructuración espacial de las comunidades de macroinvertebrados edáficos en distintos ecosistemas derivados del BMM. La segunda hipótesis planteada en este estudio es que el gradiente de aumento en la diversidad de macroinvertebrados con la sucesión está acompañado por una disminución en el tamaño de los parches en los que se encuentran distribuidos, y que dicho cambio será más abrupto entre el Pas y los ecosistemas arbolados. Aunque el gradiente de disminución del tamaño de parche de distribución de los taxones previsto para la secuencia Pas-Bsec-BMM no se cumplió, en la hojarasca de los bosques (BMM y Bsec) se encontraron distribuciones parchadas, mientras que en el Pas, la distribución del taxón más común (Coleóptera) fue homogénea. Esta evidencia apoya la segunda parte de la hipótesis que supone que el disturbio ocasiona una homogenización espacial de los macroinver-

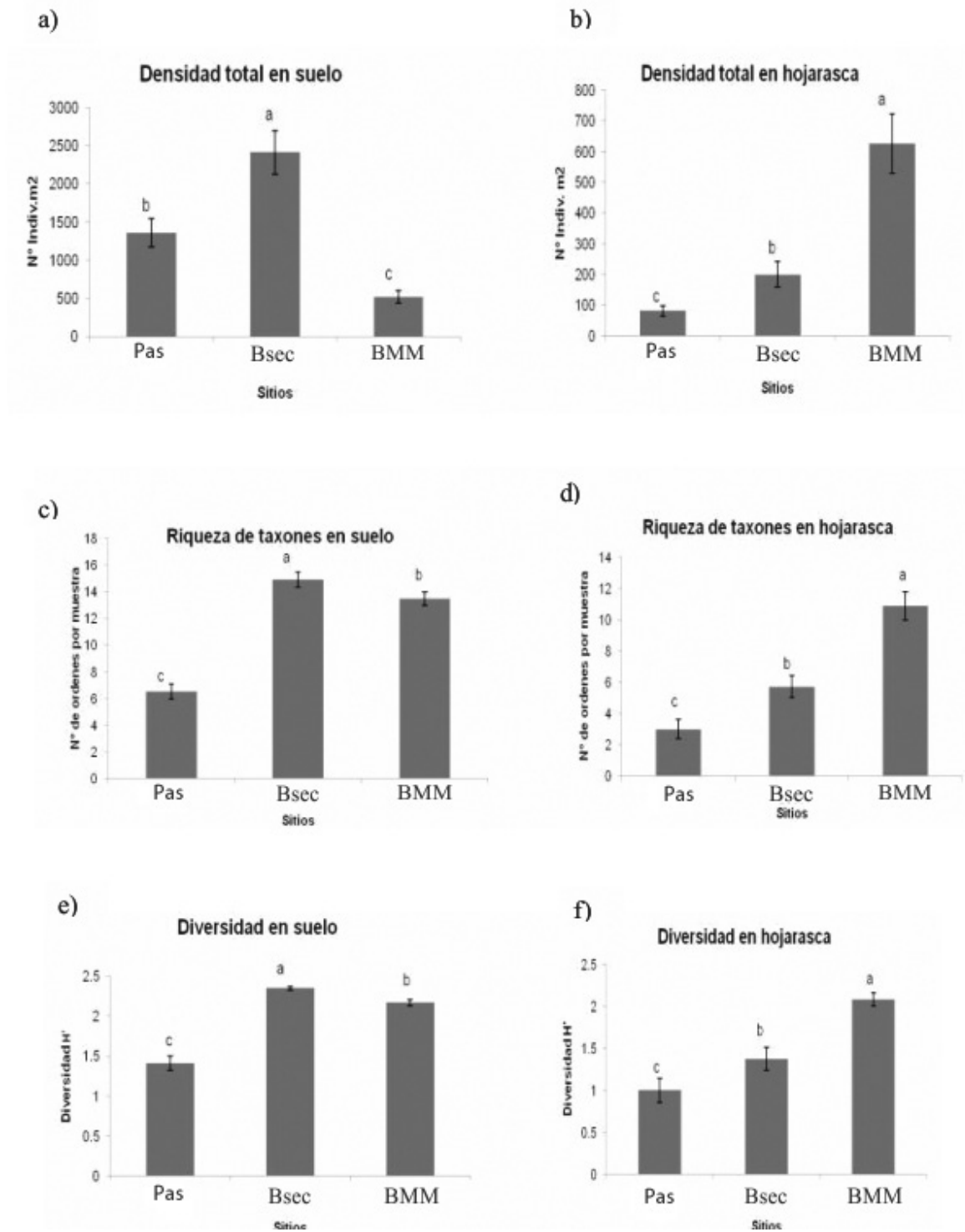


Figura 3. Densidad, riqueza y diversidad promedio (error estándar) de macroinvertebrados por sustrato para cada sitio de estudio. ANDEVA: (a) $SC=17.82, F_{(2,42)}=26.26, p<0.001$ (b) $SC=51.27, F_{(2,42)}=18.15, p<0.001$; (c) $SC=8.03, F_{(2,42)}=22.69, p<0.001$; (d) $SC=2.08, F_{(2,42)}=41.08, p<0.001$; (e) $SC=0.38, F_{(2,42)}=59.34, p<0.001$ y (f) $SC=5.55, F_{(2,42)}=12.02, p<0.001$. Distintas letras indican diferencias entre sitios.

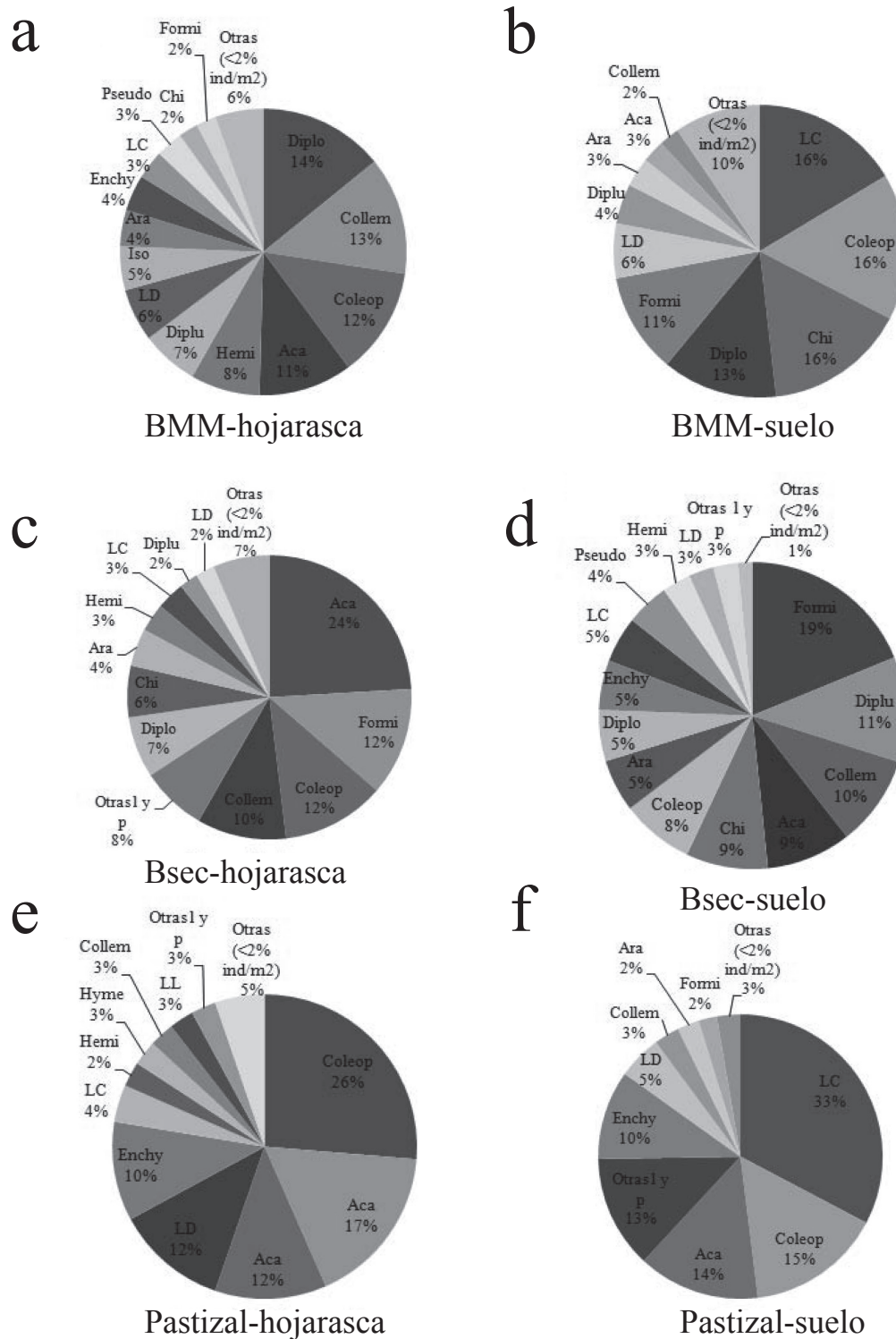
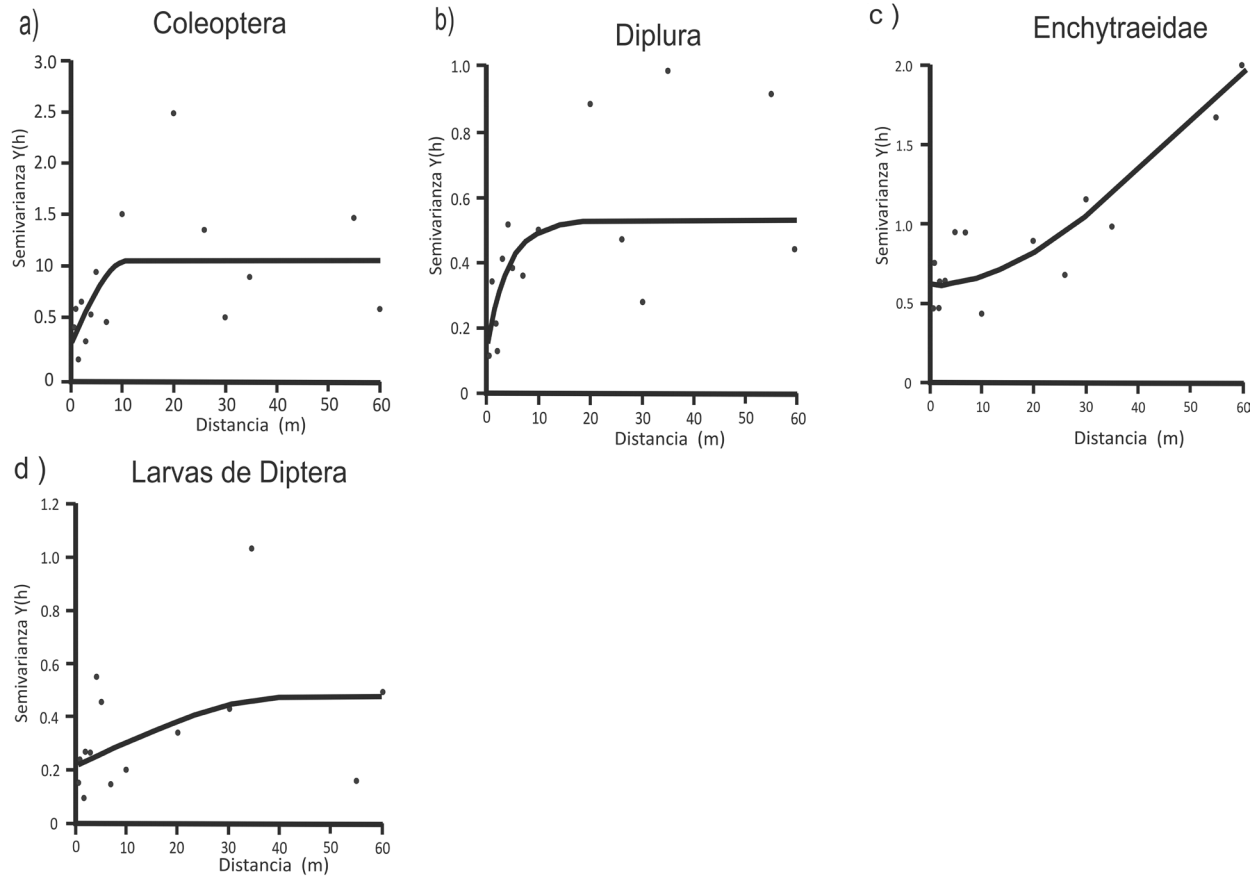


Figura 4. Dominancia porcentual de la abundancia de los taxones de macroinvertebrados en bosque mesófilo maduro (BMM), bosque secundario (Bsec) y pastizal, en los diferentes sustratos. Taxones incluidos: Acari (Aca), Aranea (Ara), Coleoptera (Coleop), Collembola (Collem), Chilopoda (Chi), Diplopoda (Diplo), Diplura (Diphu), Enchytraeidae (Enchy), Formicidae (Formi), Hemiptera (Hemi), Isopoda (Iso), larvas de Coleoptera (LC), larvas de Diptera (LD), Otras larvas y pupas (Otras l y p), Pseudoscorpionidae (Pseudo) y los taxones que obtuvieron menos del 2% ind.m² (Otras).

Bosque Mesófilo Maduro



Bosque secundario

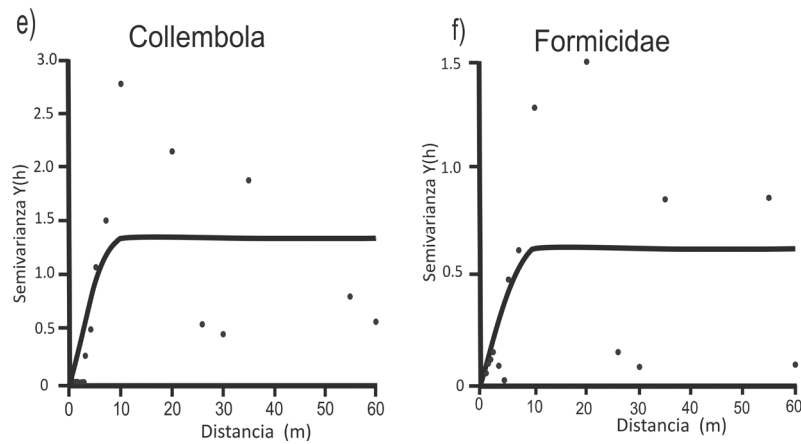


Figura 5. Variogramas empírico (puntos) y modelo ajustado (línea) en el sustrato hojarasca de bosque mesófilo maduro y bosque secundario. No se presentan variogramas para pastizal porque ningún taxón presentó autocorrelación.

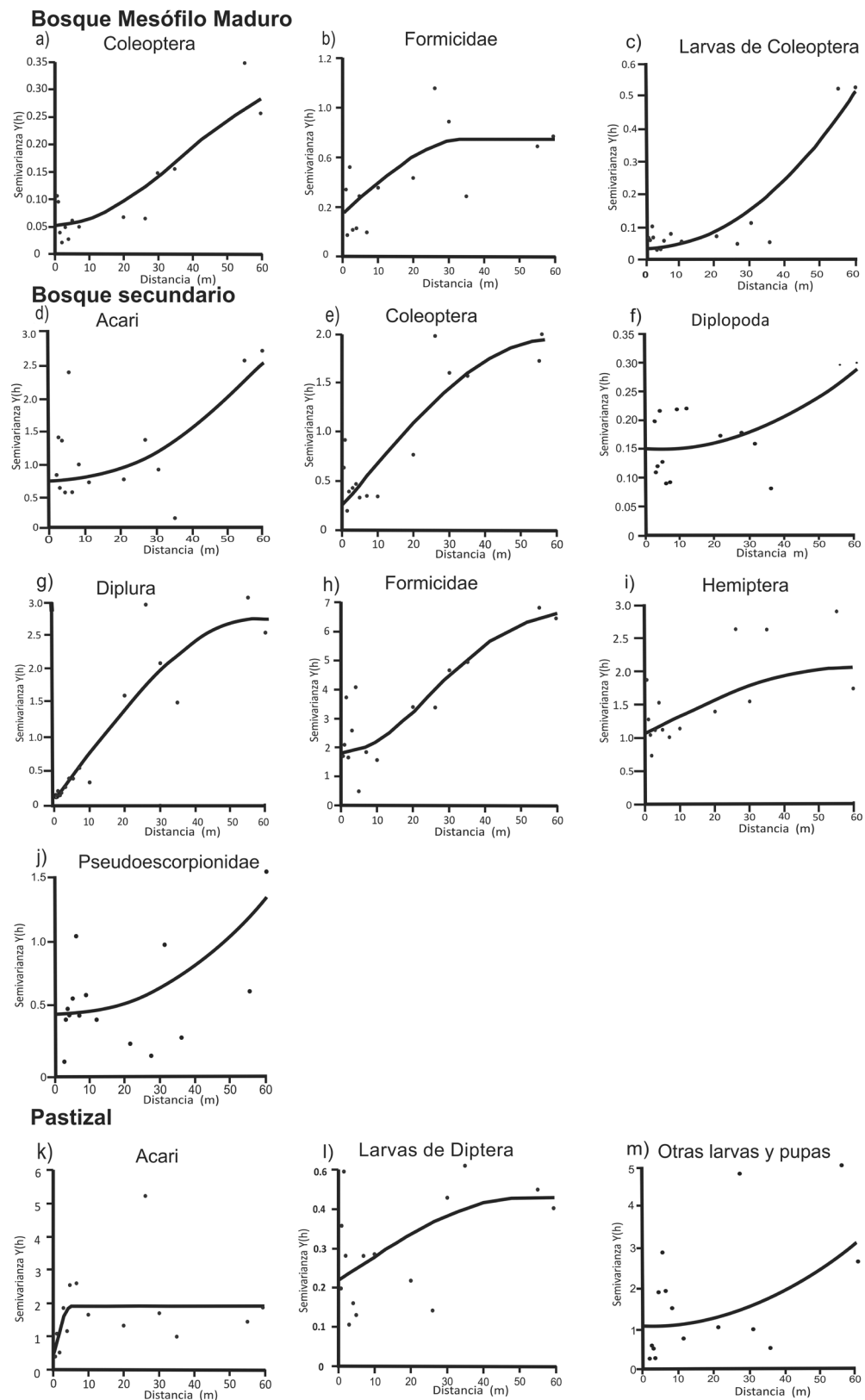


Figura 6. Variogramas empírico (puntos) y modelo ajustado (línea) en suelo del bosque mesófilo maduro, bosque secundario y pastizal.

tebrados, pero es factible que la estructura se recupere para muchos taxones con la sucesión temprana.

En el suelo de los 3 sitios se encontraron agregaciones de macroinvertebrados; sin embargo, el gradiente de disminución del tamaño de parche predicho para la secuencia sucesional tampoco se cumplió, predominando los grandes parches (mayores a 10 m) y los gradientes en los 3 sitios. Es factible que la distribución espacial de los organismos en este estrato esté relacionada con la distribución de nutrientes provenientes de la descomposición de materia orgánica acumulada en el suelo de etapas serales anteriores (Gallardo, 2003). Formicidae es el único taxón cuya estructuración espacial en el suelo cumplió con la hipótesis planteada, habiendo una disminución del tamaño de parche en la secuencia sucesional (con distribución homogénea en el Pas, parches de >60m en el Bsec y parches de 35m en el BMM). Es posible que para estos organismos, al ser muchos de ellos consumidores de hojarasca, a pesar de habitar el suelo, su presencia refleje más la distribución de la hojarasca que las condiciones físico-químicas del suelo (Negrete-Yankelevich et al., 2007a).

Es notorio que para ninguno de los ecosistemas estudiados la diversidad y riqueza de macroinvertebrados haya presentado estructuración en el espacio, a pesar de que muchos de los taxones más comunes la presentaran para su densidad individual en los sitios boscosos. Esto apoya la idea de que ni en suelo ni en hojarasca se encuentran manchones de recursos idóneos que favorezcan islas de diversidad de organismos, sino que existen comunidades diferentes asociadas a distintos recursos, todas con una diversidad equivalente (Negrete-Yankelevich et al., 2006).

En el suelo del bosque secundario se encontraron más taxones con distribuciones autocorrelacionadas que en el BMM, lo que concuerda con los resultados para promedios de abundancia y diversidad, que también son más altos en el Bsec. Es posible que el suelo del Bsec mantenga recursos más diversos y heterogéneos que el BMM, debido a la acumulación de materia orgánica de etapas sucesionales previas.

La escala a la cual se realizó este estudio y en la que muchos taxones presentaron autocorrelación fue de 0.5-60 m. Sin embargo, la estructuración espacial de algunos taxones probablemente sea en una escala mayor o menor a las aquí estudiadas porque no se les detectó una señal de autocorrelación. En este estudio, los colémbolos sólo presentaron estructuración espacial en la hojarasca del Bsec a una distancia de 10 m, distancia similar a la de 2-8 m, que Morris y Dress (2003) encontraron en un bosque dominado por roble. Estos autores también atribuyen esta estructuración a la presencia de árboles dominantes. Por otro parte, en una escala mayor, Fromm et al. (1993) encontraron una

estructuración espacial de colémbolos a distancias mayores a los 200 m y Chust et al. (2003) de 345 m, que coincide con un gradiente de carbono en el suelo. Es factible que los taxones de este estudio, que se distribuyeron en gradientes y por lo tanto su distribución está parchada a escalas mayores, obedezcan también a grandes gradientes como el del carbono. El que no se hallara una estructuración espacial en las medias de diversidad y riqueza indica que existe una homogeneidad de estas variables en los 3 sitios.

Es frecuente que en la literatura se hagan recomendaciones estandarizadas de distancias de muestreo para los macroinvertebrados (Anderson e Ingram, 1993; Moreira et al., 2008). Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que si se desea tener muestras independientes en el espacio, para cumplir con los supuestos de independencia de los análisis estadísticos más comunes, es necesario realizar estudios preliminares que indiquen las distancias más adecuadas, ya que éstas pueden variar entre sistemas, taxones y estratos. El método de muestreo de ácaros y colémbolos no es el más adecuado, por lo que los resultados del presente estudio deben considerarse como preliminares.

Perspectivas. El estudio de la biota edáfica es un reto, por la inmensa diversidad y densidad de organismos en el suelo. En México, Brown et al. (2001), al realizar 127 muestreos de macrofauna edáfica en 37 localidades que incluían 9 ecosistemas (bosque, vegetación secundaria, pastos, cañaverales, cafetales, cítricos, cocotales, plantaciones de cacao y milpas), calcularon que existen más de 14 500 especies de 18 grupos. La falta de especialistas en algunos grupos como Blattaria, Isopoda, Dermaptera, Chilopoda y Pseudoscorpionidae y la falta de muestreo en otras zonas de estudio y en ecosistemas hacen que el conocimiento de esta diversidad sea muy preliminar. Aunado a lo anterior, los análisis espaciales son particularmente demandantes en esfuerzo de muestreo, por lo que existen pocos estudios espacialmente explícitos de la biota edáfica; sin embargo, los que hay son cruciales, ya que ofrecen información relevante sobre la distribución de grupos de organismos de los que dependen funciones ecosistémicas esenciales, como el ciclaje de nutrientes y la formación y estructuración de suelos.

Este estudio, una de las primeras contribuciones en este ámbito tan poco estudiado, permitió conocer cuáles son las escalas a las que los macroinvertebrados están estructurados en el espacio en 3 sitios con distinto nivel de perturbación; por tanto, permitirá diseñar apropiada y eficientemente las distancias e intensidades de muestreo en futuros estudios, dependiendo del taxón y sistema abordado. Además, permitió explorar qué grupos taxonómicos pudieran ser los más sensibles al disturbio y cuáles parecen tener menor capacidad de recuperación a través de la suce-

sión secundaria, abriendo paso a nuevas investigaciones. Finalmente, este artículo muestra los primeros resultados de cómo el disturbio pudiera estar alterando la diversidad espacial de las comunidades de macroinvertebrados del bosque mesófilo veracruzano. Los estudios que cuenten con réplica de los ecosistemas permitirán determinar si las diferencias halladas entre los sitios son generalizables para los ecosistemas derivados del bosque mesófilo de la zona. En el nivel específico, una mejor resolución taxonómica permitirá determinar los cambios que ocurren a raíz de la perturbación y la sucesión secundaria

Agradecimientos

Agradecemos a los revisores anónimos por sus valiosos comentarios que mejoraron sustancialmente el trabajo. El INECOL a través de una beca de tesis y el proyecto CONACYT Ciencia Básica (106788) "Estudio y modelación de las propiedades hidroedáficas en una cuenca de bosque de niebla, a diferentes escalas y bajo diferentes usos" que financiaron esta investigación. Agradecemos a Daniel Geissert y a Octavio Pérez Maqueo por el apoyo otorgado para la realización del trabajo de campo; a Marisol Martínez por la construcción de la figura de localización; a Isabelle Barois, Luciana Porter, Alberto Gómez-Tagle, Leonor Jiménez, Wendy Sangabriel, Beatriz Marín, Karla Aguilar y a los miembros del Taller de Escritura de Artículos Científicos (2010) por sus valiosas sugerencias.

Literatura citada

- Anderson, J. M y J. S. I. Ingram. 1993. Tropical soil biology and fertility: a handbook of methods. CAB International, Wallingford, 1-22 p.
- Amarasekare, P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6:1109-1122.
- Asbjornsen, H., N. Velázquez-Rosas, R. García-Soriano y C. Gallardo-Hernández. 2005. Deep ground fires cause massive above and belowground biomass losses in tropical montane cloud forests in Oaxaca, México. *Journal of Tropical Ecology* 21:427-434.
- Bardgett, R. D. 2005. The biology of soil. A community and ecosystem approach, Oxford University Press, New York. 232 p.
- Barros, E., M. Grimaldi, M. Sarrazin, A. Chauvel, D. Mitja, T. Desjardins y P. Lavelle. 2004. Soil physical degradation and changes in macrofaunal communities in Central Amazon. *Applied Soil Ecology* 26:157-168.
- Bezkorovainaya, I. N. y G. I. Yashikhin. 2003. Effects of soil hydrothermal conditions on the complexes of soil invertebrates in coniferous and deciduous forest cultures. *Russian Journal of Ecology* 34:52-58.
- Benjamini, Y. y Y. Hochberg. 1995. Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society Series B (Methodological)* 57:289-300.
- Brown, G. G., A. G. Moreno, I. Barois, C. Fragoso, P. Rojas, B. Hernández y J. C. Patrón. 2004. Soil macrofauna in SE Mexican pastures and the effect of conversion from native to introduced pastures. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 103:313-327.
- Brown, G. G., C. Fragoso, I. Barois, P. Rojas, J. C. Patrón, J. Bueno, A. G. Moreno, P. Lavelle, V. Ordaz y C. Rodríguez. 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 1:79-110.
- Carter, J., J. Heinonen y J. De Vries. 1982. Earthworms and water movement. *Pedobiologia* 23:395-397.
- Challenger, A. 1998. La zona ecológica templada húmeda (bosque mesófilo de montaña). In *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México*. CONABIO, México, D.F. p. 443-518.
- Chust, G., J. L. Pretus, D. Drucrot, A. Bedòs y L. Deharveng. 2003. Response of soil fauna to landscape heterogeneity: determining optimal scales for biodiversity modeling. *Conservation Biology* 17:1712-1723.
- Collins, N. M. 1980. The distribution of soil macrofauna on the west ridge of Gunung (mount) Mulu, Sarawak. *Oecologia* 44:263-275.
- Ettema, C. H. y D. A. Wardle. 2002. Spatial soil ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 17:177-183.
- Fortin, M. J. y M. R. T. Dale. 2005. Spatial analysis: a guide for ecologists. Cambridge University Press, Cambridge. 365 p.
- Fromm, H., K. Winter, J. Filser, R. Hantschel y F. Beese. 1993. The influence of soil type and cultivation system on the spatial distributions of the soil fauna and microorganisms and their interactions. *Geoderma* 60:109-118.
- Gallardo, A. 2003. spatial variability of soil properties in a floodplain forest in northwest Spain. *Ecosystems* 6:564-576.
- Gallardo, A. y F. T. Maestre. 2008. Métodos geoestadísticos para el análisis de datos ecológicos espacialmente explícitos. In *Introducción al análisis espacial de datos en ecología y ciencias ambientales: métodos y aplicaciones*, F. T. Maestre, A. Escudero y A. Bonet (eds.). Dykinson, Madrid. p. 215-272.
- González-Espinosa, M., P. Quintana-Ascencio, N. Ramírez-Marcial y P. Gaytán-Guzmán. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests in the highlands of Chiapas, Mexico. *Journal of Vegetation Science* 2:351-360.
- Jordan, K. y P. G. Murphy. 1978. A latitudinal gradient of wood and litter production and its implications regarding competition and species diversity in trees. *The American Middle Naturalist* 99:415-434.
- Lavelle, P. 1997. Faunal activities and soil processes: adaptive strategies that determine ecosystem function. *Advances in*

- Ecological Research 27:93-132.
- Lavelle, P., T. Decaens, M. Aubert, S. Barot, M. Blouin, F. Bureau, P. Margerie, P. Mora y J. P. Rossi. 2006. Soil invertebrates and ecosystem services. *European Journal of Soil Biology* 42:S3-S15.
- Lin, H., J. Bouma, Y. Pachepsky, A. Western, J. Thompson, R. Van Genuchten, V. Hans-Jörg y A. Lilly. 2006. *Hydropedology: Synergistic integration of pedology and hydrology*. Water Resources Research 42:1-13.
- Meza, E. y D. Geissert. 2007. El comportamiento hidrodinámico de Andosoles con uso diferenciado en el municipio de Coatepec, estado de Veracruz, México. *In* Reporte técnico final del proyecto N°. INE/A1-064/2007. Instituto Nacional de Ecología / Vrije Universiteit Amsterdam/Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. p. 118-130.
- Moreira, F. M. S., E. J. Huising y D. E. Bignell. 2008. A handbook of tropical soil biology, sampling and characterization of below-ground biodiversity. Earthscan, London. p. 218.
- Muñoz-Villers, L. E. 2008. Efecto del cambio en el uso de suelo sobre la dinámica hidrológica y calidad de agua en el trópico húmedo del centro de Veracruz, México. Tesis, doctorado Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. 278 p.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton. y O. W. Heal. 2006. Spatial patchiness of litter, nutrients and macroinvertebrates during secondary succession in a tropical montane cloud forest. *Plant and Soil* 286:123-139.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso y A. C. Newton. 2007a. The impact of logging and secondary succession on the below-ground system of a cloud forest in Mexico. *In* Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes. Evidence from the forests of montane Mexico and temperate south America, A. Newton (ed.). CABI, Wallingford. p. 181-199.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton y O. W. Heal. 2007b. Successional changes in soil, litter and macroinvertebrate parameters following selective logging in a Mexican cloud forest. *Applied Soil Ecology* 35:340-355.
- Negrete-Yankelevich, S., C. Fragoso, A. C. Newton, G. Russell y A. W. Heal. 2008. Species-specific characteristics of trees can determine the litter macroinvertebrate community and decomposition process below their canopies. *Plant and Soil* 307:83-97.
- Neher, D. A. 1999. Soil community composition and ecosystem processes. Comparing agricultural ecosystems with natural ecosystems. *Agroforestry Systems* 45:159-185.
- Okwakol, M. J. N. 1994. The effect of change in land use on soil macrofauna communities in Mabira Forest, Uganda. *African Journal of Ecology* 32:273-282.
- Oliver, C. 1981. Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management* 3:153-168.
- Ribiero, P. J. y O. J. Diggle. 2001. geoR: a package for geostatistical analysis. *R-News*.1:15-18.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México, Limusa, México, D. F. 432 p.
- Shaw, C., H. Lundkvist, A. Moldenke y J. Boyle. 1991. The relationships of soil fauna to long-term forest productivity in temperate and boreal ecosystems: processes and research strategies. *In* Long-term field trials to assess environmental impacts of harvesting, W. J. Dyck y C. A. Mess (eds.). IEA/BE T6/A6 Workshop, Amelia Island, Florida. p. 39-77.
- Trueba, D. P., V. G. Cairo y T. Tcherva. 2005. Microartrópodos asociados a la hojarasca de un bosque semideciduo de Bacunayagua, Matanzas, Cuba. *Revista Biología* 19:57-64.
- Uribe-Hernández, R., C. H. Juárez-Méndez, M. A. Montes de Oca, J. G. Palacios-Vargas, L. Cutz-Pool y B. E. Mejía-Recarmier. 2010. Colémbolos (Hexapoda) como bioindicadores de la calidad de suelo contaminados con hidrocarburos en el sureste de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:153-162.
- Vanbergen, A. J., A. D. Watt, R. Mitchell, T. Anne-Marie, S. C. F. Palmer, E. Ivits, P. Eggleton, T. H. Jones y J. P. Sousa. 2007. Scale-specific correlations between habitat heterogeneity and soil fauna diversity along a landscape structure gradient. *Oecologia* 153:713-725.
- Webster, R. y M. A. Oliver. 2001. *Geostatistics for environmental scientists*. John Wiley, Chichester, 264 p.
- Williams-Linera, G. 2002. Tree species richness complementarity, disturbance and fragmentation in a Mexican tropical montane cloud forest. *Biodiversity and Conservation* 11:1825-1843.
- Williams-Linera, G., R. M. Manson y E. I. Vera. 2002. La Fragmentación del bosque mesófilo de montaña y patrones de uso del suelo en la región este de Xalapa, Veracruz, México. *Madera y Bosques* 8:73-89.



An annotated distributional checklist of exotic freshwater fishes from the Baja California Peninsula, Mexico

Lista comentada sobre la distribución de peces dulceacuícolas exóticos de la península de Baja California, México

Gorgonio Ruiz-Campos^{1✉}, Salvador Contreras-Balderas², Asunción Andreu-Soler^{1,3}, Alejandro Varela-Romero⁴ and Ernesto Campos¹

¹Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Apartado postal 233, 22800 Ensenada, Baja California, México.

²Bioconservación A.C., Apartado postal 504, 66450 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

³Postdoctoral Research Fellow, Programa Séneca 2009 (Fundación Séneca, Agencia Regional de Ciencia y Tecnología). C/ Manresa N°5, Entlo. E 30004 Murcia, Spain.

⁴Departamento de Investigaciones Científicas y Tecnológicas de la Universidad de Sonora, Blvd. Luis Encinas y Rosales s/n, 83000, Hermosillo, Sonora México.

✉gruiz@uabc.edu.mx

Abstract. We documented the distributional status of 27 exotic fish species in the inland waters of the Baja California Peninsula, Mexico, based on voucher specimens collected from 122 sites between 1977 and 2010, and on published records. The species reported here are representatives of genera from the Atlantic drainages of North America (*Ictalurus*, *Ameiurus*, *Pylodictis*, *Morone*, *Lepomis*, *Pomoxis*, *Dorosoma*, *Cyprinella*, and *Micropterus*), Middle America (*Poecilia*, *Gambusia*, and *Xiphophorus*), Eurasia (*Cyprinus* and *Carassius*), and Africa (*Tilapia* and *Oreochromis*). The family containing the highest number of species is Centrarchidae (7 species) followed by Ictaluridae and Poeciliidae (6 species each). Four species were determined to be invasive due to their wide distribution and fast dispersal through the Peninsula (*Gambusia affinis*, *Poecilia reticulata*, *Lepomis cyanellus*, and *Tilapia* sp. cf. *zillii*). We analyze the impacts of exotic species on the native populations of 3 species with problems of conservation: *Cyprinodon macularius* (endangered), *Fundulus lima* (endangered), and *Gasterosteus aculeatus* (vulnerable). Alien fishes have been introduced for a variety of reasons in Mexico: ornament, sport, aquaculture, biological control, and by accident. In some cases fish introductions were carried out for more than one reason.

Key words: alien fishes, freshwater, Baja California Peninsula, impacts, curatorial records.

Resumen. El estatus de la distribución de peces exóticos es documentado para 27 especies en las aguas continentales de la península de Baja California, México, basado en registros de ejemplares recolectados en 122 localidades durante el periodo de 1977 a 2010, así como registros referidos en la literatura. Las especies aquí reportadas son representativas de géneros que proceden de la vertiente Atlántica de Norteamérica (*Ictalurus*, *Ameiurus*, *Pylodictis*, *Morone*, *Lepomis*, *Pomoxis*, *Dorosoma*, *Cyprinella* y *Micropterus*), Mesoamérica (*Poecilia*, *Gambusia* y *Xiphophorus*), Eurasia (*Cyprinus* y *Carassius*) y África (*Tilapia* y *Oreochromis*). La familia con mayor número de especies es Centrarchidae (7 especies) seguida por Ictaluridae y Poeciliidae (con 6 especies cada una). Por su amplia distribución y rápida dispersión en la península, 4 especies son determinadas como invasivas (*Gambusia affinis*, *Poecilia reticulata*, *Lepomis cyanellus* y *Tilapia* sp. cf. *zillii*). Se analizan los impactos de las especies exóticas sobre las poblaciones nativas de 3 especies con problemas de conservación: *Cyprinodon macularius* (peligro de extinción), *Fundulus lima* (peligro de extinción) y *Gasterosteus aculeatus* (vulnerable). Las especies exóticas se han introducido en México por varias causas: ornamental, pesca deportiva, acuicultura, control biológico y la liberación intencionada. En algunos casos, las introducciones de peces se llevan a cabo por más de una causa.

Palabras clave: peces exóticos, aguas continentales, península de Baja California, impactos, registros curatoriales.

Introduction

The stability and integrity of the fish communities in the arid and semiarid regions of northern Mexico are

being threatened by the progressive introduction of exotic or non-native fishes (Contreras-Balderas et al., 2008). In inland waters of Mexico at least 113 exotic fish have been reported (Contreras-Balderas et al., 2008), and this number could increase if control and eradication programs are not implemented in time and space. The problem of exotic

species, particularly when they become invasive, is more severe when these species are introduced in ecosystems with low species richness such as occur in springs and oases, displacing or eliminating native species that have evolved in isolation for thousands of years with little competition (Douglas et al., 1994).

The introduction of a non-native species in an ecosystem is always likely to present an ecological risk if the species is able to integrate itself successfully into the ecosystem (Gozlan and Newton, 2009), resulting in possible detrimental interactions with native species or even on ecosystem functioning. The introduced species could affect biodiversity through predation (Mc Dowall, 2006; Weyl and Lewis, 2006; Bampfylde and Lewis, 2007; Yonekura et al., 2007), competition (Caiola and Sostoa, 2005; McDowall, 2006; Zimmerman and Vondracek, 2006; Blanchet et al., 2007), hybridization (Allendorf et al., 2004; Costedoat et al., 2004, 2005; Hänfling et al., 2005; D'Amato et al., 2007), habitat modification (Kitchell et al., 1997; Tejerrina-Garro et al., 2005; McDowall, 2006), and transmission of diseases (Daszak et al., 2000; Gaughan, 2002; Gozlan et al., 2005, 2006).

One of the main effects of the gradual elimination of native species and their replacement by exotics is the homogenization of the biota, which causes a loss of the biodiversity and changes in the function of the ecosystem (McKinney and Lockwood, 1999; Mack et al., 2000; Marchetti et al., 2001; Rahel, 2002). Records of exotic fishes in northwestern Mexico were partially covered in 2 contributions by Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos (1984) and Contreras-Balderas (1999).

From a regional point of view, 17 exotic fish species have been reported for Baja California (Ruiz-Campos and Contreras-Balderas, 1987; Ruiz-Campos et al., 2000) and 6 species for Baja California Sur (Ruiz-Campos et al., 2003). Varela-Romero et al. (2003) evaluated the impact of exotic redbelly tilapia [*Tilapia* sp. cf. *zillii* (Gervais, 1848)] on the native populations of the desert pupfish *Cyprinodon macularius* Baird and Girard, 1853 in different sites of the lower Río Colorado basin of Sonora and Baja California. These authors documented the extirpation of the native pupfish at several historic sites in Baja California (cf. Follett, 1960; Hendrickson and Varela, 1989). Likewise, Ruiz-Campos et al. (2006, 2008) and Ruiz-Campos (2010) evaluated the impact of redbelly tilapia on the distribution and abundance of the endemic Baja California killifish *Fundulus lima* Vaillant, 1894 in the oases of San Ignacio and La Purísima of Baja California Sur, documenting the strong decline of the endemic fish at the type locality of oasis San Ignacio.

This work documents the distribution of exotic fish species and their impacts on the native fish fauna in the

Baja California Peninsula, Mexico, on the basis of voucher specimens from scientific collections or records referred to in the literature during a period of 33 years. This distributional information might be used for the planning, implementation, and performance of programs focused on evaluation, eradication, and control of these alien species, as well as their interaction with the native biota.

Material and methods

The records supporting this study are based on voucher specimens of exotic species (Appendix 1) that have been collected for 122 freshwater sites in the Mexican states of Baja California and Baja California Sur (Fig. 1; Appendix 2), between 1977 and 2010.

The fish were captured using different types of fishing gear according to the habitat of each species. In shallow habitats (< 1.5 m deep) active capture methods were used (seine: 7.8 m long x 1.9 m height with 3.5 mm bar mesh; and minnow traps: 45 cm long, 6.4 mm mesh netting, and 2.2 cm openings at both ends); while in those sites deeper than 1.5 m experimental gillnets (with 6 m panels with mesh sizes of 1.3, 3.8, 7.6 and 10.2 cm) and cast nets (4 m diameter with 2.54 cm bar mesh) were used. Electrofishing equipment (Smith-Root 15-C P.O.W. and Coffelt BP-6) was used for shallow habitat with low salinity (< 0.5 ppt), such as in the headwaters of streams (Sierra San Pedro Mártir).

Samples of collected fish species were fixed in the field with a 10% formalin solution and transported to the laboratory for analysis and identification. After 7 days, the fish samples were washed with water for 1 day, and finally preserved with 50% ethanol. The fish material was deposited in the following fish collections: the Facultad de Ciencias of the Universidad Autónoma de Baja California (UABC), the Departamento de Investigación Científica of the Universidad de Sonora (USON), and the Facultad de Ciencias Biológicas of the Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL). Collecting records of fish specimens previous to 1983 were documented from the fish collections of the California Academy of Sciences (CAS), San Francisco, California (USA); the Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL), Monterrey, N.L. (Mexico); Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR), Instituto Politécnico Nacional, La Paz, B.C.S. (Mexico); and Museo Regional de Historia Natural, Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS).

The scientific names and taxonomic arrangements of the species follows Eschmeyer (1998). For each species a synopsis is provided that includes the following information: *Common name*: common names of the species

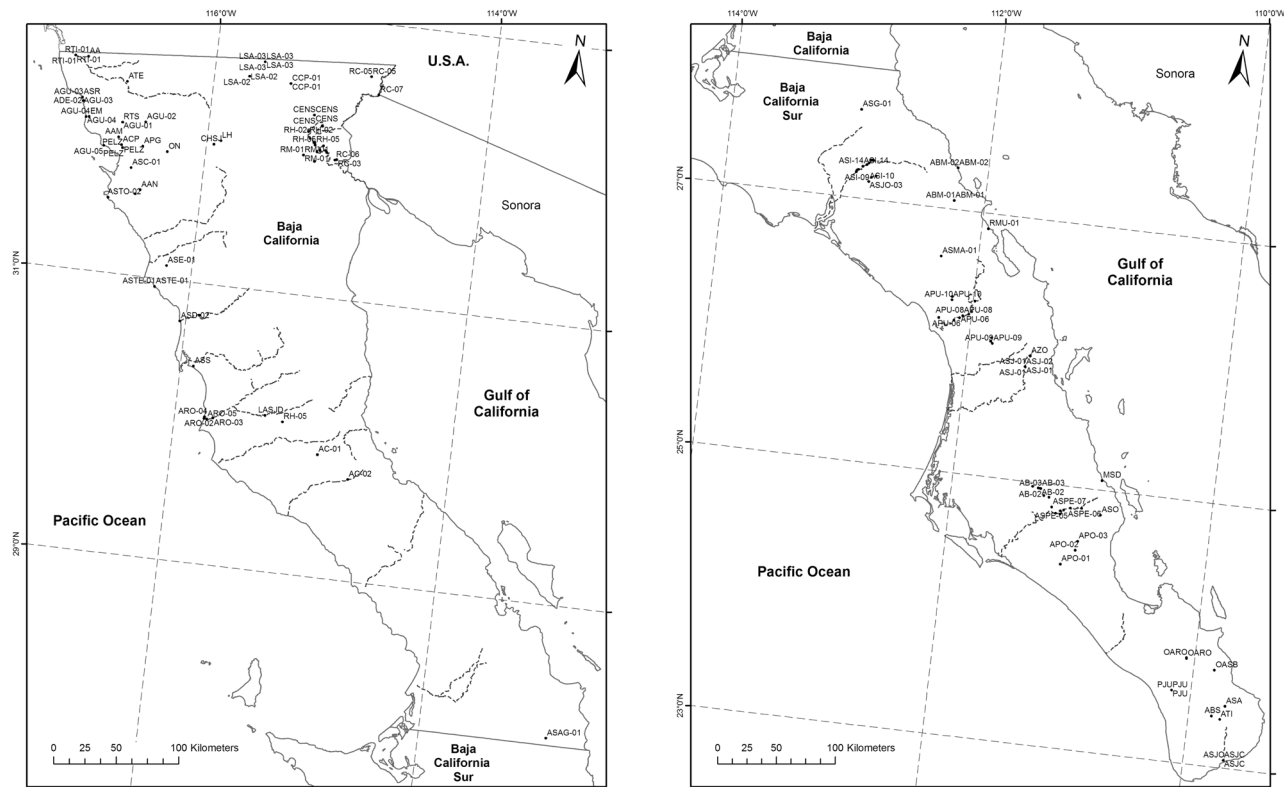


Figure 1. Collecting sites in the Baja California Peninsula, Mexico (see codes and toponymy in Appendix 2).

both in Spanish and English based on Nelson et al. (2004). *Native range*: native distribution range of the species based on published records. *Previous records*: includes those records for Baja California and Baja California Sur based on voucher specimens or on reports published previous to 1983. *Recent records*: includes those records for these states supported with voucher specimens that are indicated with the catalog number in collections and number of specimens (cf. Appendix 1), or as a visual report. Other information appears in parentheses. *Comments*: information regarding the non-native distribution of the taxon, or documentation of the impacts on the distribution and abundance of the native fish fauna.

Results

Twenty seven exotic fish species belonging to 16 genera and 7 families were documented for 122 sites of inland waters on the Baja California Peninsula. The species reported here are representatives of genera from the Atlantic drainages (*Ictalurus*, *Ameiurus*, *Pylodictis*, *Morone*, *Lepomis*, *Pomoxis*, *Dorosoma*, *Cyprinella*, and *Micropterus*), Middle America (*Poecilia*, *Gambusia*, and *Xiphophorus*), Eurasia (*Cyprinus* and *Carassius*), and

Africa (*Tilapia* and *Oreochromis*). A synopsis for each species is provided as follows:

Order Clupeiformes

Family Clupeidae

Dorosoma petenense (Günther, 1867)

Common name: threadfin shad/sardina Maya.

Native range: from the Ohio River of Kentucky and southern Indiana, west and south into Oklahoma, Texas and Florida, and along the Gulf of Mexico Coast into Mexico and Central America (Ross, 2002).

Previous records. *Baja California*: lower Río Colorado (Minckley, 2002 [as *Dorosoma mexicana*], Miller et al. 2005). *Baja California Sur*: none.

Recent records. *Baja California*: channel tributary to Laguna Salada; Río Colorado (2 localities: before junction with Río Hardy and Ejido Yucumuri); Río El Mayor at Campo Sonora; Presa Emilio López Zamora; Río Hardy (2 localities: before junction with the Río Colorado and Campo Mosqueda); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora. *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: this shad native to the Atlantic drainage of America was introduced in the Río Colorado (Lake

Havasu) in 1954, mainly as forage fish for the black largemouth bass (*Micropterus salmoides* Lacépède, 1802) and other sport fishes (Dill and Cordone, 1997). Although Minckley (2002) pointed out the presence of this fish as *D. mexicana* Günther for the lower Río Colorado of Mexico; he did not detail collecting sites or voucher specimens.

Order Cypriniformes

Family Cyprinidae

Cyprinella lutrensis (Baird and Girard, 1853)

Common name: beautiful shinner/carpita roja.

Native range: Mississippi River basin from southern Wisconsin and eastern Indiana to South Dakota and Wyoming, and south to Louisiana; Gulf of Mexico drainages to Río Grande, Texas (New Mexico) and the Río Colorado (Page and Burr, 1991). Widely introduced in the United States (Fuller et al., 1999) and the lower Río Colorado of Mexico (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos, 1984; Varela-Romero et al., 2003) and Río Yaqui (Contreras-Balderas, 1999).

Previous records. Baja California: Río Hardy downstream of El Mayor (Follett, 1960). *Baja California Sur:* none.

Recent records Baja California: Río Hardy at Campo Mosqueda; Río Colorado at Ejido Yucumuri; and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (Varela-Romero et al., 2003). *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: the first finding of red shiner in the lower Río Colorado basin of Mexico (San Luis Colorado River) occurred in January 1953 (Hubbs, 1954; Dill and Cordone, 1997). It is very possible that the extirpation of desert pupfish *C. macularius* in the Río Colorado and the irrigation channels between Ejido Nayarit and Ejido Sonora is associated with the presence of red shiner (Varela-Romero et al., 2003).

Cyprinus carpio Linnaeus, 1758

Common name: common carp/carpa común.

Native range: Eurasia (Page and Burr, 1991).

Previous records. Baja California: Río Colorado and its tributaries (Follett, 1960), as well as Laguna Salada (= Maquata) at La Playita (Ruiz-Campos and Contreras-Balderas, 1987). *Baja California Sur:* none.

Recent records. Baja California: Laguna Salada (2 localities: channel tributary and La Playita); and Río Colorado before confluence with Río Hardy. *Baja California Sur:* Arroyo San Ignacio (spring, bridge, Poza Larga, Rancho Los Corralitos, Lake Side, and Rancho San Sabas; Ruiz-Campos et al., 2006) (Appendixes 1, 2).

Comments: the presence of this Eurasian cyprinid in Baja California was first documented by Follett (1960) for the Río Colorado and its tributaries in the Mexicali Valley. In Baja California Sur, common carp was stocked in the oasis

San Ignacio in 1973 to promote rural fish farming (Ruiz-Campos et al., 2003). In both cases, the consumption of this fish is uncommon due to the bad flavor of its flesh and the ease of obtaining fresh fish from the San Ignacio coastal lagoon. Two morphs have been detected in the Baja California Peninsula, the “mirror morph” in the Arroyo San Ignacio and the “normally scaled morph” in the lower Río Colorado basin (Ruiz-Campos, 2010).

Carassius auratus (Linnaeus, 1758)

Common name: goldfish/carpa dorada.

Native range: Eastern Asia, including China and perhaps adjacent regions; also possibly in parts of Europe if *C. auratus gibelio* is a valid subspecies and not just a feral introduction (Fuller et al., 1999).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Río Hardy before junction with Río Colorado; Laguna Salada at Paraíso fishery camp; and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora. *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: this Asian fish dispersed worldwide by the aquarist industry when it was introduced in waters of California between 1882 and 1884, and currently its distribution has expanded through the State when they interbreed with common carp (Dill and Cordone, 1997). Its presence in the lower Río Colorado basin is considered rare and resulting from releasing by aquarists.

Order Siluriformes

Family Ictaluridae

Ictalurus furcatus (Lesueur, 1840)

Common name: blue catfish/bagre azul.

Native range: native to major rivers of the Mississippi, Missouri, and Ohio basins of central and southern United States, south into Mexico and northern Guatemala (Lee et al., 1980). The southernmost populations of blue catfish in Mexico have been considered as *I. meridionalis* (Ruiz-Campos et al., 2009; Rodiles-Hernández et al., 2010).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Laguna Salada; Lago del Bosque in Mexicali; and tributaries of the Río Colorado such as El Caimán, Hardy and El Mayor, including the Canal Todo Americano (G. Ruiz-Campos, pers. obs.). *Baja California Sur:* none.

Comments: certainly, this exotic catfish known as “puyón” in northwestern Mexico was stocked in waters of the Mexicali Valley as a sport fish. It prefers swift waters or turbulent areas with rocky bottoms. No voucher specimens are available, but all records are supported with photographs.

Ictalurus punctatus (Rafinesque, 1818)

Common name: channel catfish/bagre de canal.

Native range: native to central drainages of the United States, southern Canada, and possibly also in the Atlantic

coast (Lee et al., 1980), including southern Florida and the lower Río Bravo (Grande), south through the Gulf of Mexico drainages to Río Czones, Veracruz (Miller et al., 2005).

Previous records. Baja California: Río Hardy at El Mayor (Follett, 1960). *Baja California Sur:* none.

Recent records. Baja California: Río Colorado (before junction with Río Hardy and El Tapón) (Calvo-Fonseca, 2010); Presa Emilio López Zamora; and Río Hardy (south of El Mayor and El Mayor). *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: The channel catfish was introduced in waters of the Río Colorado of California in 1922 (Dill and Cordone, 1997), but its presence in the Mexican part of this river was first documented by Follett (1960). Its current distribution has been expanded in the systems of channels for agriculture irrigation of the Mexicali Valley. This catfish is cultured commercially in a site adjacent to Río Hardy (Campo Mosqueda).

Ameiurus melas (Rafinesque, 1820)

Common name: black bullhead/bagre negro.

Native range: Atlantic slope, from Canada and the Great Lakes basin and Saint Lawrence River basin, southward between the Appalachian and Rocky Mountains, and into the Gulf Slope streams in the United States, just reaching the lower Río Bravo (Grande) in Nuevo Laredo, Tamaulipas, Mexico (Miller et al., 2005).

Previous records. Baja California: lower Río Colorado (Minckley, 1973).

Recent records. Baja California: none. *Baja California Sur:* none.

Comments: distribution in northwestern Mexico restricted to areas close to the international border, where the stocking in reservoirs for cattle is the most common way of dispersal. No voucher specimens have been reported.

Ameiurus natalis (Lesueur, 1819)

Common name: yellow bullhead/bagre torito amarillo.

Native range: native to eastern and central United States (Lee et al., 1980), including the Río Bravo (Grande) basin (Page and Burr, 1991).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Río Colorado (above junction with Río Hardy and El Tapón) (Calvo-Fonseca, 2010). *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: the first records based on voucher specimens of yellow bullhead in the lower Río Colorado of Mexico were made by Ruiz-Campos (1995). This species was recorded for the Río Colorado in the United States in 1942 (Moyle, 2002). This bullhead also occurs in the Ciénega de Santa Clara, Sonora, Mexico (UABC- 661).

Ameiurus catus (Linnaeus, 1758)

Common name: white catfish/ bagre blanco.

Native range: Atlantic and Gulf slope drainages from the lower Hudson River, New York, to the Apalachicola basin in Florida, Georgia and Alabama; south in Peninsular Florida to the Peace River drainage (Fuller et al., 1999).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Río Hardy at Dren de Ayala (Calvo-Fonseca, 2010). *Baja California Sur:* none.

Comments: the white catfish was first recorded in California in 1874 (Dill and Cordone, 1997), inhabiting the regions of the Sacramento, San Joaquín, coastal part of Central California, Tulare-Buena Vista Lakes and drainages of the San Francisco Bay (Fuller et al., 1999). Its presence in the Río Colorado was recently detected in the locality Río Hardy (Dren de Ayala) on 20 March 2008, based on 1 specimen of 431 mm TL and 1.055 kg weight (Calvo-Fonseca, 2010).

Pylodictis olivaris (Rafinesque, 1818)

Common name: flathead catfish/bagre pilntonte.

Native range: native of the Mississippi River basin, Missouri and Ohio Rivers, including northeastern Mexico in the Río Bravo basin (Lee et al., 1980). This catfish is now established in the lower Río Colorado basin, including parts of Baja California and Sonora (Miller et al., 2005).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Laguna Salada (La Playita and its tributary channel; Campeán and Baylón, 1983); and the Río Colorado (downstream from the junction with Río Hardy and El Tapón) (Calvo-Fonseca, 2010). *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: the only voucher specimen (UABC-318, 440 mm LP) of this species from northwestern Mexico was captured in the junction of the Río Colorado and Río Hardy.

Order Cyprinodontiformes

Family Poeciliidae

Gambusia affinis (Baird and Girard, 1853)

Common name: western mosquito fish/pez mosquito.

Native range: Mississippi River basin from central Indiana and Illinois, USA, south through the Gulf of Mexico drainages and northern Veracruz (Álvarez del Villar, 1970; Page and Burr, 1991).

Previous records. Baja California: Río Hardy at Meganito; Río Colorado (downstream of the junction with Río Hardy, Pongo de Abajo, and above the mouth; cf. Follett, 1960); Río Tijuana (E Tijuana); stream near Valle de Las Palmas; stream near Ojos Negros (east of Ensenada); Arroyo Guadalupe (= La Misión) at Rancho Santa Rosa and the town of La Misión; and Arroyo San Simón (southern San Quintín) (Follett, 1960). *Baja California Sur:* stream at Santiago; stream at San José del Cabo (Follett, 1960); Ojo de Agua de La Rosita at San Antonio; Ojo de Agua de San Bartolo; stream near Ojos Negros (east of Ensenada);

Arroyo La Tinaja; and Presa Juárez (near Todos Santos) (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos, 1984).

Recent records. *Baja California:* Arroyo Alamar at Cañón del Padre; irrigation channel at Ejido Sinaloa (Varela et al., 2003); Arroyo El Descanso (mouth and adjacent lagoon); Arroyo Guadalupe or La Misión (mouth, Rancho Santa Rosa and Rancho Korodaki); stream between Piedras Gordas and Las Minas; Presa Emilio López Zamora; Arroyo San Carlos (Rancho Agua Caliente and Rancho Las Hamacas); Arroyo Las Ánimas; Arroyo Santo Tomás; Arroyo Seco (near Colonet); Arroyo San Telmo (mouth); Arroyo Santo Domingo (mouth and Rancho El Divisadero); Arroyo El Rosario (mouth and bridge of El Rosario); Ejido La Misión; irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora; Río Hardy at Campo Mosqueda; Río Colorado at Ejido Yucumuri; Laguna Salada (Paraíso fishery camp); and a small reservoir at Ejido El Porvenir (Rancho Tierra Santa). *Baja California Sur:* Arroyo La Tinaja (near Miraflores); Arroyo Boca de la Sierra at San Bernardino canyon (Ruiz-Campos et al., 2003) (Appendixes 1, 2).

Comments: western mosquito fish was introduced in northwestern Mexico for the control of mosquitoes; it became an invasive species due to its high tolerance and competitive capacity to extreme environmental factors (Contreras-Balderas et al., 2008). There are 2 sources of distribution of mosquito fish in the Baja California Peninsula, one from the northwestern between the Río Tijuana basin and Arroyo El Rosario (Ruiz-Campos et al., 2000) and the second for the south of La Paz (Ruiz-Campos et al., 2003). In northwestern Baja California it is considered a current competitor of the native threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758), in the coastal streams of El Descanso, Santo Domingo, and El Rosario.

Poecilia latipinna (Le Sueur, 1821)

Common name: sailfin molly/topote velo negro.

Native range: Atlantic and Gulf of Mexico coastal drainages, from Cape Fear drainage, North Carolina, to Veracruz, Mexico (Fuller et al., 1999).

Previous records. *Baja California:* Río Hardy and Río Colorado (Hendrickson and Varela-Romero, 1989). *Baja California Sur:* none.

Recent records. *Baja California:* Río Hardy at Campo Mosqueda; the Río Colorado at Ejido Yucumuri; irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (Varela-Romero et al., 2003); Río El Mayor at Campo Sonora; and Laguna Salada at El Paraíso fishery camp. *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: the sailfin molly is one of many exotic fishes that have been introduced in the waters of the lower Río Colorado in California and Arizona (Dill and Cordone,

1997) and dispersed into the Mexican part of the basin. In the Ciénega de Santa Clara (Sonora) this fish competes with the endangered desert pupfish (*C. macularius*) for space and food (Varela-Romero et al., 2003).

Poecilia reticulata Peters, 1859

Common name: guppy/gupi.

Native range: West Indies and northern South America, from west Venezuela to Guyana (Fuller et al., 1999).

Previous records. *Baja California:* none. *Baja California Sur:* Presa Juárez near Todos Santos (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos, 1984).

Recent records. *Baja California:* Arroyo Cataviña; Arroyo Santa Gertrudis at Misión de Santa Gertrudis. *Baja California Sur:* Arroyo San José del Cabo; Arroyo Las Pocitas (Pozas del Vado and Rancho El Caracol); Arroyo San Pedro (San Basilio, Pozo del Iritú, Rancho Merecuaco, Rancho Los Arados, Rancho El Caporal, and San Pedro de La Presa); Arroyo Bebelamas (Poza Honda [Rancho San Lucas], Rancho El Frijolito, and Rancho San Antonio de la Montaña); Arroyo San Luis (Misión de San Luis Gonzaga, Presa Higuajil, and Rancho Las Cuedas); Arroyo La Zorra near Rancho Viejo; Arroyo San Javier at Misión de San (Francisco) Javier; Arroyo Comondú (San Miguel de Comondú and San José de Comondú); Arroyo La Purísima (La Purísima, near San Gregorio estuary, San Isidro, El Pilón, Carambuche, La Purísima-San Juanico road, and Ojo de Agua); Arroyo La Purísima Vieja at Paso Hondo; Oasis La Purísima Vieja; Río Mulegé (above dam); Arroyo Boca de Magdalena at San José de Magdalena; Arroyo San Joaquín (San Joaquín, El Sauzal, and San Zacarías); Arroyo San Ignacio (Oasis San Ignacio at spring and dam, Rancho El Tizón, Lake Side, San Lino, Poza Larga, Laguna Roberts, San Zacarías, and Rancho San Sabas); and San Gregorio stream at Sierra San Francisco (Appendixes 1, 2).

Comments: the guppy is the most invasive exotic fish in the freshwater bodies of the central and southern Baja California Peninsula, from Arroyo Cataviña (Baja California) to Arroyo San José del Cabo (Baja California Sur). From its first detection in 1977 at the tip of the Peninsula at Arroyo San José del Cabo (Ruiz-Campos and Contreras-Balderas, 1987), its dispersal in inland waters of the Peninsula has been rapid and favored by anthropogenic stocking. The presence of *P. reticulata* in very remote sites of the Sierra de San Francisco (Rancho San Gregorio) was previously reported by Ruiz-Campos et al. (2003).

Xiphophorus hellerii Heckel, 1848

Common name: green swordtail/cola de espada.

Native range: Middle America from Río Nantla, Veracruz (Mexico) to northwestern Honduras (Page and Burr, 1991; Fuller et al., 1999).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: none. *Baja California Sur:* Arroyo San Pedro at San Basilio and San Pedro de la Presa; Arroyo San Ignacio (Oasis San Ignacio at spring, Rancho El Tizón, bridge (E and W), Poza Larga, San Lino, Paso Los Pinos between Los Corralitos and Rancho San Sabas, Lake Side, and San Sabas); and Arroyo San Joaquín at El Sauzal (Appendixes 1, 2).

Comments: this species is syntopical with the native Baja California killifish (*F. lima*) along the Arroyo San Ignacio (except for the locality of Los Corralitos) as well as in the Arroyo San Pedro de La Presa. The abundance of *X. hellerii* has been drastically reduced in the spring of San Ignacio due to the presence of another exotic competitor (the redbelly tilapia, *T. sp. cf. zillii*). Previous to the introduction of redbelly tilapia in the Arroyo San Ignacio in 1996, the green swordtail was the main competitor of the Baja California killifish (Alaníz-García et al., 2004).

Xiphophorus maculatus (Günther, 1866)

Common name: southern platyfish/espada sureña.

Native range: native to Atlantic drainages, along the Coastal Plain from the Río Nautla basin to northern Belize (Miller et al., 2005).

Previous records. Baja California: none. *Baja California Sur:* Ojo de Agua de La Rosita at San Antonio; Presa Juárez at Todos Santos (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos, 1984).

Recent records. Baja California: none. *Baja California Sur:* Arroyo San Luis at Misión de San Luis Gonzaga; Arroyo San Pedro (San Basilio, Pozo del Iritú, Rancho Merecuaco, and Rancho Tres Pozas); and Arroyo Los Dolores at Misión de Santa Dolores (Appendixes 1, 2).

Comments: the abundance of this alien livebearer seems to be declining in most sites of distribution in Baja California Sur, possibly due to diffuse competition with redbelly tilapia.

Xiphophorus variatus (Meek, 1904)

Common name: variable platyfish/espada de Valles.

Native range: native to the Atlantic slope of Mexico from southern Tamaulipas to northern Veracruz (Page and Burr, 1991).

Previous records. Baja California: Río Colorado at San Luis [Río Colorado] (Ruiz-Campos and Contreras-Balderas, 1987). *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Recent records: none.

Comments: although the occurrence of this fish in waters of California (USA) was confirmed in the Orange County and Salton Sea area in 1968 and 1991, respectively, its establishment has not been successful due the low temperatures that prevail during the winter (Dill and Cordone, 1997).

Orden Perciformes

Family Moronidae

Morone saxatilis (Walbaum, 1792)

Common name: striped bass/lobina estriada.

Native range: its native distribution is throughout the coastal drainages and littoral marine waters of the Atlantic, from Saint Lawrence River in New Brunswick, south to Saint Johns River in Florida (Ross, 2002).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Cerro Prieto or Solfatara channel. *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: Dill and Cordone (1997) pointed out that the first transplantation of the striped bass in waters of the lower Río Colorado of California (USA) occurred in 1959. However, its presence in the the lower Río Colorado basin of Mexico had not been previously reported.

Family Centrarchidae

Lepomis gulosus (Cuvier, 1829)

Common name: warmouth/mojarra golosa.

Native range: native to Mississippi River drainages from northern Iowa on south, as well as to the Río Bravo (Grande) drainage, Gulf Coast drainages, Florida, and much of the Atlantic slope; some of the marginal populations could represent introductions (Moyle, 2002).

Previous records: none.

Recent records. Baja California: Río Pescadores at Rancho Caimán, and the Río Colorado near the junction with Río Hardy. *Baja California Sur:* none (Appendixes 1, 2).

Comments: in the Río Hardy, warmouth prefers backwaters of rivers and streams with turbidity, and muddy bottoms. Parasites detected in specimens from the Río Hardy were represented by *Ornithodiplostomum* sp. and the nematode *Contracaecum multipapillatum* (von Drasche, 1882), with percentages of prevalence of 2.93 and 17.94, respectively (Valles-Ríos, 1997).

Lepomis cyanellus Rafinesque, 1819

Common name: green sunfish/pez sol.

Native range: native to the Great Lakes, Hudson Bay, and Mississippi River basins from New York and Ontario to Minnesota and South Dakota, and south to the Gulf of Mexico drainages, including the Río Bravo (Grande) basin and northern Mexico (Page and Burr, 1991).

Previous records. Baja California: Río Tijuana (E of Tijuana); a stream near Valle de Santa Rosa, and Arroyo La Misión (= Guadalupe or San Miguel) (Follett, 1960). *Baja California Sur:* none.

Recent records. Baja California: Arroyo El Descanso (mouth and adjacent lagoon); mouth of Arroyo La Misión; Arroyo San Antonio de las Minas at San Antonio de las Minas; Arroyo Doña Petra at Rancho Madrigal; Arroyo Guadalupe (Rancho Tierra Santa and Rancho Santa Rosa);

a small reservoir at the Parque Nacional Constitución 1857; Arroyo San Carlos at Rancho Las Hamacas; Arroyo Santo Tomás (Ejido Ajusco and La Bocana Santo Tomás); the mouth of Arroyo San Telmo; and Arroyo Santo Domingo at Rancho El Divisadero. *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: the non-native presence of green sunfish in the streams of the northwestern region of Baja California was first reported by Follett (1960) for the Santa Rosa Valley (a tributary of the Arroyo Guadalupe). This exotic centrarchid is a possible predator of the native threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in the mouth of the Arroyo El Descanso and its adjacent lagoon (Sánchez-González et al., 2001).

***Lepomis macrochirus* Rafinesque, 1819**

Common name: bluegill/mojarra oreja azul.

Native range: native to eastern and central North America where it ranges from coastal Virginia to west Texas and northern Mexico, and in the northwestern Minnesota to western New York. Widely introduced in the United States (Lee et al., 1980) and northwestern Mexico (Contreras-Balderas and Escalante-Cavazos, 1984).

Previous records: none.

Recent records. *Baja California*: Cerro Prieto or Solfatara channel; Laguna Hanson at Sierra Juárez; and Presa Emilio López Zamora. *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: this fish is considered of recent introduction in the inland waters of northwestern Baja California, being first collected at Laguna de Hanson in 1983 (Ruiz-Campos et al., 2000), almost 6 years before the drying of this lake in 1989.

***Lepomis microlophus* (Günther, 1859)**

Common name: redear sunfish/mojarra oreja roja.

Native range: southeastern United States from northern Florida to North Carolina, along Gulf of Mexico drainages to Texas, and north to Indiana. Commonly stocked outside its natural distribution including areas in the northeastern and western United States (Ross, 2002).

Previous records: none.

Recent records. *Baja California*: Río Colorado at Ejido Yucumuri (Appendixes 1, 2).

Comments: the record cited above represents the second known of this taxon in Mexico and is based on 80 individuals.

***Micropterus salmoides* (Lacepède, 1802)**

Common name: largemouth bass/lobina negra.

Native range: Mississippi River basin, Atlantic coast states of USA and Gulf of Mexico, including northeastern Mexico. It is one of the sport fishes more widely introduced in freshwater reservoir systems of the world (Moyle, 2002).

Previous records. *Baja California*: Río Tijuana (E of

Tijuana); Laguna San Simón near Bahía San Quintín; Río Hardy (Meganito and south of El Mayor); and Río Colorado (before and downstream of the junction with Río Hardy; Follett, 1960). *Baja California Sur*: none.

Recent records. *Baja California*: Río Colorado near junction with Río Hardy; Presa Emilio López Zamora; and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora. *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: largemouth bass has been repeatedly introduced in small and large reservoirs of northwestern Mexico to promote sport fishing. In Baja California, the species is also known to occur in the General Abelardo L. Rodríguez (Tijuana), El Carrizo (Tecate), and Emilio López Zamora (Ensenada) reservoirs, including stockings in the semi permanent Laguna Hanson and other water bodies of the region.

***Pomoxis annularis* Rafinesque, 1818**

Common name: white crappie/robleta blanca.

Native range: originally distributed in the freshwaters of the eastern and central North America, southeastern Ontario and southwestern New York, western Appalachian Mountains, south to the Gulf of Mexico, Texas, South Dakota, and Minnesota. Widely stocked in the United States and lower Río Bravo (Grande) for sport fishing (Lee et al., 1980).

Previous records. *Baja California*: Río Colorado: south of Presa Morelos and downstream of the junction with Río Hardy (Follett, 1960). *Baja California Sur*: none.

Recent records. *Baja California*: Río Colorado and Río Hardy (Calvo-Fonseca, 2010). *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: this exotic game fish is syntopical with *P. nigromaculatus* in the lower Río Colorado basin (Minckley, 2002), and its dispersal into the Mexican part of this basin was from the large reservoirs of Arizona.

***Pomoxis nigromaculatus* (Lesueur, 1829)**

Common name: black crappie/robleta negra.

Native range: this centrarchid fish is native to eastern North America, including the Atlantic drainage from Virginia to Florida, east to central Texas and north to North Dakota (Ross, 2002). Widely introduced in other states of the United States (Fuller et al., 1999), including the lower Río Colorado basin (Dill and Cordone, 1997).

Previous records. *Baja California*: Río Colorado (south of Presa Morelos and downstream of Pongo de Abajo; Follett, 1960). *Baja California Sur*: none.

Recent records. *Baja California*: Laguna Salada at La Playita and the Río Colorado (before the junction with Río Hardy and at Ejido Yucumuri). Calvo-Fonseca (2010) recently recorded this species for the Río Colorado and Río Hardy. *Baja California Sur*: none (Appendixes 1, 2).

Comments: the first record of black crappie in inland waters

of Baja California was reported by Follett (1960). This exotic fish species of interest for sport fishing dispersed into the Mexican portion of the Río Colorado from the large reservoirs of Arizona (USA) (Minckley, 1973, 2002).

Family Cichlidae

Oreochromis aureus (Steindachner, 1864)

Common name: blue tilapia/tilapia azul.

Native range: tropical and subtropical Africa, and the Middle East. Its native range includes Senegal, Niger and many smaller drainages in Africa and the Middle East (Fuller et al., 1999).

Previous records: none.

Recent records. *Baja California:* Laguna Salada at La Playita, and the Río Colorado (Minckley, 2002). *Baja California Sur:* hybrid individuals of this species have been detected at the Arroyo San Javier near Misión de San Javier (Appendixes 1, 2).

Comments: this Ethiopian cichlid has been progressively introduced in many freshwater bodies of Mexico both natural and artificial for aquaculture and commercial catch. Its high capacity of competition for resources like space and food has caused the displacement of native fishes such as *Cyprinodon macularius* Baird and Girard 1853 in the lower Río Colorado basin of Baja California and Sonora (Varela-Romero et al., 2003).

Oreochromis mossambicus (Peters, 1852)

Common name: mozambique tilapia/tilapia mosambica.

Native range: eastern coast of Africa, inhabiting rivers and coastal lagoons (Fuller et al., 1999).

Previous records: none.

Recent records. *Baja California:* Laguna Salada (El Paraíso fishery camp and channel tributary); Río Hardy at Campo Mosqueda; Río Colorado at Ejido Yucumuri; and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora. *Baja California Sur:* Arroyo La Purísima at El Pilón, and Arroyo Las Pocitas at El Pilar (Appendixes 1, 2).

Comments: this alien cichlid is one of the most popular fish for the development of rural and commercial aquaculture, and to a lesser extent for sport fishing. Invasion of this fish in rivers and streams adjacent to reservoirs of stocking is causing the decline of the native fish populations in Sonora (Varela-Romero and Hendrickson, 2010).

Tilapia* sp. cf. *zillii (Gervais, 1848)

Common name: redbelly tilapia/tilapia panza roja.

Native range: tropical and subtropical Africa, Near East; West Africa through the Chad basin to the Nile River, Lake Albert, and Lake Turkana into Israel and the Jordan Valley. This cichlid has been widely introduced in many regions of the world (Fuller et al., 1999; Moyle, 2002).

Previous records: none.

Recent records. *Baja California:* Río El Mayor at Campo

Sonora; irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (Varela-Romero et al., 2003); Presa Emilio López Zamora; and Arroyo San Juan de Dios at Rancho El Saucito. *Baja California Sur:* Arroyo San Ignacio (spring, Rancho El Tizón, Lake Side, bridge (E and W), San Lino, Poza Larga, Rancho Los Estribos, Lagunita de Roberts, Rancho Los Corralitos, Rancho los Pinos, and Rancho San Sabas); Arroyo San Joaquín at San Joaquín; Arroyo Cadejé at Cadejé; Arroyo Boca de Magdalena at San José de Magdalena; Arroyo San Martín at Rancho La Vinorama (Sierra de Guadalupe); Arroyo La Purísima (near San Gregorio estuary, San Isidro, El Pilón, La Purísima-San Juanico road, La Purísima, Carambuche, Presa Carambuche, and Ojo de Agua); Arroyo La Purísima Vieja (oasis and Paso Hondo); Arroyo Comondú at San Miguel de Comondú; Arroyo San Javier (oasis and Misión de San [Francisco] Javier); Arroyo Bebelamas (Rancho San Antonio de la Montaña, Poza Honda, and Rancho El Frijolito); Arroyo San Luis (Misión de San Luis Gonzaga, Presa Higuajil, and Rancho Las Cuedas); Arroyo San Pedro (San Pedro de La Presa, San Basilio, Pozo del Iritú, Rancho Merecuaco, Rancho Los Arados, and Rancho Tres Pozas); Arroyo La Soledad at Rancho El Quelele; Arroyo Las Pocitas at Rancho El Cantil; and Arroyo San José del Cabo (Appendixes 1, 2).

Comments: redbelly tilapia is one of the most invasive exotic fishes in the inland waters of the Peninsula of Baja California (Ruiz-Campos et al., 2003, 2006; Varela-Romero et al., 2003) and southwestern United States (Dill and Cordone, 1997). In the lower Río Colorado basin, this fish is the main cause of the decreasing abundance and distribution of the desert pupfish, *C. macularius* (Schoenherr, 1988; Varela-Romero et al., 2003); likewise, in the oases of Baja California Sur it has caused the extirpation of the endemic Baja California killifish (*F. lima*) in the localities of San Javier, Las Cuedas, Misión de San Luis Gonzaga, San Pedro de La Presa (Ruiz-Campos, 2010), and Bebelamas (Poza Honda). The redbelly tilapia was first stocked into the oasis of San Ignacio in 1995. Previous to the introduction of redbelly tilapia in this last locality, the Baja California killifish was the dominant fish in the spring habitat with relative abundances between 70 and 97% (Alaníz-García, 1995); however, 10 years later, the redbelly tilapia now has the highest relative abundances (84-94%) (Ruiz-Campos et al., 2008).

Discussion

The exotic fish fauna for the continental waters of the Baja California Peninsula is currently represented by 27 species belonging to 16 genera and 7 families. The highest number of exotics (21) are recorded for

the lower Río Colorado basin, with most coming from central and eastern North America and representative of primary freshwater families such as Ictaluridae (6 spp.) and Centrarchidae (7 spp.). The high number of exotic fish species in the lower Río Colorado basin of Mexico is a result of the introduction of species over almost a century in the different reservoirs of the Río Colorado in the United States, promoting dispersal downstream (Dill, 1944; Miller, 1952; Minckley, 1973, 2002). Significant fluctuations in the base flow of the Río Colorado has generated the extirpation of fish species associated with high flow conditions such as the endemics, *Xyrauchen texanus* (Abbott, 1860), *Gila elegans* (Baird and Girard, 1853), and *Ptychocheilus lucius* (Girard, 1856) (Rinne and Minckley, 1991; Varela-Romero and Hendrickson, 2010), as well as the establishment of exotic fishes tolerant to these hydrological changes such as *C. lutrensis*, *P. latipinna*, *G. affinis*, and *T. sp. cf. zillii* (Varela-Romero et al., 2003), all of them have dispersed into the agriculture irrigation channels in the Mexicali Valley. In this same basin, but in spring and wetland habitats, the abundance of the desert pupfish *C. macularius* Baird and Girard 1853 has dramatically decreased (Follett, 1960; Hendrickson and Varela-Romero, 1989; Varela-Romero et al., 2003; Miller et al., 2005), mainly because of competition with redbelly tilapia and sailfin molly (Varela-Romero et al., 2003).

The process of invasion of aquatic species into new areas involves three steps that compress the initial dispersal, establishment, and radiation (Elton, 2000). In each one of these steps there are selective pressures operating on the survival of organisms in the new areas and that determine the success of invasion (Williamson, 1996). In this sense, three main hypotheses, not mutually exclusive, have been formulated to explain the patterns of invasion: human activity, biotic acceptance, and biotic resistance. The first hypothesis concerns the steps of initial invasion, establishment, and radiation, while the second hypothesis predicts that the establishment of nonnative species will be higher for areas rich in native species, where the abiotic conditions are favorable for both; finally, the biotic resistance hypothesis explains that the success of the invasion decreases in relation to the species richness in the community (Gido and Brown, 1999; Leprieur et al., 2008) and the time of accumulation of species.

Based on niche theory (Chase and Leibold, 2003), 2 species occurring together in space and time cannot have identical realized niches because one would be excluding the other. The invasive exotic species with ample potential niches become dominant when are introduced in aquatic systems containing few native species with specialized ecological niches. This advantage of competition is also evidenced in those significantly altered habitats, promoting

thus the expression of the potential niches of the exotic species with ample environmental tolerances.

The oases of Baja California Sur, characterized by a low diversity of native fish, contain endemic species such as the Baja California killifish (*Fundulus lima*) and Baja freshwater clingfish (*Gobiesox juniperoserrai* Espinosa-Pérez and Castro-Aguirre, 1996), as well as forms of marine or peripheral derivation such as *Awaous banana* (Valenciennes, 1837), *Eleotris picta* Kner, 1863, *Gobiomorus maculatus* (Günther, 1859), *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844), and *Agonostomus monticola* (Bancroft, 1834) (Follett, 1960; Ruiz-Campos et al., 2003). The first introduction of exotic redbelly tilapia in Baja California Sur occurred in the La Purísima basin in 1976 (Ruiz-Campos, 2000); the species was repeatedly stocked into others basins causing the local extirpation of the endemic killifish and peripheral fishes in the oases of San Javier, San Pedro de la Presa, Las Cuedas, San Luis Gonzaga (Ruiz-Campos, 2010), and Bebelamas (Poza Honda). In the oasis of San Javier, the population of Baja California killifish was extirpated because of the introduction of redbelly tilapia. Likewise, in the oasis of San Pedro de la Presa, both Baja California killifish and 4 peripheral species (*A. monticola*, *D. latifrons*, *G. maculatus*, and *E. picta*) were displaced by competition of redbelly tilapia (Ruiz-Campos et al., 2003). In the oases of Las Cuedas, San Luis Gonzaga (Mission), and Bebelamas, the populations of Baja California killifish were eliminated by competitive exclusion with tilapia.

The eradication of exotic fishes in northwestern Mexico is a goal that is very difficult to achieve because of the invasive potential of some species with well established distributions in the open lotic ecosystems (streams and rivers). One of the strategies that might reduce the impacts of the exotics on the natives is the implementation of permanent programs of removing exotic fishes using active and passive capture techniques. The use of toxicants for fishes (ichthyocides) such as rotenone or antimycin could give good results by removing undesirable or exotic fishes when applied in a systematic manner in closed systems such as ponds, reservoirs and springs (Bettoli and Maceina, 1996). Previous to the treatment with the toxicant, all the native species must be captured and transported live to be stocked into temporal habitats or refugia. As soon as the original ecological conditions of the system have been recovered, the native fishes should be returned to their original habitats.

As in other arid and semiarid regions of the world, in the Baja California Peninsula, the exotic fish species are more abundant and better naturalized, and consequently the native species are more threatened and, in some cases with high probabilities of extinction in the short term.

Detailed information on the distribution and abundance of the exotic fish fauna in the Baja California Peninsula is critically needed for implementation of official programs to address the management and control of these alien species and of their habitats. Only education through the information will ensure that society understands that the conservation of native fishes, regardless of its economic value, is a great moral obligation (Andreu-Soler et al., 2006; Andreu-Soler, 2008).

Acknowledgements

Many people helped for the different stages of fish sampling in the Baja California Peninsula during the period from 1977 to 2010. We thank J. M. Torres, F. J. Viramontes, O. González, F. Reynoso, M.I. Montes, O. Tapia, R. Pérez, J. Alaníz, M.E. Valles, A. Gerardo, M. Villalobos, L. Quintana, J. Escamilla, C. Márquez, A. Valdés, W. Zúñiga, V. Salceda, S. Cabrera, S. González, F. Cota, Y. Guerrero, E. Sánchez, M. Lizárraga, A. Gática, J.B. Ortiz, G. Medina, F. J. Valverde, A. R. Tovar, F. Abarca, J.P. Rebman, J. Delgadillo, S. Sánchez, I. E. Nevius, L.M. Yépiz, A. González, P. Cota, G. Ruiz-Cota, J. De La Cruz, A. González, A. Antuna, F. Camarena, J.A. Echánove, A. Ramírez, A. N. Castillo, R. Guzmán, A. Jullian, D. Acosta, R. Druck, C. Reyes, G. De León, C. Flores, B. Hollingsworth, I. Peraza, A. Tapia, R. Martínez, E. Flores, A. Calvo, and M. Ortiz. The fish samplings in the study area were funded by the following institutions: Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (grants: 431100-5-1993PN and PCCNCNA-050331), Secretaría del Medio Ambiente Recursos Naturales (grant: 2002-CO1-173/A), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (grants: H126, AA005, L013, S087, W028, and DC007), Universidad Autónoma de Baja California (grants: DGIP 1275 and DGPI 173), UC-Mexus (No. 2001-SC-0211), Arizona Game and Fish Department, Universidad de Sonora. Also we wish to thank the support of the following museums and curators for access to voucher specimens and databases: Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional (José Luis Castro-Aguirre [*in memoriam*], José de la Cruz-Agüero, and Adrián F. González-Acosta); Universidad Autónoma de Nuevo León (María de Lourdes Lozano-Vilano and María Elena García-Ramírez); and California Academy of Sciences (William N. Eschmeyer and Tomio Iwamoto). Our special thanks to Héctor Ceballos (doctoral research of Cibio [Instituto Universitario de Investigación de la Universidad de Alicante]) for his valuable help in the processing of the maps. The third author received a postdoctoral fellowship from Programa Séneca 2009 (Fundación Séneca, Agencia Regional de Ciencia y

Tecnología, Murcia, España). Two anonymous reviewers made very useful comments on the manuscript. This work is dedicated to the memory of our mentor and friend, Dr. Salvador Contreras-Balderas (1936-2009), coauthor of this contribution, who was a pioneer and leader in the study of the exotic fishes in Mexico.

Literature cited

- Alaníz-García, J. 1995. Interacción trófica entre dos especies ícticas, *Fundulus lima* Vaillant y *Xiphophorus helleri* Heckel, en el Oasis de San Ignacio, Baja California Sur, México. Master thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. México. 81p.
- Alaníz-García, J., G. Ruiz-Campos, F. J. Abarca-González and A. Valdéz-González. 2004. Interacción trófica entre dos especies ícticas sintópicas, una nativa (*Fundulus lima*) y la otra exótica (*Xiphophorus helleri*), en el oasis San Ignacio, Baja California Sur, México. In Homenaje al Doctor Andrés Reséndez Medina: un ictiologo mexicano, M. L. Lozano-Vilano and A. J. Contreras-Balderas (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. p. 193-216.
- Allendorf, F. W., R. F. Leary, N. P. Hitt, K. L. Knudsen, L. L. Lundquist and P. Spruell. 2004. Intercrosses and the US Endangered species Act: should hybridized populations be included as Westslope cutthroat trout? Conservation Biology 18:1203-1213.
- Álvarez del Villar, J. 1970. Peces Mexicanos (claves). Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras, Secretaría de Industria y Comercio, México, D.F. 166 p.
- Andreu-Soler, A., F. J. Oliva-Paterna, D. Verdiell-Cubedo, A. Egea-Serrano, A. Ruiz-Navarro and M. Torralva. 2006. Peces continentales de la Región de Murcia (SE Península Ibérica): inventario y distribución. Zoologica baetica 17:11-31.
- Andreu-Soler, A. 2008. La ictiofauna epicontinental de la Región de Murcia: distribución, problemática y propuestas para su conservación. PhD. Thesis, Facultad de Biología, Universidad de Murcia. España. 647p.
- Bampfylde C. J. and M. A. Lewis. 2007. Biological control through intraguild predation: case studies in pest control, invasive species and range expansion. Bulletin of Mathematical Biology 69:1031-1066.
- Bettoli, P. W. and M. J. Maceina. 1996. Sampling with toxicants. In Fisheries techniques, B. R. Murphy and D. W. Willis (eds.). Second edition. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. p. 303-333.
- Blanchet, S., G. Loot, G. Grenouillet and S. Brosse. 2007. Competitive interactions between native and exotic salmonids: a combined field and laboratory demonstration. Ecology of Freshwater Fish 16:133-143.
- Caiola, N. and A. Sostoa. 2005. Possible reasons for the decline

- of 2 native toothcarps in the Iberian Peninsula: evidence of competition with the introduced eastern mosquitofish. *Journal of Applied Ichthyology* 21:358-363.
- Calvo-Fonseca, A. 2010. Comparación de las comunidades ícticas del Río Hardy y estuario del Río Colorado durante el período 2008. Master thesis, Instituto de Ingeniería, Universidad Autónoma de Baja California. 107 p.
- Chase, J. M. and M. A. Leibold. 2003. Ecological niches. Linking classical and contemporary approaches. The University of Chicago Press, Chicago. 221 p.
- Compeán, G. A. and O. Baylón. 1983. Estudio preliminar de la pesquería de la Laguna Salada Baja California. *Proceedings of the Desert Fishes Council XIII-XV-B*:201-221.
- Contreras-Balderas, S. y M. A. Escalante-Cavazos. 1984. Distribution and known impacts of exotic fishes in Mexico. *In* Distribution, biology and management of exotic fishes, W. R. Courtenay, Jr. y J. R. Stauffer, Jr. (eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 102-130.
- Contreras-Balderas, S. 1999. Annotated checklist of introduced invasive fishes in México, with examples of some recent introductions. *In* Nonindigenous freshwater organisms: vectors, biology, and impacts, R. Claudi and J. H. Leach (eds.). Lewis Publishers, Boca Raton. p. 31-52.
- Contreras-Balderas, S., G. Ruiz-Campos, J. J. Schmitter-Soto, E. Díaz-Pardo, T. Contreras-McBeath, M. Medina-Soto, L. Zambrano-González, A. Varela-Romero, R. Mendoza-Alfaro, C. Ramírez-Martínez, M. A. Leija-Tristán, P. Almada-Villela, D. A. Hendrickson and J. Lyons. 2008. Freshwater fishes and water status in Mexico: a country-wide appraisal. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 11:246-256.
- Costedoat, C., N. Pech, R. Chappaz, M. D. Salducci, P. Lim and A. Gilles. 2004. Study of introgressive hybridization between *Chondrostoma t. toxostoma* and *Chondrostoma n. nasus* (Teleostei, Cyprinidae) using multiple approaches. *Cybiu* 28:51-61.
- Costedoat, C., N. Pech, M. D. Salducci, R. Chappaz and A. Gilles. 2005. Evolution of mosaic hybrid zone between invasive and endemic species of Cyprinidae through space and time. *Biological Journal of the Linnean Society* 85:135-155.
- D'Amato, M. E., M. M. Esterhuyse, B. C. W. van der Waal, D. Brink and F. A. M. Volckaert. 2007. Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* 8:475-488.
- Daszak, P., A. A. Cunningham and A. D. Hyatt. 2000. Emerging infectious diseases of wildlife – threats to biodiversity and human health. *Science* 287:443-449.
- Dill, W. A. 1944. The fishery of the lower Colorado River. *California Fish and Game* 30:109-211.
- Dill, W. A. and A. J. Cordone. 1997. History and status of introduced fishes in California, 1871-1996. *California Department of Fish and Game, Fish Bulletin* 178:1-414.
- Douglas, M. E., P. C. Marsh and W. L. Minckley. 1994. Indigenous fishes of western North America and the hypothesis of competitive displacement: *Meda fulgida* (Cyprinidae) as a case study. *Copeia* 1:9-19.
- Elton, C. S. 2000. The ecology of invasions by plants and animals. University of Chicago Press, Chicago. 196 p.
- Eschmeyer, W. N. 1998. Catalog of fishes. California Academy of Sciences. Part II. Anaheim, California. p. 1821-2905.
- Follett, W. I. 1960. The freshwater fishes: their origins and affinities. Symposium on biogeography of Baja California and adjacent seas. *Systematic Zoology* 9:212-232.
- Fuller, P. L., L. G. Nico and J. D. Williams. 1999. Nonindigenous fishes introduced into inland waters of the United States. American Fisheries Society Special Publication 27, Bethesda, Maryland. 613 p.
- Gaughan, D. J. 2002. Disease-translocation across geographic boundaries must be recognized as a risk even in the absence of disease identification: the case with Australian *Sardinops*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 11:113-123.
- Gido, K. B. and J. H. Brown. 1999. Invasion of North American drainages by alien fish species. *Freshwater Biology* 42: 387-399.
- Gozlan R. E., S. St-Hilaire, S. W. Feist, P. Martin and M. L. Kent. 2005. Biodiversity – disease threat to European fish. *Nature* 435:1046.
- Gozlan R. E., E. J. Peeler, M. Longshaw, S. St-Hilaire and S. W. Feist. 2006. Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* 8:1358-1364.
- Gozlan, R. E. and A. C. Newton. 2009. Biological invasions: benefits versus risks. *Science* 324:1015-1016.
- Hänfling, B., P. Bolton, M. Harley and G. R. Carvalho. 2005. A molecular approach to detect hybridization between crucian carp (*Carassius carassius*) and non-indigenous carp species (*Carassius* spp. and *Cyprinus carpio*). *Freshwater Biology* 50:403-417.
- Hendrickson, D. A. and A. Varela-Romero. 1989. Conservation status of desert pupfish, *Cyprinodon macularius* in Mexico and Arizona. *Copeia* 2:478-483.
- Hubbs, C. L. 1954. Establishment of a forage fish, the red shiner (*Notropis lutrensis*), in the Lower Colorado River system. *California Fish and Game* 40:287-294.
- Kitchell, J. F., D. E. Schindler, R. Ogutu-Ohwayo and P. N. Reinthal. 1997. The Nile perch in Lake Victoria: interactions between predation and fisheries. *Ecological Applications* 7:653-664.
- Lee, D. S., C. R. Gilbert, C. H. Hocutt, R. E. Jenkins, D. E. McAllister and J. R. Stauffer, Jr. (eds.). 1980. *Ictalurus furcatus*. Atlas of North American freshwater fishes. Publication Number 1980-

- 12, North Carolina Biological Surveys, North Carolina State Museum of Natural History. 854 p.
- Leprieur, F., O. Beauchard, S. Blanchet, T. Oberdorff and S. Brosse. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biol* 6: e28. doi:10.1371/journal.pbio.0060028.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- Marchetti, M. P., T. Light, J. Feliciano, T. Armstrong, Z. Hogan and P. B. Moyle. 2001. Homogenization of California's fish fauna through abiotic change. In *Biotic Homogenization*, J. L. Lockwood and M. L. McKinney (eds.). New York: Kluwer Academic/Plenum. p. 259-278.
- McDowall, R. 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16:233-422.
- McKinney M. L. and J. L. Lockwood. 1999. Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology and Evolution* 14:450-453.
- Miller, R. R. 1952. Bait fishes of the lower Colorado River from Lake Mead, Nevada, to Yuma Arizona, with a key for their identification. *California Fish and Game* 38:7-42.
- Miller, R. R., W. L. Minckley and S. M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of México*. The University of Chicago Press, Chicago. 490 p.
- Minckley, W. L. 1973. *Fishes of Arizona*. Arizona Fish and Game Department, Phoenix, Arizona. 293 p.
- Minckley, W. L. 2002. Fishes of the lowermost Colorado River, its delta, and estuary: a commentary on biotic change. In *Libro Jubilar en Honor al Dr. Salvador Contreras Balderas*, M. L. Lozano-Vilano (ed.). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey, México. p. 63-78.
- Moyle, P. B. 2002. *Inland fishes of California*. University of California Press, Berkeley. 502 p.
- Nelson, J. S., E. J. Crossman, H. Espinosa-Pérez, L. T. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea and J. D. Williams. 2004. *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico*. Sixth ed. American Fisheries Society, Special Publication 29, Bethesda, Maryland. 386 p.
- Page, L. M. and B. M. Burr. 1991. *A field guide to freshwater fishes: North America/ North of Mexico*. Houghton Mifflin Co., Boston. 432 p.
- Rahel, F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:291-315.
- Rinne, J. N. and W. L. Minckley. 1991. Native fishes of arid lands: a dwindling resource of the Desert Southwest. Gen. Tech. Report. RM-206. Ft. Collins, CO: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Forest and Range Experimental Station. 45 p.
- Rodiles-Hernández, R., J. G. Lundberg and J. P. Sullivan. 2010. Taxonomic discrimination and identification of extant blue catfishes (Siluriformes: Ictaluridae: *Ictalurus furcatus* Group). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 159:67-82.
- Ross, S. T. 2002. *The Inland Fishes of Mississippi*. University Press of Mississippi, Jackson. 736 p.
- Ruiz-Campos, G. 2000. Threatened fishes of the world: *Fundulus lima* Vaillant, 1894 (Fundulidae). *Environmental Biology of Fishes* 69:20.
- Ruiz-Campos, G. and S. Contreras-Balderas. 1987. Ecological and zoogeographical check-list of the continental fishes of the Baja California Peninsula. *Proceedings of the Desert Fishes Council* 17:105-117.
- Ruiz-Campos, G. 1995. First occurrence of the yellow bullhead, *Ameiurus natalis*, in the lower Colorado River, Baja California. *California Fish and Game* 81:80-81.
- Ruiz-Campos, G., S. Contreras-Balderas, M. L. Lozano-Vilano, S. González-Guzmán and J. Alaníz-García. 2000. Ecological and distributional status of the continental fishes of northwestern Baja California, Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 99:59-90.
- Ruiz-Campos, G., J. L. Castro-Aguirre, S. Contreras-Balderas, M. L. Lozano-Vilano, A. F. González-Acosta and S. Sánchez-González. 2003. An annotated distributional checklist of the freshwater fishes from Baja California Sur, Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:143-155.
- Ruiz-Campos, G., F. Camarena-Rosales, S. Contreras-Balderas, C. A. Reyes-Valdez, J. De La Cruz-Agüero and E. Torres-Balcázar. 2006. Distribution and abundance of the endangered killifish, *Fundulus lima* (Teleostei: Fundulidae), in oases of central Baja California Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 51:502-509.
- Ruiz-Campos, G., F. Camarena-Rosales, S. Contreras-Balderas, G. Bernardi and J. De La Cruz-Agüero. 2008. Evaluación ecológica y distribución de peces exóticos en las regiones hidrológicas de San Ignacio y La Purísima, Baja California Sur, y su impacto en las poblaciones del pez amenazado *Fundulus lima*. Final Technical Report, Project: Semarnat-Conacyt-2002-C01-173.
- Ruiz-Campos, G., M. L. Lozano-Vilano and M. E. García-Ramírez. 2009. Morphometric comparison of blue catfish *Ictalurus furcatus* (Lesueur, 1840) from northern and southern Atlantic drainages of Mexico. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 108:36-44.
- Ruiz-Campos, G. 2010. Catálogo de peces dulceacuícolas de Baja California Sur. Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, Mexico, D.F. 169 p.
- Sánchez-González, S., G. Ruiz-Campos and S. Contreras-Balderas. 2001. Feeding ecology and habitat of the threespine

- stickleback, *Gasterosteus aculeatus microcephalus*, in a remnant population of northwestern Baja California, Mexico. *Ecology of Freshwater Fish* 10:191-197.
- Schoenherr, A. A. 1988. A review of the life history and status of the desert pupfish, *Cyprinodon macularius*. *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 87:104-134.
- Tejerrina-Garro, F. L., M. Maldonado, C. Ibanez, D. Pont, N. Roset and T. Oberdorff. 2005. Effects of natural and anthropogenic environmental changes on riverine fish assemblages: a framework for ecological assessment of rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48:91-108.
- Valles-Ríos, M. E. 1997. Estudio cualitativo y cuantitativo de macroparásitos en peces de la región del Río Colorado-Río Hardy, Baja California, México. Master thesis (Ciencias), Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. México. 78 p.
- Varela-Romero, A., G. Ruiz-Campos, L. M. Yépez-Velázquez and J. Alaníz-García. 2003. Distribution, habitat, and conservation status of desert pupfish (*Cyprinodon macularius*) in the Lower Colorado River basin, Mexico. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12:157-165.
- Varela-Romero, A. and D. A. Hendrickson. 2010. Peces dulceacuícolas. In *Diversidad del Estado de Sonora*, F. Molina-Fraener and T. Van Devender (eds.). UNAM, México. p. 339-356.
- Weyl, O. L. F. and H. Lewis, 2006. First record of predation by the alien invasive freshwater fish *Micropterus salmoides* L. (Centrarchidae) on migrating estuarine fishes in South Africa. *African Zoology* 41:294-296.
- Williamson, M. H. 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall, London. 244 p.
- Yonekura, R., Y. Kohmatsu and M. Yuma. 2007. Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the Linnean Society* 91:601-610.
- Zimmerman, J. K. H. and B. Vondracek. 2006. Interactions of slimy sculpin (*Cottus cognatus*) with native and non-native trout: consequences for growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:1526-1535.

Appendix 1. Examined material of exotic fishes from the Baja California peninsula, Mexico. The collecting site is followed by catalog number and number of specimens in square brackets.

Poecilia reticulata

Baja California: Arroyo ca. Cataviña (UABC-726 [42], 877 [75]); La Bocana at Cataviña (UABC-1350 [3]), and Arroyo Santa Gertrudis at Santa Gertrudis Mission (UABC-2321 [327]). **Baja California Sur:** Arroyo San José del Cabo at San José del Cabo (UABC-754 [1]); Presa (dam) Juárez at Todos Santos (UANL-2569 [303]); Arroyo Las Pocitas at Poza del Vado (UABC-1563 [65], 1575 [20]) and Rancho El Caracol (UABC-1564 [11], 1576 [24], 1577 [50], 1582 [99], 1592 [9]); Arroyo San Pedro at San Basilio (UABC-780 [39]), Pozo del Iritú [Encinas] (UABC-784 [69], 1574 [14]), Rancho Merecuaco (UABC-793 [50]), Rancho Los Arados (UABC-1583 [8]), and San Pedro de La Presa (UABC-1317 [42], 1321 [31], 1419 [1], 1485 [6]); Arroyo El Caporal at Rancho El Caporal (UABC-1307 [50]); Arroyo Bebelamas at Poza Honda [Rancho San Lucas] (UABC-746 [37], 2359 [62]), Rancho El Frijolito (UABC-749 [71], 2357 [42]) and San Antonio de la Montaña (UABC-1311 [18]); Arroyo San Luis [dam] at Misión de San Luis Gonzaga (UABC-752 [196], 757 [23], 1579 [19]), Presa Higuajil (UABC-742 [2]), and Rancho Las Cuedas (UABC-1301 [62], 1578 [30], 1586 [34]); Arroyo La Zorra near Rancho Viejo (UABC-1483 [117]); Arroyo San Javier [dam] at Misión de San [Francisco] San Javier (UABC-822 [170], 823 [61], 912 [7], 2354 [24], 2355 [6]); Arroyo Comondú at San Miguel de Comondú (UABC-765 [339]), and San José de Comondú (UABC-763 [149], 764 [162]); Arroyo La Purísima near San Gregorio estuary (UABC-2158 [2], San Isidro (UABC-727 [5], La Purísima [dam and bridge] (UABC-761 [48], 827 [1]), El Pilón (UABC-1501 [1]), Carambuche [Cuba] (UABC-760 [16], 828 [1]), 1529 [1]), Presa (dam) Carambuche (UABC-761 [48], 827 [1]), bridge of Carambuche (UABC-1533 [12]), and Ojo de Agua (UABC-1467 [25], 1580 [22]); La Purísima Vieja at Paso Hondo (UABC-1466 [7], 1554 [19]); Río Mulegé [above dam] (UABC-146 [83], 907 [7]); Arroyo Boca de Magdalena at San José de Magdalena (UABC-737 [18], 908 [26]); Arroyo San Joaquín at San Joaquín (UABC-733 [81], El Sauzal (UABC-734 [11], 1474 [76]) and San Zacarías (UABC-075 [36]); Oasis San Ignacio at spring (UABC-080 [51], 936 [26], 1306 [58], 2129 [2]), El Tizón (UABC-1536 [7]), Lake Side (UABC-1437 [39], 1496 [2]), San Lino (UABC-1527 [19]), Poza Larga (UABC-1314 [18], 1447 [76], 1457 [40], 1503 [2], 2133 [1]), Laguna Roberts (UABC-1497 [32]), San Sabas (UABC-1456 [40], 1502 [4]); and Arroyo San Gregorio at Sierra San Francisco (UABC-725 [138]).

Gambusia affinis

Baja California: Stream near Valle de Las Palmas (CAS-119067, 119246); Ojos Negros (CAS-119247); Arroyo Alamar at Cañón del Padre (UABC-1351 [1]); mouth of Arroyo El Descanso (UABC-409 [14], 411 [710]) and its adjacent lagoon (UABC-435 [7], 481 [6], 996 [27]); mouth of Arroyo La Misión (UABC-216 [2], 487 [7]; UANL-13720 [8]), Arroyo La Misión at La Misión [town] (UABC-050 [3], 073 [9]); Arroyo Guadalupe at Rancho Santa Rosa (UABC-376 [65], 875 [14]) and Rancho Korodaki [= fall of Agua Caliente] (UABC-1297 [29]); mouth of Arroyo San Miguel [= El Carmen] (UABC-201 [10], 488 [99]); stream between Piedras Gordas and Las Minas (UABC-1356 [3]); Presa (dam) Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-1593 [1]); Arroyo San Carlos at ranches

Appendix 1. Continues.

of Las Hamacas (UABC-932 [7]) and Agua Caliente [hot spring] (UABC-954 [3]); Arroyo Las Animas (UABC-1360 [54]); Arroyo Santo Tomás [Ejido Ajusco] (UABC-605 [2]), Arroyo Seco [near Colonet] (UABC-317 [56]), Arroyo San Telmo (UABC-169 [61], 312 [315], 471 [26]); mouth of Arroyo Santo Domingo (UABC-166 [1], 310 [9]); Arroyo Santo Domingo at Rancho El Divisadero, UABC-455 [112], 592 [30], 1026 [12]); Arroyo El Rosario [lower part] (UABC-160 [2], 162 [30], 309 [14], 320 [56], 458 [130], 462 [12], 584 [32], 892 [3], 959 [1], 1024 [7], 2094 [13], 2096 [15], 2100 [1], 2109 [1]); Río Colorado at channel tributary of Laguna Salada (USON-174 [1]); Río Hardy at Campo Mosqueda (USON-191 [114]); Río Hardy at Campo Mosqueda [La Cabaña] (USON-204 [1098]); Río Colorado at Ejido Yucumuri [Campo Escondido] (USON-196 [347]; Laguna Salada at Paraíso fishery camp (USON-209 [27]); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-214 [28]). **Baja California Sur:** Ojo de Agua de La Rosita (UANL-2543 [44]); Ojo de Agua de San Bartolo (UANL-2547 [383]); Arroyo La Tinaja near Miraflores (UANL-2553 [49], UABC-751 [88]); Arroyo Boca de la Sierra (UABC-767 [29]); and Presa (dam) Juárez near Todos Santos (UANL-2568 [75]).

Poecilia latipinna

Baja California: Río El Mayor at Campo Sonora (UABC-100 [46], 135 [7], 136 [15]); Río Hardy at Campo Mosqueda (USON-192 [224]); Río Hardy at Campo Mosqueda [La Cabaña] (USON-205 [1941]); Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-197 [13], 953 [57]); Laguna Salada at Paraíso fishery camp (USON-210 [1]); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-215 [1802], 921 [9], 929 [19], 966 [45], 989 [68]).

Xiphophorus hellerii

Baja California Sur: Arroyo San Pedro at San Basilio (UABC-781 [60]) and San Pedro de la Presa (UABC-1320 [67], 1417 [92]); Arroyo San Ignacio at spring (UABC-079 [36], 147 [5], 187 [6], 722 [1], 1305 [6], 1407 [9], 1468 [16], 1500 [123]), El Tizón (UABC-1470 [3], 1535 [4]), Lake Side (UABC-1438 [3], 1498 [1]), bridge of San Ignacio (UABC-1445 [4], 1446 [14]), Poza Larga (UABC-1308 [5], 1315 [6], 1316 [11], 1418 [32], 1448 [31], 1458 [21], 1499 [6], 1504 [2], 2127 [11], 2128 [1]), San Lino (UABC-1526 [3]), Paso Los Pinos (UABC-1476 [1], 2092[1]), and San Sabas (UABC-1505 [20]); and Arroyo San Joaquín at El Sauzal (UABC-1475 [2]).

Xiphophorus maculatus

Baja California Sur: Ojo de Agua de La Rosita at San Antonio (UANL-2544 [82]); Presa Juárez (dam) at Todos Santos (UANL-2570 [36]); Arroyo San Luis (dam) at Misión de San Luis Gonzaga (UABC-768 [74]); Arroyo San Pedro at San Basilio (UABC-782 [108]), Pozo del Iritú (UABC-787 [24]), and Rancho Merecuaco (UABC-794 [19]); and Arroyo Los Dolores at Misión de Santa Dolores (UABC-1461 [7]).

Dorosoma petenense

Baja California: Channel tributary to Laguna Salada (UABC-114 [2], USON-176 [17]); Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-107 [10], 122 [7], 132 [3]); Río Hardy before junction with Río Colorado (UABC-130 [58]); Río El Mayor at Campo Sonora (UABC-085 [26], 133 [9], 134 [6]); Presa Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-1588 [1]); Río Hardy at campo Mosqueda (USON-0194 [40]); Río Hardy at Campo Mosqueda [La Cabaña] (USON-0207 [177]); Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-0203 [119]); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sinaloa (USON-0219 [180]).

Carassius auratus

Baja California Sur: Río Hardy before junction with Río Colorado (UABC-428 [2]); Laguna Salada at Paraíso fishery camp (USON-0211 [1]); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-0217 [1], 951 [51], 965[94]).

Cyprinella lutrensis

Baja California: Río Hardy at Campo Mosqueda (USON-190 [286]; Río Colorado at Ejido Yucumuri [Campo Escondido] (USON-201 [10]; and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-216 [407]).

Cyprinus carpio

Baja California: Channel tributary to Laguna Salada (UABC-117 [8]), Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-222 [1], 108 [1], 414 [2], 951 [2]). **Baja California Sur:** Arroyo San Ignacio at spring (UABC-076 [1], 721 [1], 1361 [1]), bridge of Arroyo San Ignacio (UABC-1449 [2], 1537 [2]), Poza Larga (UABC-1300 [3], 1428 [23], 1506 [11], 1538 [3], 1608 [15]), Los Corralitos (UABC-1453 [2], 1551 [2], 2121 [5]), and San Sabas (UABC-1550 [1]).

Ictalurus punctatus

Baja California: Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-105 [9]); and Presa Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-1050 [3]).

Ameiurus natalis

Baja California: Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-091 [1], 093 [3], 123 [1]).

Pylodictis olivaris

Baja California: Río Colorado downstream of the junction with Río Hardy (UABC-318 ([1])).

Morone saxatilis

Baja California: Cerro Prieto or Solfatara channel (UABC-1318 [5]).

Lepomis gulosus

Baja California: Río Pescadores at Rancho Caimán (UABC-1051 [4]); and Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-104 [2], 412 [1]).

Appendix 1. Continues.

Lepomis cyanellus

Baja California: Arroyo El Descanso (adjacent lagoon, UABC-177 [1]); mouth of Arroyo La Misión (UABC-865 [1]); Arroyo San Antonio de las Minas at Rancho Kodoraki (Ruiz-Campos, pers. obs.), and Rancho La Fortuna (UABC-2051 [25]); Arroyo Cañón de Doña Petra [tributary of Arroyo Guadalupe] at Rancho Madrigal (UABC-1491 [1]); Arroyo Guadalupe at Rancho Tierra Santa [Ejido El Porvenir] (UABC-183 [16], 665 [33]) and Rancho Santa Rosa (UABC-377 [4], 876 [1]); pool at Parque Nacional Constitución 1857 (UABC-1488 [1]); Arroyo Santo Tomás at Ejido Ajusco (UABC-224 [2]) and La Bocana Santo Tomás (UABC-452 [1]); and mouth of Arroyo San Telmo (UABC-311 [6]).

Lepomis macrochirus

Baja California: Cerro Prieto or Solfatara channel (UABC-1319 [1]); Laguna Hanson at Sierra Juárez (UABC-077 [4]); and Presa Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-415 [3], 1280 [2]).

Lepomis microlophus

Baja California: Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-199 [80]).

Micropterus salmoides

Baja California: Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-223 [1], 217 [1], 218 [1]); Presa Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-413 [4], 1279 [1]); Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-198 [2]); irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-968 [4], 991 [1]).

Pomoxis nigromaculatus

Baja California: Laguna Salada at La Playita (UABC-090 [1]); Río Colorado before junction with Río Hardy (UABC-140 [1]); and Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-200 [4]).

Oreochromis aureus

Baja California: Laguna Salada at La Playita (UABC-0830 [1]).

Oreochromis mossambicus

Baja California: Channel tributary to Laguna Salada (USON-75 [145]); Río Hardy at campo Mosqueda (USON-193 [40]); Río Hardy at Campo Mosqueda [La Cabaña] (USON-206 [2988]); Río Colorado at Ejido Yucumuri (USON-202 [114]); Laguna Salada at Paraíso fishery camp (USON-212 [17]); irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-218 [156], 922 [1], 930 [3], 967 [1]).

Tilapia sp. cf. zillii

Baja California: Río El Mayor at Campo Sonora (UABC-109 [17], 119 [1]); Presa Emilio López Zamora [reservoir] (UABC-1037 [1]); Arroyo San Juan de Dios at El Saucito (UABC-1653 [188]); and irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora (USON-990 [7]). **Baja California Sur:** Arroyo Las Pocitas at Rancho El Cantil (UABC-2363 [3]), Arroyo La Soledad at Rancho El Quelele (UABC-2246 [6]); Arroyo San Pedro at San Pedro de La Presa (UABC-1322 [5], 1329 [1], 1423 [224]), San Basilio (UABC-783 [18], 1424 [12]), Pozo del Iritú (UABC-788 [13], 1562 [11], 1573 [16]), Rancho Merecuaco (UABC-792 [4]), Rancho Los Arados (UABC-1572 [16], 1584 [23]), and Rancho Tres Pozas (UABC-795 [3]); Arroyo San Luis at Misión de San Luis Gonzaga (UABC-739 [13], 1571 [15], 1585 [23]), and Rancho Las Cuedas (UABC-744 [3], 750 [5], 1303 [39], 1570 [13], 1587 [17]); Arroyo Bebelamas at Rancho San Antonio de la Montaña (UABC-1310 [60]), Poza Honda [Rancho San Lucas] (UABC-747 [126], 2358 [13]), and Rancho El Frijolito (UABC-748 [1], 2360 [81]); Presa (dam) Higuajil (UABC-741 [18]); Arroyo San Javier at Misión de San (Francisco) Javier (UABC-819 [3], 820 [73], 821 [22], 911 [13], 1545 [92], 2356 [4]); Arroyo Comondú at San Miguel de Comondú (UABC-766 [1]); Arroyo La Purísima Vieja at Paso Hondo (UABC-1546 [39], 1558 [57]); Oasis La Purísima Vieja (UABC-1547 [22], 1557 [5]); Arroyo La Purísima near San Gregorio estuary (UABC-2157 [14]), San Isidro (UABC-728 [2]), El Pilón (UABC-1441 [30], 1482 [3], 1511 [277]), bridge of Carambucho (UABC-1531 [8]), La Purísima (UABC-762 [90], 825 [34]), Carambucho [= Cuba] (UABC-759 [38], 826 [8], 1299 [2], 1528 [2]), Presa (dam) Carambucho (UABC-1302 [15], 1408 [39], 1415 [33], 1440 [15], 1523 [43]), and Ojo de Agua (UABC-1406 [11], 1410 [27], 1412 [7], 1420 [41], 1427 [2], 1429 [10], 1439 [3], 1510 [36]), 1548 [1]); Arroyo San Martín at Rancho La Vinorama [Sierra de Guadalupe] (UABC-738 [1]); Oasis San Ignacio at spring (UABC-942 [10], 1304 [30], 1469 [149], 1495 [127], 2091 [28]), El Tizón (UABC-1442 [78], 1534 [21]), Lake Side (UABC-1459 [86], 1521 [14]), San Ignacio [bridge of] (UABC-1443 [1], 1444 [4]), San Lino (UABC-1525 [18]), Poza Larga (UABC-1494 [1], 1509 [82], 1520 [14], 1581 [11], 2130 [10], 2131 [73], 2132 [25]), Rancho Los Estribos (UABC-1411 [30], 1414 [26]), Lagunita de Roberts (UABC-1519 [19]), Rancho Los Corralitos (UABC-1454 [2], 1455 [30], 1507 [4], 1552 [1], 2085 [63], 2086 [81], 2087 [71]), Rancho Los Pinos (UABC-2084 [44], 2088 [26], 2089 [23], 2090 [51]), and Rancho San Sabas (UABC-1493 [2], 1508 [15], 1522 [4], 1549 [1]).

Appendix 2. Geographical coordinates of the collecting sites for exotic fish species in the Baja California Peninsula, Mexico.

<i>Locality</i>	<i>Geographical coordinates</i>	<i>Code</i>
<i>Baja California</i>		
Arroyo Alamar	32°31'27.5" N, 116°54'46.8" W	AA
Arroyo San Antonio de las Minas at San Antonio de las Minas	31°58'32.2" N, 116°37'55.4" W	AAM
Arroyo Las Ánimas at Ejido Uruapan	31°37'00.0" N, 116°26'00.0" W	AAN
Arroyo Cataviña near of Cataviña	29°43'37.0" N, 114°42'46.9" W	AC-01
Arroyo Cataviña near of Cataviña	29°52'45.8" N, 114°56'59.9" W	AC-02
Arroyo Cañón de Doña Petra at Rancho Madrigal	31°55'20.9" N, 116°36'13.4" W	ACP
Arroyo El Descanso (lagoon)	32°12'16.5" N, 116°54'46.6" W	ADE-01
Mouth of Arroyo El Descanso (= La Posta)	32°12'09.3" N, 116°54'47.8" W	ADE-02
Arroyo Seco near of Colonet	31°05'56.1" N, 116°10'58.9" W	ASE-01
Arroyo Guadalupe at Rancho Tierra Santa (Ejido El Porvenir)	32°05'00.0" N, 116°37'00.0" W	AGU-01
Arroyo Guadalupe at Rancho Korodaki	32°06'15.8" N, 116°27'03.4" W	AGU-02
Arroyo Guadalupe at Rancho Santa Rosa (= El Salto)	32°13'43.9" N, 116°55'21.6" W	AGU-03
Mouth of Arroyo Guadalupe	32°05'32.0" N, 116°52'50.0" W	AGU-04
Arroyo Guadalupe at La Misión	32°05'45.0" N, 116°51'30.0" W	AGU-05
Stream between Piedras Gordas and Las Minas	31°55'46.1" N, 116°27'04.7" W	APG
Mouth of Arroyo El Rosario	30°02'32.5" N, 115°47'15.6" W	ARO-01
Arroyo El Rosario at the Rosario's bridge	30°03'14.9" N, 115°43'32.6" W	ARO-02
Arroyo El Rosario (mouth)	30°03'14.9" N, 115°43'31.2" W	ARO-03
Arroyo El Rosario (mouth)	30°03'14.9" N, 115°47'07.7" W	ARO-04
Arroyo El Rosario (mouth)	30°02'20.7" N, 115°46'06.3" W	ARO-05
Arroyo Santa Gertrudis at Misión de Santa Gertrudis	28°03'2.00" N, 113°05'3.50" W	ASAG-01
Arroyo San Carlos at Balneario Agua Caliente	31°46'0.00" N, 116°31'0.00" W	ASC-01
Arroyo San Carlos at Rancho Las Hamacas	31°47'51.6" N, 116°30'02.4" W	ASC-02
Arroyo Santo Domingo at Rancho El Divisadero	30°46'21.4" N, 115°54'19.5" W	ASD-01
Mouth of Arroyo Santo Domingo near of San Ramón	30°42'53.6" N, 116°02'31.6" W	ASD-02
Stream near Valle de Santa Rosa	32°13'43.9" N, 116°55'21.6" W	ASR
Mouth of Arroyo San Simón near Hotel La Pinta	30°24'24.1" N, 115°54'24.3" W	ASS
Mouth of Arroyo San Telmo near of Punta San Telmo	30°56'29.5" N, 116°14'57.6" W	ASTE-01
Arroyo Santo Tomás at Ejido Ajusco	31°35'00.0" N, 116°28'00.0" W	ASTO-01
Mouth of Arroyo Santo Tomás	31°32'12.9" N, 116°39'28.0" W	ASTO-02
Stream near Valle de las Palmas (SE Tecate)	32°22'42.0" N, 116°36'56.0" W	ATE
Channel Cerro Prieto or Solfatara (= Pacífico)	32°30'0.00" N, 115°27'0.00" W	CCP-01
Irrigation channel between Ejido Nayarit and Ejido Sonora	32°17'41.3" N, 115°15'20.5" W	CENS
Small reservoir at Parque Constitución	32°00'10.8" N, 115°56'50.5" W	CHSJ
Ejido La Misión	32°05'45.0" N, 116°51'30.0" W	EM
Arroyo San Juan de Dios at El Saucito	30°06'51.8" N, 115°21'18.9" W	LASJD
Laguna Hanson (Sierra Juárez)	32°02'00.0" N, 115°54'00.0" W	LH
Channel effluent to Laguna Salada	31°58'0.00" N, 115°13'0.00" W	LSA-01
La Playita, northwestern edge of Laguna Salada	32°31'0.00" N, 115°45'0.00" W	LSA-02
Laguna Salada at Paraíso fishery camp	32°38'0.00" N, 115°39'0.00" W	LSA-03
Ojos Negros (E Ensenada)	31°54'40.9" N, 116°16'19.1" W	ON
Presa Emilio López Zamora (reservoir)	31°54'08.5" N, 116°35'37.8" W	PELZ
Río Colorado before junction with Río Hardy	32°06'0.00" N, 115°13'45.0" W	RC-01
Río Colorado (downstream of the junction with the Río Hardy)	32°02'9.93" N, 115°12'20.4" W	RC-02
Río Colorado at Pongo de Abajo	31°59'47.8" N, 115°03'34.4" W	RC-03
Río Colorado (40 km above the mouth)	32°03'6.30" N, 115°08'53.9" W	RC-04
Río Colorado (S of Morelos reservoir)	32°36'55.7" N, 114°52'52.4" W	RC-05
Río Colorado (downstream of Pongo de Abajo)	31°59'57.0" N, 115°04'18.5" W	RC-06
Río Colorado at San Luis	32°29'33.8" N, 114°48'49.6" W	RC-07
Río Colorado at Ejido Yucumuri (Campo Escondido)	32°05'0.00" N, 115°10'0.00" W	RC-10

Appendix 2. Continues.

Río Colorado at El Tapón	32°02'53.28" N, 115°11'08.9" W	RC-11
Río Hardy before junction with Río Colorado	32°06'0.00" N, 115°14'15.0" W	RH-01
Río Hardy at Meganito (N El Mayor)	32°10'16.8" N, 115°17'2.23" W	RH-02
Río Hardy (S El Mayor)	32°07'28.8" N, 115°15'54.7" W	RH-03
Río Hardy at Campo Mosqueda	32°05'0.00" N, 115°12'0.00" W	RH-05
Río Hardy at Dren-Ayala	32°02'13.15" N, 115°08'15.2" W	RH-06
Río El Mayor at Campo Sonora	32°00'4.00" N, 115°18'0.00" W	RM-01
Río Pescadores at Rancho Caimán	32°13'30.0" N, 115°11'30.0" W	RPE-01
Río Tijuana (E Tijuana)	32°31'19.2" N, 117°00'21.9" W	RTI-01
Dam in Rancho Tierra Santa (Ejido El Porvenir)	32°05'0.00" N, 116°37'0.00" W	RTS
<i>Baja California Sur</i>		
Arroyo Bebelamas at Rancho San Lucas (Poza Honda)	24°57'44.6" N, 111°20'17.9" W	AB-01
Arroyo Bebelamas at Poza de la Caguama (= Rancho San Antonio de la Montaña)	24°57'33.8" N, 111°19'21.1" W	AB-02
Arroyo Bebelamas at Rancho El Frijolito (= El Frijol)	24°57'29.0" N, 111°19'06.0" W	AB-03
Arroyo Boca de Magdalena at San José de Magdalena	27°04'08.7" N, 112°12'07.9" W	ABM-01
Arroyo Boca de Magdalena at San José de Magdalena	27°09'00.0" N, 112°14'00.0" W	ABM-02
Arroyo Boca de la Sierra at San Bernardino canyon	23°23'10.6" N, 109°49'11.7" W	ABS
Arroyo Comondú at San José de Comondú	26°03'32.4" N, 111°49'29.3" W	ACO-01
Arroyo Comondú at San Miguel de Comondú	26°01'57.6" N, 111°49'58.3" W	ACO-02
Arroyo Las Pocitas at Pozas del Vado	24°23'0.00" N, 111°06'0.00" W	AP0-01
Arroyo Las Pocitas at Rancho El Caracol	24°32'0.00" N, 111°01'0.00" W	AP0-02
Arroyo Las Pocitas at Rancho El Cantil	24°35'28.3" N, 110°59'36.1" W	AP0-03
Arroyo La Purísima near San Gregorio estuary	26°9'56.3" N, 112°11'44.9" W	APU-01
Arroyo La Purísima at Carambuche (= Cuba)	26°12'58.6" N, 112°01'12.9" W	APU-02
Arroyo La Purísima at San Isidro	26°12'29.4" N, 112°02'26.6" W	APU-09
Arroyo La Purísima at Ojo de Agua	26°19'24.2" N, 111°59'09.7" W	APU-03
Arroyo La Purísima at La Purísima-San Juanico road	26°09'32.2" N, 112°07'42.2" W	APU-04
Arroyo La Purísima at Presa (dam) Carambuche	26°14'19.8" N, 112°00'03.6" W	APU-05
Arroyo La Purísima at La Purísima	26°10'58.7" N, 112°05'18.5" W	APU-06
Arroyo La Purísima Vieja at Paso Hondo	26°20'08.2" N, 112°09'48.2" W	APU-07
Arroyo La Purísima at El Piloncillo (El Pilón)	26°12'01.9" N, 112°03'55.8" W	APU-08
Arroyo La Purísima Vieja at La Purísima Vieja	26°18'39.9" N, 112°09'43.8" W	APU-10
Stream in Santiago	23°28'17.7" N, 109°43'36.9" W	ASA
Arroyo San Gregorio at Rancho San Gregorio (Sierra San Francisco)	27°40'35.5" N, 113°01'02.8" W	ASG-01
Arroyo San Ignacio at Lake Sade	27°17'56.0" N, 112°53'39.0" W	ASI-01
Arroyo San Ignacio at Los Corralitos	27°13'01.9" N, 112°59'16.9" W	ASI-02
Arroyo San Ignacio at Paso Los Pinos	27°12'37.3" N, 112°09'54.8" W	ASI-03
Arroyo San Ignacio at Poza Larga	27°16'26.1" N, 112°54'46.5" W	ASI-04
Arroyo San Ignacio at bridge of access to the town: San Ignacio	27°17'51.3" N, 112°53'50.8" W	ASI-05
Arroyo San Ignacio (bridge W)	27°17'52.5" N, 112°53'49.6" W	ASI-06
Arroyo San Ignacio at San Lino	27°17'52.1" N, 112°54'17.6" W	ASISL
Arroyo San Ignacio at El Tizón	27°17'53.2" N, 112°53'12.3" W	ASI-07
Arroyo San Ignacio at Rancho Los Estribos	27°15'40.2" N, 112°55'40.9" W	ASI-08
Arroyo San Ignacio at San Sabas	27°11'51.8" N, 113°00'09.3" W	ASI-09
Arroyo San Ignacio at San Zacarías	27°08'0.00" N, 112°54'0.00" W	ASI-10
Oasis San Ignacio at spring	27°17'48.3" N, 112°52'55.1" W	ASI-12
Oasis San Ignacio (dam)	27°18'0.00" N, 112°53'0.00" W	ASI-13
Arroyo San Ignacio at Laguna Roberts	27°14'43.6" N, 112°57'31.6" W	ASI-14
Arroyo San Javier at Misión de San (Francisco) Javier	25°52'07.0" N, 111°32'49.0" W	ASJ-01
Oasis San Javier at San Javier	25°52'1.20" N, 111°32'43.0" W	ASJ-02
Stream (Ojo de Agua) at San José del Cabo	23°03'32.0" N, 109°41'28.8" W	ASJC
Arroyo San Joaquín at San Joaquín	27°11'0.00" N, 112°51'0.00" W	ASJO-01
Arroyo San Joaquín at El Sauzal	27°10'0.00" N, 112°52'0.00" W	ASJO-02
Arroyo San Joaquín at San Zacarías	27°08'0.00" N, 112°54'0.00" W	ASJO-03

Appendix 2. Continues.

Arroyo San Luis at Misión de San Luis Gonzaga	24°54'34.8" N, 111°17'21.5" W	ASLU-01
Arroyo San Luis at Presa Higuajil (dam)	24°58'22.7" N, 111°23'37.2" W	ASLU-02
Arroyo San Luis at Rancho Las Cuedas	24°53'59.4" N, 111°14'58.7" W	ASLU-04
Arroyo San Martín at Rancho La Vinorama	26°38'14.0" N, 112°17'27.0" W	ASMA-01
Arroyo La Soledad at El Quelele	24°48'37.5" N, 110°50'32.5" W	ASO
Arroyo San Pedro at San Basilio	24°50'13.1" N, 111°04'37.4" W	ASPE-01
Arroyo San Pedro at Pozo del Iritú (=Rancho Encinas)	24°46'55.0" N, 111°09'02.4" W	ASPE-02
Arroyo San Pedro at Rancho Los Arados	24°47'06.5" N, 111°11'07.2" W	ASPE-03
Arroyo San Pedro at Rancho Merecuaco	24°48'25.2" N, 111°09'03.6" W	ASPE-04
Arroyo San Pedro at Rancho Tres Pozas	24°48'58.1" N, 111°07'33.0" W	ASPE-05
Arroyo San Pedro at San Pedro de la Presa	24°51'0.00" N, 110°59'0.00" W	ASPE-06
Arroyo San Pedro at Rancho El Caporal	24°49'47.5" N, 111°13'09.5" W	ASPE-07
Arroyo La Tinaja (= El Aguajito) near Miraflores	23°21'59.4" N, 109°45'19.2" W	ATI
Arroyo La Zorra near Rancho Las Parras	25°57'20.2" N, 111°31'06.8" W	AZO
Arroyo Los Dolores at Misión Santa Dolores	25°04'27.1" N, 110°51'40.1" W	MSD
Ojo de Agua de la Rosita at San Antonio	23°48'20.1" N, 110°03'41.0" W	OARO
Ojo de Agua de San Bartolo	23°44'11.0" N, 109°50'25.0" W	OASB
Presa Juárez (dam) near Todos Santos	23°32'44.4" N, 110°08'44.1" W	PJU
Río Mulegé between the bridge and the mouth	26°53-54'0.0" N, 111°57-58'0.0" W	RMU-01



Vertebrados terrestres registrados mediante foto-trampeo en arroyos estacionales y cañadas con agua superficial en un hábitat semiárido de Baja California Sur, México

Terrestrial vertebrates recorded by camera traps in areas with seasonal streams and creeks of superficial waters in a semiarid habitat of Baja California Sur, Mexico

Erika Mesa-Zavala, Sergio Álvarez-Cárdenas[✉], Patricia Galina-Tessaro, Enrique Troyo-Diéguez e Israel Guerrero-Cárdenas

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. Apartado postal 128, 23090 La Paz, Baja California Sur, México.

[✉] salvarez04@cibnor.mx

Resumen. Los cuerpos de agua superficial (CAS) permanentes o efímeros (pozas, tinajas, escurrimientos, etc.) que se encuentran en depresiones del terreno, como arroyos y cañadas, son soporte fundamental para el ecosistema en zonas áridas. Mediante el uso de cámaras-trampa, en este estudio se identifican especies de vertebrados terrestres silvestres presentes en 4 sitios con agua superficial, en el extremo sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur, y se analiza el uso de los CAS por las especies en los periodos de actividad. En cada sitio se caracterizó el hábitat (topografía, vegetación y agua). Los 4 sitios mostraron diferencias en sus características ambientales. Se identificaron 41 especies de vertebrados terrestres (3 reptiles, 31 aves y 7 mamíferos). Se encontraron también varias especies de murciélagos que no fueron identificadas. La riqueza de especies y frecuencia de visita fue diferente en cada sitio. Con excepción de 3 especies de mamíferos, el horario de actividad fue similar en los 4 sitios. La presente investigación aporta información sobre la importancia de los CAS en zonas semiáridas, describiendo el hábitat, las especies y su comportamiento, elementos básicos para la conservación y manejo de los recursos naturales.

Palabras clave: fauna, riqueza específica, cuerpos de agua superficial, sierra El Mechudo.

Abstract. Permanent or ephemeral water ponds (puddles, catchments, drains, and so on) located on ground depressions, such as streams and creeks, are a fundamental support for ecosystems in dry areas. This study identified the species of native terrestrial vertebrates in 4 sites in the southernmost part of the Sierra El Mechudo, B.C.S., including how such species use these bodies of water based on the periods of species activity. Habitats were characterized in 4 sites (topography, vegetation, and water sources); camera-traps were placed around water ponds from March to October 2007. The 4 sites differed in their environmental characteristics. Overall, there were 41 species of terrestrial vertebrates (3 reptiles, 31 birds, and 7 mammals), with several unidentified species of bats that were also found. Specific richness and visit (record) frequency were also different at each site. Species activity schedule was similar in the 4 sites with the exception of 3 species of mammals. This study provides important information of superficial water in semiarid areas, including description of habitat, species, and their behavior, which are basic elements for conservation and management of natural resources.

Key words: fauna, species richness, superficial water bodies, Sierra El Mechudo.

Introducción

En México, las zonas áridas abarcan la mayor parte del Altiplano Mexicano, la planicie costera de Sonora y la península de Baja California (Rzedowski, 1978; MacMahon, 1979; Briones, 1994). El patrón hidrológico-ambiental que predomina y caracteriza los desiertos es la escasez de agua, recurso que puede variar de manera espacial y tem-

poral (Whitford, 2002; Rosenstock et al., 2005). El recurso hídrico constituye un factor limitante para las poblaciones de fauna silvestre en los ambientes desérticos (Broyles, 1995; Rosenstock et al., 2005). De esta manera, los cuerpos de agua superficial (CAS), permanentes o efímeros (pozas, tinajas, lloraderos etc.), afectan la distribución y abundancia de plantas y animales, aún cuando numerosas especies de vertebrados terrestres tienen la capacidad de obtener agua de diferentes maneras, ya sea bebiéndola directamente, ingiriéndola en su alimento o por oxidación del material alimenticio (Nagy, 1975; Turner y Weaver,

1980; Broyles y Cutler, 1999; Krausman et al., 2006). Por consiguiente, el agua constituye uno de los principales factores que determinan la presencia y el uso de hábitat de las especies (Shmida et al., 1986; Broyles, 1995; Rosenstock et al., 2005), en particular cuando está restringido o limitado para algunas especies, como *Odocoileus hemionus* y *Ovis canadensis* (Jaramillo-Monroy et al., 1991; Turner et al., 2004; Marshal et al., 2006).

Se han realizado diversos estudios de hábitat, conductuales y fisiológicos sobre fauna que habita en zonas áridas, relacionados con el agua superficial; así, Krausman et al. (2006) recopilaron varios trabajos vinculados al uso de los CAS por la fauna, encontrando que los atributos del hábitat que rodean las fuentes de agua, como la cobertura vegetal, la calidad del forraje, la topografía y la distancia entre las fuentes de agua afectan el uso de los mismos. Como parte de un estudio sobre *O. canadensis* y su hábitat, el presente trabajo surge con la finalidad de registrar las especies de vertebrados terrestres presentes en 4 sitios con CAS, permanentes o temporales del extremo sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur, así como del uso de estos cuerpos, con base en los periodos de actividad de las especies, registradas mediante cámaras-trampa.

Materiales y métodos

Área de estudio. La presente investigación se realizó en 4 sitios ubicados en el extremo sur de la sierra El Mechudo, en Baja California Sur, México, entre las coordenadas 24°16'-24°32' N, 110°38'-110°50' O (Fig. 1). La sierra está formada por diferentes cadenas montañosas paralelas a la costa, cuyas laderas orientales son pronunciadas y dirigidas hacia el golfo de California formando numerosos cañones, acantilados y lechos de arroyos, mientras que las laderas occidentales descienden gradualmente hacia el océano Pacífico. La elevación promedio de esta sierra es de 550 m snm y la máxima de 1 070 m snm en el cerro El Mechudo (Álvarez-Cárdenas et al., 2001).

El clima es seco, con temperatura media anual mayor de 22°C, régimen de lluvias de verano, porcentaje de lluvia invernal de 5 a 10.2% del total anual (García, 1973) y periodos sin precipitación que pueden durar varios años (León de la Luz et al., 2008). Con base en la información de la estación meteorológica Alfredo V. Bonfil (la más cercana al área de estudio), en la figura 2 se muestra el diagrama de temperatura media y precipitación total. La temperatura media anual es de 23.7°C, la media máxima de 29.4°C y la mínima media de 18.0°C. La precipitación anual promedio es de 140 mm y se presenta en 2 periodos; el más intenso en agosto y septiembre (incidencia de huracanes), el otro, en diciembre y enero, corresponde a la lluvia invernal. La

temporada seca es de marzo a junio (Fig. 2).

En la sierra El Mechudo, el agua libre se encuentra en diferentes tipos de CAS, incluyendo depresiones, tinajas, ojos de agua, oquedades entre las rocas y en arroyos intermitentes en un número importante de cañones y cañadas que cruzan la sierra hacia el golfo de California. Algunos de los CAS pueden permanecer todo el año (Álvarez-Cárdenas et al., 2001; León de la Luz et al., 2008); sin embargo, no existe estimación del número ni datos sobre su ubicación. El matorral sarcocaulé es la vegetación dominante, se caracteriza por leguminosas, suculentas y semisuculentas. En arroyos, cañadas o fondos de cañón, la vegetación xero-riparia aparece en forma esporádica (León de la Luz et al., 2008); en algunos de ellos destaca la presencia de palmares.

Caracterización del hábitat. En 4 localidades, La Cañada Norte, El Saucito, El Camarón y El Sauzoso, se registró la topoforma (cañón, cañada y arroyo), la altura e inclinación de sus laderas, distancia entre las laderas (amplitud) y elevación. La caracterización de la vegetación riparia se realizó por medio de transectos de dimensiones fijas de 50 metros de largo por 10 de ancho, distribuidos a lo largo de estos sitios; el número de transectos realizados dependió del área de cada sitio. En cada transecto se identificaron las especies vegetales y el número de individuos de cada una; se midió la altura y la cobertura del dosel (ancho y largo) de cada individuo.

Para establecer la cantidad de agua disponible se determinó el volumen de todos los CAS en cada sitio, considerando el largo, ancho y profundidad media.

Presencia de vertebrados. Los registros de anfibios, reptiles, aves y mamíferos silvestres se realizaron de marzo a octubre de 2007, utilizando cámaras-trampa automáticas (cámaras digitales con sensor infrarrojo de movimiento, marca Moultrie, con resolución de imagen de 2.1 MP). Cada cámara-trampa fue programada para tomar 2 fotografías por cada detección, con intervalo de 60 segundos. Cada mes se colocaron 5 cámaras-trampa durante una semana en cada una de las 4 áreas, ubicándolas en sitios con agua disponible, los cuales fueron seleccionados por la visibilidad y seguridad de las cámaras-trampa, de manera que abarcaran los sitios de probable acceso de los animales; en ningún caso fueron cebadas las cámaras-trampa con alimento o atrayentes de olor.

Para determinar el esfuerzo de muestreo se cuantificaron las cámaras-trampa activas por día, y el número de fotografías con fauna presente en cada sitio. La frecuencia de visita de cada especie se consideró como el número de organismos que se presentaron en las fotografías durante el mismo lapso. Se registró el número de CAS en los que se presentó cada especie por día, diferenciando las especies más comunes o registradas en mayor cantidad de CAS y

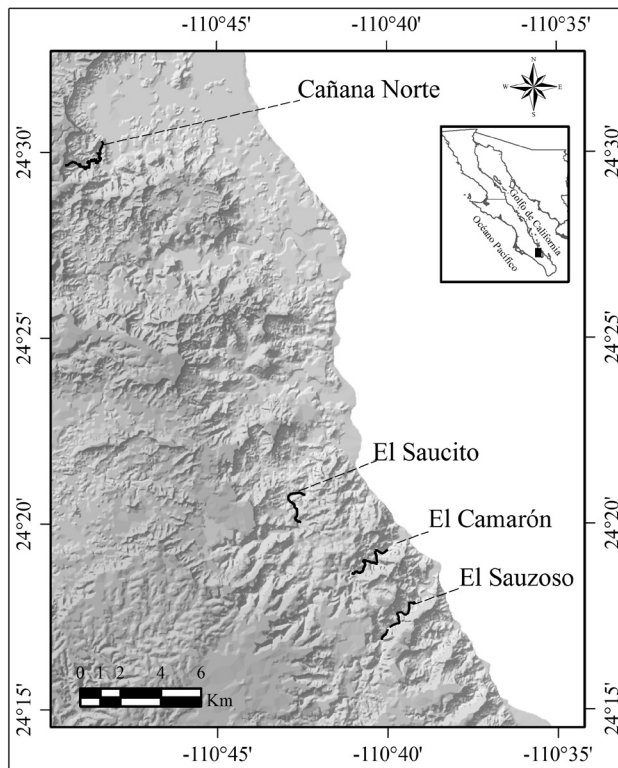


Figura 1. Ubicación de los sitios estudiados: Cañana Norte, El Saucito, El Camarón y El Sauzoso, en el sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur.

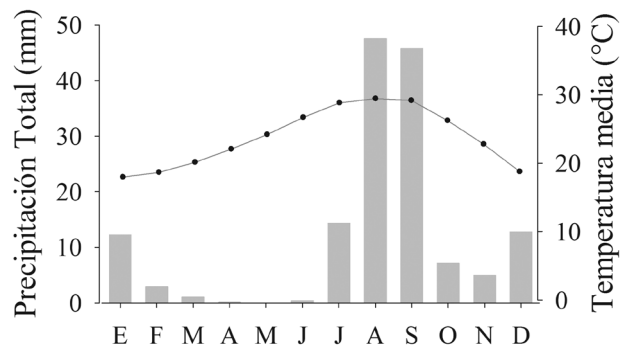


Figura 2. Diagrama de precipitación total (barra gris) y temperatura media (punto negro) (1980-2007) para el sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur.

las especies menos comunes o con escasos registros en los CAS.

Uso de cuerpos de agua superficial. El uso de los CAS se evaluó en función de los horarios de actividad de cada especie. Se consideraron (a) diurnas, las fotografías con luz de día, sin el flash activado y (b) nocturnas, las tomadas en completa oscuridad, con el flash activo. En el caso de las especies que se presentaron tanto en el día como en la noche se obtuvo la proporción de cada horario.

Para examinar la separación de las especies respecto al horario de actividad y la frecuencia de visita se aplicó el análisis de componentes principales (ACP) (STATISTICA 8.0, Statsoft Inc, Tulsa, Oklahoma). Los componentes principales que resultan con eigenvalores mayores a 1.0 se consideraron estadísticamente significativos (Kaiser, 1960).

Resultados

Caracterización del hábitat. El área muestreada para caracterizar la topografía y la vegetación en cada sitio varió de acuerdo con el tamaño del mismo; en El Camarón fue de 3 000 m², en El Sauzoso y El Saucito fue de 2 000 m² y en la Cañana Norte de 1 000 m².

a) El Sauzoso (24°17' N, 110°40' O) es un arroyo amplio, cuya ladera oriental presenta una pared vertical de aproximadamente 40 m, en tanto que la ladera opuesta presenta pendientes menores a 45°. La amplitud máxima del arroyo es de 60 m y la elevación de los CAS muestreados varía de 51 a 65 m snm. Se identificaron 27 especies vegetales, con una abundancia total de 152 individuos, una densidad de 0.076 ind/m², cobertura del dosel de 34.40% y altura promedio de 1.69 m. La especie dominante fue el mezquite *Prosopis articulata*, y la asociación principal *P. articulata*-binorama *Acacia farnesiana*.

b) El Camarón (24°19' N, 110°40' O) tiene características de arroyo y cañón con laderas orientadas este-oeste; la distancia entre las paredes, que no son muy elevadas, es de 30 a 50 m y se va estrechando hacia el fondo hasta perderse en un cerro rocoso. En varias partes presenta fracturas topográficas (vínculo con diferentes cañadas y cerros). Tiene una variación de 44 a 49 m snm entre los CAS localizados. Se encontraron 33 especies de plantas con una abundancia de 152 individuos, densidad de 0.050 ind/m², cobertura de 35.23% y altura promedio de 2.64 m, lo que evidencia la mayor altura promedio de la vegetación de los 4 sitios. En este arroyo se encontró la principal asociación de palo blanco-palo santo, *Lysiloma candida*-*Viscainoa geniculata*, en la cual domina la primera especie. A lo largo del cañón se distribuyen 3 palmares de *Washingtonia robusta*.

c) El Saucito (24°20' N, 110°42' O) presenta características topográficas entre arroyo y cañón con paredes pronunciadas y orientación este-oeste que varían entre 20 y 60 m de altura; la separación entre las paredes es de 25 a 35 m, con elevación mínima de 59 m snm y máxima de 107 m snm, entre los sitios de muestreo. En El Saucito se identificó la mayor riqueza específica y abundancia de los 4 sitios, con 46 especies y 234 individuos respectivamente; presentó una densidad de 0.117 ind/m², 38.04% de cobertura y altura promedio de 1.90 m. La especie dominante fue *L. candida*, que

mostró asociación con el teso, *Acacia greggii*. Se detectaron algunos individuos de palmera *W. robusta*.

d) La Cañada Norte (24°29' N, 110°48' O) tiene propiedades físicas similares a un fondo de cañón; en una ladera presenta paredes con altura aproximada de 40 m, mientras que la otra tiene inclinación mayor de 45 grados; el ancho máximo es alrededor de 10 m; la elevación difiere entre 50 y 81 m snm. Esta cañada es el menor de los 4 sitios, con una riqueza específica de 19 y una abundancia total de 204 individuos; sin embargo, de los 4 sitios es el que presentó la mayor densidad y cobertura con 0.204 ind/m² y 83.28% respectivamente, y 2.27 m de altura promedio. En este sitio, la especie dominante fue el incienso, *Encelia farinosa*, asociada con la jojoba, *Simmondsia chinensis*.

La cantidad aproximada de agua superficial dentro de cada sistema varió notoriamente entre los sitios. El Sauzoso (619.17 m³) fue el que mayor volumen de agua tuvo, seguido de El Camarón (55.79 m³), El Saucito (50.62 m³) y la Cañada Norte (0.32 m³).

Presencia de vertebrados. El registro de fauna en el área de estudio se realizó en un total de 338 días/cámara, variando el número de cámaras activas por sitio y el tiempo de permanencia, ello a consecuencia de dificultades técnicas en el uso de los equipos y a cambios en las condiciones climáticas. Los días de uso de equipo para cada sitio fueron: El Sauzoso 77, El Camarón 83, El Saucito 107 y la Cañada Norte 71 días/cámara. El número de fotografías con animales presentes varió también entre los sitios: El Sauzoso 925, El Camarón 770, El Saucito 458 y la Cañada Norte 89 (Fig. 3).

La riqueza de especies registradas mediante el uso de las cámaras-trampa fue de 41 (3 reptiles, 31 aves y 7 mamíferos, pertenecientes a 2, 22 y 6 familias, respectivamente; por la dificultad para identificarlas en las fotografías, todas las especies de murciélagos se consideraron como un grupo). De las especies registradas en el presente estudio, 4 se encuentran listadas en la Norma Oficial Mexicana-059 (SEMARNAT, 2010). En la categoría de amenazadas (A), están *Callisaurus draconoides*, *Taxidea taxus* y *Urosaurus nigricaudus* y en la de protección especial (Pr), *O. canadensis*. En el Cuadro 1 se observa la riqueza de especies en cada sitio de acuerdo

con cada grupo taxonómico, así como la frecuencia de visita, lo cual muestra que las aves y mamíferos fueron los grupos mejor representados. La Cañada Norte es el sitio que presentó menor riqueza de especies y frecuencia de visita, mientras que El Camarón presentó la mayor riqueza específica y frecuencia de visita.

En la figura 4 se muestra el número de CAS en los que fue registrada cada especie. Se observa que hubo numerosas especies registradas 1 o 2 veces (16 y 9 especies, respectivamente), las cuales se consideraron como poco comunes durante este estudio. Por otra parte, las 6 especies más comunes se registraron en más de 10 CAS. Las especies que se registraron en mayor número de CAS fueron los murciélagos (39), *Cathartes aura* (14), *Carpodacus mexicanus* (13), *Canis latrans* (13), *Zenaida asiatica* (12) y *O. canadensis* (11). En el Cuadro 2 se listan las especies registradas en cada sitio.

En El Sauzoso, las especies más frecuentes de cada grupo taxonómico fueron *C. draconoides* (45 eventos), *Callipepla californica* (22) y los murciélagos (73). En El Camarón, la mayor frecuencia fue de *C. draconoides* (34), *C. mexicanus* (35) y los murciélagos (82). En El Saucito, la mayor frecuencia se dio en el grupo de las aves con *C. aura* (67) y en el de los mamíferos con *Procyon lotor* (13) y los murciélagos (13). En la Cañada Norte tuvieron mayor frecuencia *Columbina passerina* (18) y *O. canadensis* (8). El Sauzoso fue el único sitio con registro de *Aspidoscelis tigris*, *Actitis macularia*, *C. californica*, *Chordeiles acutipennis*, *Pheucticus melanocephalus*, *Lynx rufus* y *T. taxus* (Cuadro 2).

En El Camarón se registró con exclusividad *U. nigricaudus*, *Bubo virginianus*, *Campylorhynchus brunneicapillus*, *Picoides scalaris*, *Poliophtila caerulea* y *Tachycineta thalassina* (Cuadro 2). El Saucito fue el único sitio donde se registró *Buteo jamaicensis*, *Falco sparverius*, *Megasceryle alcyon* y *Poliophtila californica* (Cuadro 2). En la Cañada Norte, la única especie presente fue *Ammospermophilus leucurus*, que no se registró en otros sitios (Cuadro 2).

Uso de cuerpos de agua superficial. Durante este estudio se registraron 35 especies activas en el horario diurno, 4 en el nocturno (contabilizando los murciélagos como

Cuadro 1. Riqueza específica y frecuencia de visita (entre paréntesis) de los grupos taxonómicos de vertebrados terrestres registrados por medio de cámaras-trampa en los cuerpos de agua superficial en el sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur

Sitio	Reptiles	Aves	Mamíferos	Total
El Sauzoso	2 (46)	17 (94)	7 (91)	26 (231)
El Camarón	2 (35)	22 (163)	5 (126)	29 (324)
El Saucito	1 (9)	16 (156)	4 (39)	21 (204)
Cañada Norte	1 (1)	3 (24)	3 (14)	7 (39)
Total	3 (91)	31 (437)	8 (270)	42 (798)



Figura 3. Fotografías de especies registradas por cámaras-trampa. De izquierda a derecha, borrego cimarrón, *Ovis canadensis*; tejón, *Taxidea taxus*; gato montés, *Lynx rufus*; mapache, *Procyon lotor*; coyote, *Canis latrans*; murciélago, aura, *Cathartes aura*; gorrión, *Carpodacus mexicanus*; paloma de alas blancas, *Zenaida asiatica*.

una especie) y 3 activas tanto en el día como en la noche (Cuadro 2). Las 3 especies de reptiles se registraron con actividad diurna. De las aves, en el horario diurno se presentaron 28 especies y 3 en el nocturno (que generalmente son de hábitos crepusculares-nocturnos). De los mamíferos, 4 especies estuvieron activas en el horario diurno, 3 se presentaron tanto en el día como en la noche y los murciélagos en el horario nocturno.

La proporción de cada una de las especies que se encontraron activas en los CAS tanto en el día como en la noche y el sitio donde se presentaron se especifican en el Cuadro 3. Se observa que *C. latrans* estuvo presente en mayor proporción durante el día en todos los sitios, opuesto a lo que sucede con *P. lotor*, que presentó mayor actividad en la noche, en los 3 sitios donde se registró. En el caso de *Urocyon cinereoargenteus*, su actividad en El Sauzoso sólo se

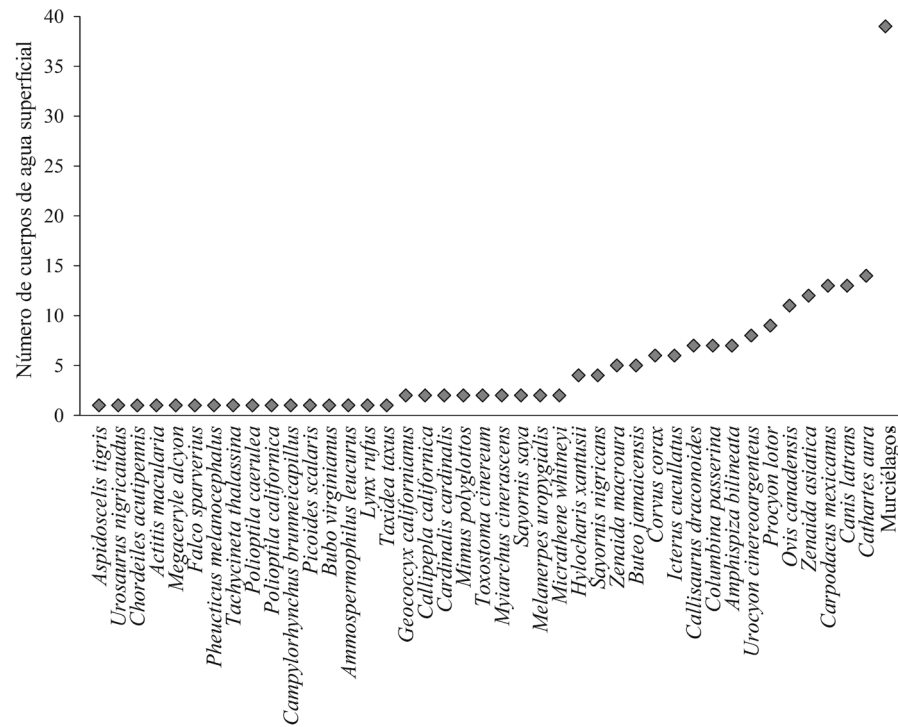


Figura 4. Número de cuerpos de agua superficial en los que se registró cada especie durante el tiempo de estudio, en el sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur.

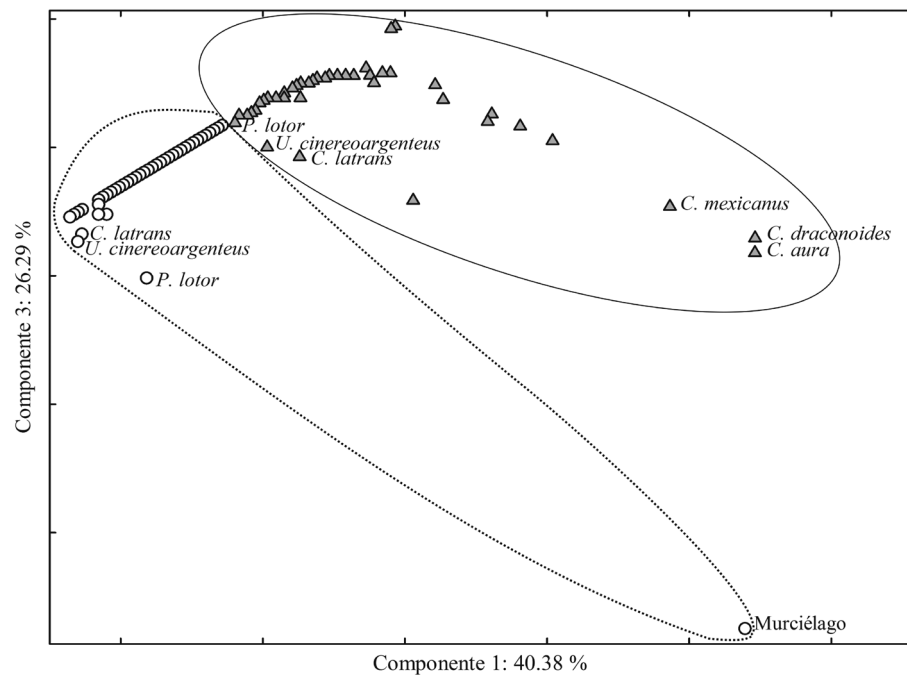


Figura 5. Proyección de los casos del componente 1 y el componente 3 del análisis de componentes principales de las variables: especies, horario de actividad y frecuencia de visita a los cuerpos de agua superficial en la sierra El Mechudo, Baja California Sur. Grupo de especies con principal horario de actividad diurno (triángulo), grupo de especies con principal horario de actividad nocturno (círculo).

Cuadro 2. Frecuencia de especies de vertebrados terrestres registrados por medio de cámaras-trampa en los cuerpos de agua superficial en 4 sitios del sur de la sierra El Mechudo, Baja California Sur, México

Grupo taxonómico	Nombre científico	Nombre común	Frecuencia de visita				Horario de actividad
			El Sauzoso	El Camarón	El Saucito	Cañada norte	
Re	<i>Aspidoscelis tigris</i>	Huico	1	0	0	0	D
Re	<i>Callisaurus draconoides</i>	Lagartija arenera	45	34	9	1	D
Re	<i>Urosaurus nigricaudus</i>	Lagartija de árbol	0	1	0	0	D
Av	<i>Hylocharis xantusii</i>	Colibrí de Xantus	0	3	3	0	D
Av	<i>Chordeiles acutipennis</i>	Tapacamínos	4	0	0	0	N
Av	<i>Actitis macularia</i>	Playerito manchado	1	0	0	0	D
Av	<i>Cathartes aura</i>	Aura	3	22	67	0	D
Av	<i>Columbina passerina</i>	Tortolita	3	11	0	18	D
Av	<i>Zenaida asiatica</i>	Paloma alas blancas	16	20	4	4	D
Av	<i>Zenaida macroura</i>	Paloma huilota	1	8	1	0	D
Av	<i>Megasceryle alcyon</i>	Martín pescador	0	0	1	0	D
Av	<i>Geococcyx californianus</i>	Correcaminos	1	0	0	2	D
Av	<i>Buteo jamaicensis</i>	Gavilán cola roja	0	0	6	0	D
Av	<i>Falco sparverius</i>	Cernícalo americano	0	0	1	0	D
Av	<i>Callipepla californica</i>	Codorniz	22	0	0	0	D
Av	<i>Cardinalis cardinalis</i>	Cardenal	1	1	0	0	D
Av	<i>Pheucticus melanocephalus</i>	Picogordo	4	0	0	0	D
Av	<i>Corvus corax</i>	Cuervo	2	23	12	0	D
Av	<i>Amphispiza bilineata</i>	Gorrión garganta negra	14	9	8	0	D
Av	<i>Carpodacus mexicanus</i>	Gorrión	2	35	35	0	D
Av	<i>Tachycineta thalassina</i>	Golondrina verdemar	0	2	0	0	D
Av	<i>Icterus cucullatus</i>	Calandria	2	9	7	0	D
Av	<i>Mimus polyglottos</i>	Cenzontle	2	1	0	0	D
Av	<i>Toxostoma cinereum</i>	Cuitlacoche peninsular	8	1	0	0	D
Av	<i>Poliophtila caerulea</i>	Perlita azulgris	0	2	0	0	D
Av	<i>Poliophtila californica</i>	Perlita californiana	0	0	1	0	D
Av	<i>Campylorhynchus brunneicapillus</i>	Matraca del desierto	0	4	0	0	D
Av	<i>Myiarchus cinerascens</i>	Papamoscas cenizo	8	2	0	0	D
Av	<i>Sayornis nigricans</i>	Papamoscas negro	0	2	3	0	D
Av	<i>Sayornis saya</i>	Mosquero llanero	0	1	1	0	D
Av	<i>Melanerpes uropygialis</i>	Carpintero del desierto	0	4	4	0	D
Av	<i>Picoides scalaris</i>	Carpintero mexicano	0	1	0	0	D
Av	<i>Bubo virginianus</i>	Búho cornudo	0	1	0	0	N
Av	<i>Micrathene whitneyi</i>	Tecolote enano	0	1	2	0	N
Ma	<i>Ammospermophilus leucurus</i>	Juancito	0	0	0	1	D
Ma	<i>Ovis canadensis</i>	Borrego cimarrón	1	30	0	8	D
Ma	<i>Canis latrans</i>	Coyote	7	3	11	0	D-N
Ma	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	Zorra	1	8	2	5	D-N
Ma	<i>Lynx rufus</i>	Gato montés	1	0	0	0	D
Ma	<i>Taxidea taxus</i>	Tejón	1	0	0	0	D
Ma	<i>Procyon lotor</i>	Mapache	7	3	13	0	D-N
Ma	Murciélagos	Murciélagos	73	82	13	0	N

Re, Reptilia; Av, Ave; Ma, Mammalia; D, registro diurno; N, registro nocturno.

Cuadro 3. Proporción del horario de actividad de las especies diurnas-nocturnas registradas por medio de cámaras-trampa en los cuerpos de agua superficial en la sierra El Mechudo, Baja California Sur, México

Sitio	<i>Canis latrans</i>		<i>Procyon lotor</i>		<i>Urocyon cinereoargenteus</i>	
	D	N	D	N	D	N
El Sauzoso	0.9	0.1	0	1.0	0	1.0
El Camarón	0.7	0.3	0.3	0.7	0.6	0.4
El Saucito	0.7	0.3	0	1.0	0.5	0.5
Cañada Norte	--	--	--	--	0.8	0.2

D, registro diurno; N, registro nocturno.

Cuadro 4. Peso de los componentes principales para cada variable (especie, horario de actividad, frecuencia de visita) registrada en los cuerpos de agua superficial en la Sierra El Mechudo, Baja California Sur, Mexico

	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Especie	-0.002401	-0.998610	-0.052646
Horario de actividad	0.995768	0.002450	-0.091870
Frecuencia de visita	-0.092272	0.053333	0.994305

registró en la noche, en El Camarón y Cañada Norte realizó más visitas durante el día que en la noche y en El Saucito se registró en la misma proporción en el día y en la noche.

Mediante la aplicación del método ACP se obtuvieron 3 componentes principales; en el componente 1 la variable con mayor peso fue el horario de actividad; en el componente 2, la especie y en el componente 3, la frecuencia de visita a los CAS (Cuadro 4). Los eigenvalores de los componentes 1, 2 y 3 fueron 1.21, 1.00 y 0.79, en tanto que sus varianzas fueron 40.38, 33.33 y 26.29% respectivamente. Los componentes principales que son útiles son el 1 y 2, debido a que son estadísticamente significativos (eigenvalor mayor a 1.0). Sin embargo, se graficó la dispersión de las especies con el componente 1 y el componente 3, los cuales tienen mayor peso en las variables de horario de actividad y frecuencia de visita; ambos componentes explican el 66.67% de la varianza total.

La representación gráfica del ACP manifestó la conformación de 2 grupos que corresponden a las especies diurnas y las nocturnas (Fig. 5). Se observa que las especies con mayor frecuencia de visita, tanto de actividad diurna (*C. aura*, *C. draconoides* y *C. mexicanus*) como nocturna (grupo de murciélagos), se separan más de los grupos principales. Respecto a las especies que se registraron con actividad diurna y nocturna se encontró que *C. latrans* y *U. cinereoargenteus* tienden a alejarse más del grupo central diurno que del nocturno, indicando que es mayor su actividad diurna que la nocturna. Por otra parte, *P. lotor* muestra una mayor dispersión del punto central

del grupo nocturno que del diurno, destacando su horario de actividad nocturno.

Discusión

Cada sitio seleccionado fue diferente en sus características topográficas, lo que genera diferencias en los atributos de la vegetación. El Saucito, con una topografía parecida a un cañón, presenta mayor número de individuos y riqueza de especies vegetales; asimismo, en la Cañada Norte, con características de fondo de cañón, se encontró un alto número de individuos y mayor densidad, por lo que puede considerarse que ese tipo de topografía induce a una mayor abundancia en plantas.

Durante el periodo de estudio, las evidencias visuales en los 4 sitios indicaron que el abastecimiento de agua subterránea fue constante; sin embargo, por medio de los registros fotográficos se verificó que la cantidad de agua aportada varió en el transcurso del día.

La cantidad de agua acumulada en los sitios mostró una alta fluctuación debido a las variaciones diarias y principalmente a los eventos climáticos extremos, como fue el caso del paso de los huracanes Henriette e Ivo por Baja California Sur, en septiembre de 2007. El arrastre de arena, rocas y vegetación, exacerbado por los volúmenes de agua y escurrimientos originados por dichos fenómenos, creó nuevos CAS y otros desaparecieron, o bien, modificaron su forma o cantidad de agua acumulada.

Los arroyos y cañones estudiados son relevantes por las características microambientales que presentan y por la acumulación de agua, que en las zonas áridas es un elemento sumamente importante, entre otros aspectos, porque influye en la distribución de especies animales (Jaramillo-Monroy et al., 1991; Turner et al., 2004).

De las 41 especies y el grupo de los murciélagos registrados en los CAS, el 59.5% fueron especies que visitaron 1 o 2 CAS, el 26.2% visitaron entre 3 y 9 CAS, y el 14.3% fueron especies que comúnmente usan diferentes CAS, dentro de éstas se encuentran especies de aves y mamíferos.

Los anfibios se caracterizan por estar estrechamente asociados al agua debido a sus adaptaciones biológicas; no obstante, durante este estudio estos organismos no se

registraron por medio de cámaras-trampa. De las 3 especies nativas registradas para la región (Grismer, 2002), se han observado directamente en los 4 sitios a *Anaxyrus punctatus* y en El Saucito a *Pseudacris hypochondriaca*. De igual manera, por observación directa, en El Sauzoso se ha registrado *Lithobates* sp., una de las especies introducidas en la península de Baja California (Grismer, 2002).

Para la zona de estudio están registradas en la literatura 29 especies de reptiles (Grismer, 2002), un buen número de las cuales por observaciones directas; sin embargo, con el método utilizado en este estudio, sólo se registraron 3 especies; 2 en un solo caso: *A. tigris* y *U. nigricaudus*. El sitio donde se registraron más individuos del grupo de los reptiles fue El Sauzoso, cuyas características topográficas son de arroyo abierto, lo cual, dadas las necesidades ectotérmicas de los reptiles, hace predecible su encuentro ahí con mayor frecuencia, particularmente de las especies que prefieren sustrato arenoso. Lo anterior se confirma por la mayoría de registros en los espacios abiertos de los 4 sitios muestreados de *C. draconoides*, especie encontrada con frecuencia, asoleándose o forrajeando en este tipo de sustrato.

En comparación con los otros grupos taxonómicos, el de las aves fue el que mayor número de especies presentó. El sitio con mayor riqueza específica y abundancia de aves fue El Camarón, con características topográficas entre arroyo y cañón, influenciado principalmente por los palmares que se encuentran a lo largo del arroyo; asimismo, de los 4 sitios, fue el que presentó la mayor altura promedio. La especie que con más frecuencia visitó los CAS fue *C. aura*, seguida de *C. mexicanus*.

En el área de estudio se encontraron individuos de especies de aves registradas como migratorias: *A. macularia* (asociada con hábitats acuáticos) y *P. melanocephalus* (Sibley, 2001), sólo en El Sauzoso; *Sayornis saya*, presente 1 vez en El Camarón y 1 en El Saucito, y *M. alcyon*, migratoria que con frecuencia se relaciona con CAS dulces, salados y/o salobres (Sibley, 2001), se registró en 1 ocasión en El Saucito.

Especies importantes en el uso de los CAS fueron las aves rapaces, como *B. jamaicensis*, observada dentro de los CAS para bañarse o refrescarse. Esto contradice lo descrito por Cade (1965), quien menciona que la presencia de aves depredadoras en los CAS es principalmente para la caza de su alimento. En general, en los CAS estudiados se registró más del 50% de las especies registradas para la región (Sibley, 2001).

En el área de estudio se han registrado 13 especies de mamíferos medianos y grandes (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999, 2000), 6 en los CAS de los 4 sitios. Dentro de los pequeños mamíferos se encuentra *A. leucurus*, registrado en un solo CAS en la Cañada Norte; fue comúnmente observado en áreas alejadas de CAS; posiblemente su rareza

cerca de éstos se deba a que su consumo de agua libre es mínimo. En el caso de los murciélagos, en la región se han registrado 17 especies clasificadas en 3 familias (Álvarez-Castañeda y Patton, 1999); sin embargo, dada la dificultad de una identificación precisa de las especies, como ocurrió en el trabajo de O'Brien et al. (2006), todas las observaciones se consideraron como grupo, representando una especie de mamífero. Los murciélagos se presentaron con frecuencia en los CAS de El Sauzoso y El Camarón, sitios con mayor cantidad de agua libre, y estuvieron ausentes en la Cañada Norte, donde la cantidad de agua disponible fue mínima. El Camarón fue el sitio más frecuentado por los mamíferos silvestres, lo cual puede deberse a que en ese sitio existen varias fracturas topográficas que sirven de paso ideal para los movimientos de los animales terrestres.

Adicionalmente, en los 4 sitios estudiados se registraron 3 especies domésticas de las 5 que se conocen para la zona de estudio (Mesa-Zavala, 2008). Varios burros, *Equus asinus*, fueron observados en 3 sitios, con preferencia en los CAS de El Camarón. A menudo se observó ganado vacuno, *Bos taurus*, en El Sauzoso y El Saucito, ambos sitios preferidos por los rancheros para llevar su ganado, por la disponibilidad de agua y vegetación forrajera a lo largo del año. El caballo, *Equus caballus*, se utiliza por los rancheros para arrear ganado; así, su registro fotográfico fue con el jinete o en los CAS cercanos a un rancho.

Ovis canadensis, especie cinegética con protección especial (SEMARNAT, 2010). Se observó usando los CAS en 3 sitios en diferentes ocasiones. En El Camarón fue donde se hizo el mayor número de observaciones, incluyendo las de individuos aislados y rebaños. Su nula presencia en El Saucito podría deberse a que está ubicado en una parte de la sierra constituida por lomeríos con escaso terreno de escape (topografía escabrosa y pendientes mayores a 60°), factor fundamental en la conducta antidepredadora de esta especie (López et al., 1999; Krausman y Shackleton, 2000; McKinney et al., 2003; Álvarez-Cárdenas et al., 2009). En este trabajo no se encontraron evidencias de que la cobertura de vegetación pueda considerarse indicadora de la presencia de *O. canadensis*, ya que no fue medida con respecto a la visibilidad que deben tener estos animales (menor a 1.5 m de altura) (Risenhoover y Bailey, 1985). Otra especie cinegética importante en la región es *Odocoileus hemionus*; sin embargo, no se registró su presencia durante el estudio, posiblemente porque prefiere hábitats que se encuentran en las planicies o mesetas en elevaciones mayores a la de los sitios muestreados.

Los CAS pueden funcionar como centro de acumulación de especies presa; sin embargo, en este estudio no se observó algún tipo de comportamiento derivado de la interacción presa-depredador, coincidiendo con la investigación de DeStefano et al. (2000), quienes mencionan

que los depredadores se acercan a las áreas con CAS para tomar agua más que para cazar.

Respecto al uso de los CAS, la mayoría de las especies acuden a estos sitios durante el día, cuando la temperatura es mayor y las necesidades fisiológicas aumentan. Dentro de las especies que se registraron en el horario diurno se encuentra *T. taxus*, carnívoro con hábitos principalmente nocturnos (Aranda, 2000) que destaca por encontrarse dentro de la categoría de amenazada (SEMARNAT, 2010).

A pesar de que el método de cámara-trampa no reveló la riqueza de especies presentes en la porción sur de la sierra (Mesa-Zavala, 2008), sí permitió registrar las que acuden a los CAS en arroyos intermitentes y su frecuencia de visita, así como identificar el horario de su actividad (diurna y nocturna). Con este método se pudo detectar si las visitas fueron de individuos solitarios, de grupos de la misma especie, como *C. latrans*, *O. canadensis*, *P. lotor*, *U. cinereoargenteus*, *C. aura*, de aves pequeñas y de murciélagos, así como la presencia simultánea de diversas especies, destacando el caso de *C. aura* con *U. cinereoargenteus*. De igual manera, se registró la actividad de especies raras o difíciles de observar, como *T. taxus* y *L. rufus*, y se pudo constatar la presencia de especies como *O. canadensis* en CAS con terreno de escape accesible, lo cual está considerado requisito elemental para su presencia (Wakeling y Miller, 1989; Krausman y Shackleton, 2000; Álvarez-Cárdenas et al., 2001). Se encontró que no hay modificación en el comportamiento de los animales con las cámaras-trampa, ya que se han registrado organismos que con anterioridad estuvieron cerca de estos aparatos, tal y como lo observaron Heilbrun et al. (2003) y Seydack (1984) con recapturas fotográficas.

Por lo anterior, se considera que el uso de las cámaras-trampa, en comparación con otros métodos para identificar las especies que utilizan los CAS, es efectivo y no invasivo, en particular para especies esquivas a los humanos, como *B. jamaicensis*, *Corvus corax*, *L. rufus*, *O. canadensis*, *T. taxus*, *U. cinereoargenteus*, entre otros. Sin embargo, con este método es difícil la identificación de especies pequeñas (roedores y murciélagos), como lo mencionaron O'Brien et al. (2006); además, como lo describió Karanth (1995), las condiciones climáticas y los problemas técnicos modifican necesariamente el esfuerzo de muestreo.

En Baja California Sur, la mayoría de los ambientes tienen características semiáridas, por lo cual los CAS se convierten en un recurso vital para las comunidades silvestres, destacando especies cinegéticas y de importancia ecológica, como *O. canadensis*, *L. rufus*, *T. taxus*, aves residentes y migratorias, algunas especies de reptiles y las frágiles especies nativas de anfibios. De igual forma, los CAS son importantes para la gente local, quienes de forma directa o indirecta (a través del ganado doméstico y otras

especies introducidas) utilizan el recurso compitiendo con la fauna silvestre por el recurso y en ocasiones trasforman drásticamente el ambiente. Es por ello necesario realizar esfuerzos de investigación y conservación con enfoque en el manejo sustentable, analizando el efecto de las especies introducidas y valorando la fragilidad del hábitat por la vulnerabilidad de los sitios a los eventos climáticos.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado en el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. con financiamiento de proyectos institucionales y apoyo becario del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología para los estudios de posgrado de la M. en C. Erika Mesa Zavala. Agradecemos al Dr. Gustavo Arnaud Franco, Dra. Lía Méndez Rodríguez, M. en C. Diana Dorantes Salas y Genaro Gurrola Rocha, por sus valiosos comentarios al manuscrito; al M. en C. Alejandro Ramos Rodríguez, Ing. Joaquín Rivera Rosas y Lic. Reyna Rubí Romero, por su ayuda en el uso de los programas computacionales; a los encargados, propietarios y demás autoridades, por las facilidades brindadas para la realización del estudio y colocación de cámaras-trampa y a Miguel Domínguez, Armando Tejas y Abelino Cota, por su colaboración en el trabajo de campo.

Literatura citada

- Álvarez-Cárdenas, S., I. Guerrero-Cárdenas, S. Díaz, P. Gallina y S. Gallina. 2001. The variables of physical habitat selection by desert bighorn sheep (*Ovis canadensis weemsi*) in the Sierra del Mechudo, Baja California Sur, México. *Journal of Arid Environments* 49:357-374.
- Álvarez-Cárdenas, S., P. Galina-Tessaro, S. Díaz-Castro, I. Guerrero-Cárdenas, A. Castellanos-Vera y E. Mesa-Zavala. 2009. Evaluación de elementos estructurales del hábitat del borrego cimarrón en la Sierra del Mechudo, Baja California Sur, México. *Tropical Conservation Science* 2:189-203.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 1999. Mamíferos del noroeste de México. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., México. 583 p.
- Álvarez-Castañeda, S. T. y J. L. Patton. 2000. Mamíferos del noroeste de México. II. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur. 873 p.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 212 p.
- Briones, O. 1994. Origen de los desiertos mexicanos. *Ciencia* 45:263-279.
- Broyles, B. 1995. Desert wildlife water developments: Questioning use in the southwest. *Wildlife Society Bulletin* 23:663-675.
- Broyles, B. y T. L. Cutler. 1999. Effect of surface water on desert

- bighorn sheep in the Cabeza Prieta National wildlife refuge, southwestern Arizona. *Wildlife Society Bulletin* 27:1082-1088.
- Cade, T. J. 1965. Relations between raptors and columbiform bird at a desert water hole. *The Wilson Bulletin* 77:340-345.
- DeStefano, S., S. L. Schmidt y J. C. deVos. 2000. Observations of predator activity at wildlife water developments in southern Arizona. *Journal of Range Management* 53:255-258.
- García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen: para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F. 243 p.
- Grismer, L. L. 2002. Amphibians and reptiles of Baja California: including its Pacific islands and the islands in the Sea of Cortés. University of California Press, Berkeley. 339 p.
- Heilbrun, R. D., N. J. Silvy, M. E. Tewes y M. J. Peterson. 2003. Using automatically triggered cameras to individually identify bobcats. *Wildlife Society Bulletin* 31:748-755.
- Jaramillo-Monroy, F., J. Vallejo, C. Sepúlveda y R. Mendoza. 1991. Observaciones sobre la población del borrego cimarrón en el área de Santa Rosalía, Baja California Sur, México. *Ecología* 1:22-24.
- Kaiser, H. F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis. *Educational and Psychological Measurement* 20:141-151.
- Karanth, K. U. 1995. Estimating tiger populations from camera-trap data using capture-recapture models. *Biological Conservation* 71:333-338.
- Krausman, P. R. y D. M. Shackleton. 2000. Bighorn sheep. *In Ecology and management of large mammals in North America*, S. Demarais y P. R. Krausman (eds.). Prentice-Hall, New Jersey. p. 517-544.
- Krausman, P. R., S. S. Rosenstock y J. W. Cain III. 2006. Developed water for wildlife: science, perception, values and controversy. *Wildlife Society Bulletin* 34:563-569.
- León de la Luz, J. L., J. Rebman, M. Domínguez-León y R. Domínguez-Cadena. 2008. The vascular flora and floristic relationships of the sierra de la Giganta in Baja California Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:29-65.
- López, S. E., R. M. Lee, J. C. De Vos, R. E. Schweinsburg y S. G. Luna. 1999. Relación uso-disponibilidad de componentes topográficos, un modelo de calidad del hábitat para el borrego cimarrón, en Sonora, México. *Acta Zoologica Mexicana* 76:17-34.
- MacMahon, J. A. 1979. North American deserts: their floral and faunal components. *In Arid land ecosystems: structure, functioning and management*, D. W. Goodall, R. A. Perry y R. L. Simpson (eds.). Cambridge University Press. p. 21-82.
- Marshall, J. P., V. C. Bleich, P. R. Krausman, M. L. Reed y N. G. Andrew. 2006. Factors affecting habitat use and distribution of desert mule deer in an arid environment. *Wildlife Society Bulletin* 34:609-619.
- McKinney, T., S. R. Boe y J. C. De Vos. 2003. Gis-based evaluation of escape terrain and desert bighorn sheep populations in Arizona. *Wildlife Society Bulletin* 31:1229-1236.
- Mesa-Zavala, E. 2008. Caracterización del hábitat y fauna asociada a los cuerpos de agua superficial en el sur de la Sierra de El Mechudo, B.C.S. México. Tesis, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, Baja California Sur. 90 p.
- Nagy, K. A. 1975. Water and energy budgets of free-living animals: Measurement using isotopically labeled water. *In Environmental physiology of desert organisms*, N. F. Hadley (ed.). Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pennsylvania. p. 227-245.
- O'Brien, C. S., R. B. Waddell, S. S. Rosenstock y M. J. Rabe. 2006. Wildlife use of water catchments in Southwestern Arizona. *Wildlife Society Bulletin* 34:582-591.
- Polis, G. A. 1994. The ecology of desert communities. University of Arizona Press, Tucson. 528 p.
- Risenhoover, K. L. y J. A. Bailey. 1985. Foraging ecology of mountain sheep: implications for habitat management. *Journal of Wildlife Management* 49:797-804.
- Rosenstock, S. S., V. C. Bleich, M. J. Rabe y C. Reggiardo. 2005. Water quality at wildlife water sources in the Sonoran desert, United States. *Rangeland Ecology and Management* 58:623-627.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana-059. Especies protegidas en peligro, amenazadas, o en extinción. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre.
- Seydack, A. H. W. 1984. Application of a photo-recording device in the census of larger rain-forest mammals. *South African Journal of Wildlife Research* 14:10-14.
- Shmida, A., M. Evenari y I. Noy-Meir. 1986. Hot desert ecosystems: an integrated view. *In Hot deserts and arid shrublands*, M. Evenari, I. Noy-Meir y D. W. Goodall (eds.). Elsevier, Amsterdam. p. 379-387.
- Sibley, A. D. 2001. The Sibley guide to birds. National Audubon Society, New York. 545 p.
- Turner, J. C. y R. Weaver. 1980. Water. *In The desert bighorn, its life history, ecology and management*, G. Monson and L. Sumner (eds.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona. p.100-112.
- Turner, J. C., C. L. Douglas, C. R. Hallum, P. R. Krausman y R. R. Ramey. 2004. Determination of critical habitat for the endangered nelson's bighorn sheep in Southern California. *Wildlife Society Bulletin* 32:427-448.
- Wakeling, F. B. y W.H. Miller. 1989. Bed site characteristic of desert bighorn sheep in the Superstition Mountains, Arizona. *Desert Bighorn Council Transactions* 33:6-8.
- Whitford, W. 2002. Ecology of desert systems. Academic, New York. 343 p.



Distribución actual y potencial del jaguar (*Panthera onca*) en Oaxaca, México

Present and potential distribution of the jaguar (*Panthera onca*) in Oaxaca, Mexico

Miguel Briones-Salas[✉], Mario C. Lavariega e Iván Lira-Torres

Laboratorio de Vertebrados Terrestres (Mastozoología), Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-OAX.), Instituto Politécnico Nacional. Hornos 1003, 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, Oaxaca.

✉ mbriones@ipn.mx

Resumen. En Oaxaca son escasos los registros que se conocen del jaguar (*Panthera onca*), por lo que en este trabajo se actualiza su distribución geográfica y genera un modelo de distribución potencial de la especie en el estado. Se revisaron literatura y bases de datos de colecciones científicas nacionales y extranjeras y se realizó trabajo de campo. Se obtuvieron 31 registros; de éstos, el 83.87% son del trabajo de campo y el 16.13% de la literatura y colecciones científicas. Los registros pertenecen a la clase I de veracidad; son principalmente cráneos y pieles (48.39%), huellas y excrementos (25.81%), en su mayoría de las regiones de la Sierra Madre de Oaxaca (53.33%) y de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (13.33%), en los municipios de Santiago Camotlán y Santa María Chimalapa, respectivamente. El 30% de estos registros proviene de bosque mesófilo de montaña. Las áreas comunales protegidas resultan una excelente estrategia de conservación, ya que dentro o cerca a ellas se encontró la mayor parte de los registros. El mapa de distribución potencial muestra 5 grandes regiones con alta probabilidad de presencia de la especie.

Palabras clave: áreas comunales protegidas, conservación, distribución geográfica, población, Sierra Madre de Oaxaca.

Abstract. There are only a few records for the jaguar (*Panthera onca*) in Oaxaca, hence it is considered to be a state with scarce knowledge on the species. This study presents an update regarding the geographic distribution of the species and generates a potential distribution model for the jaguar in the state. Data bases from national and international scientific collections and literature were reviewed and fieldwork was carried out. We obtained 31 records; 83.87% from fieldwork and 16.13% from literature and scientific collections. The selected records have a veracity class I, and they consist mainly in skulls and skins (48.39%), and footprints and scats (25.81%). Most of the records were located in the regions of Sierra Madre de Oaxaca (53.33%) and Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (13.33%), in the municipalities of Santiago Camotlán and Santa María Chimalapa, respectively. The cloud forest was the vegetation type with the most records (30%); the majority of them were found near communal protected areas, which therefore represent an excellent conservation strategy. The potential distribution map of the species shows 5 major regions in the state with high presence probability.

Key words: communal protected areas, conservation, geographic distribution, population, Sierra Madre de Oaxaca.

Introducción

El jaguar (*Panthera onca*) o “tigre” como se le conoce en el medio rural, es el felino más grande de América y el que presentaba la distribución histórica más amplia en el continente americano después del puma (*Puma concolor*). Habita desde Arizona y Nuevo México, en el sur de Estados Unidos, hasta Argentina (Seymour, 1989; Brown y López-González, 2000; Brown y López-González, 2001; McCain y Childs, 2008). En México, su distribución histórica abarcaba las regiones tropicales y subtropicales, desde Sonora y Tamaulipas, hasta Chiapas y la península de Yucatán, siguiendo las planicies costeras del Golfo y del Pacífico

(Chávez-Tovar et al., 2006); actualmente, su distribución es más reducida aunque incluye una porción considerable de su distribución histórica (Ceballos et al., 2006).

Debido a la reducción de su área de distribución y de sus poblaciones, así como a la modificación drástica de su hábitat y aprovechamiento no sustentable, que ponen en riesgo su viabilidad biológica en su hábitat natural, esta especie se encuentra clasificada en la categoría de “peligro de extinción”, por las leyes mexicanas (SEMARNAT, 2002) y en la de “cercanamente amenazada”, por la IUCN (IUCN, 2010) y en el apéndice I de CITES (CITES, 2008).

En el estado de Oaxaca existen pocos registros de jaguar (Goodwin, 1969; Hall, 1981; Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004); por esta razón, ha sido considerado por científicos especialistas como un “estado desconocido” en el estudio de esta especie (Sanderson et al., 2002). Estos

registros se localizan principalmente en la Sierra Madre de Oaxaca, en la Planicie costera del Pacífico, en la Sierra Madre del Sur y en la Depresión del istmo de Tehuantepec (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004).

El registro más antiguo data de 1924, en el distrito de Pochutla y se encuentra depositado en el Museo de Zoología de Vertebrados de la Universidad de California, Berkeley; el segundo se registró en el distrito de Juchitán; el tercero y cuarto, en el distrito de Tehuantepec. Estos últimos 3 datan de 1943 y se encuentran depositados en el Museo de Historia Natural de los Estados Unidos, Smithsonian (Goldman, 1943; Goodwin, 1969; Hall, 1981). El quinto registro fue del distrito de Tehuantepec y se publicó en 1995 (Cervantes y Yépez, 1995).

En el año 2006 se informó sobre la presencia de jaguares en la región de Los Chimalapas, municipios de Santa María y San Miguel Chimalapa, de donde se mencionan 12 evidencias (Lira y Ramos-Fernández, 2007). Finalmente, en la región de la Chinantla en la Sierra Madre de Oaxaca, se obtuvieron las primeras fotocolectas de jaguar para el estado (Figel et al., 2009). Estos estudios sólo indican la presencia de la especie en algunas localidades, pero se carece de un análisis de su distribución estatal que permita analizar la problemática y proponer estrategias de conservación del felino a esa escala.

Por otra parte, en el país se han identificado áreas prioritarias para su conservación que se basan en factores como la presencia de la especie, el hábitat adecuado dentro de su distribución actual y el nivel de amenaza por actividades antropogénicas (Ceballos et al., 2006). Para el estado de Oaxaca destacan la región de Los Chimalapas (Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas), como área de prioridad I; el norte de Oaxaca (Sierra Madre de Oaxaca), como de prioridad II, y potencialmente, la Planicie costera del Pacífico y la Sierra Madre del Sur, como de prioridad III (Ceballos et al., 2006).

Sin embargo, sólo en 2 de estas regiones (Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas y Sierra Madre de Oaxaca) se han realizado muestreos y se han encontrado registros de jaguar por los autores y por otros investigadores (Goodwin, 1969; Hall, 1981; Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004; Lira y Ramos-Fernández, 2007; Luna, 2008; Figel et al., 2009), lo que no quiere decir que no exista la especie, sino más bien, indica la carencia de muestreos en otras regiones del estado. Para disminuir este sesgo, la elaboración de modelos de distribución potencial puede ser una buena herramienta que determine hábitats para la especie en el estado, sobre todo con un modelo robusto y confiable que incremente la precisión y ofrezca información más objetiva para encaminar nuevos muestreos y validar dichos modelos. De acuerdo con las características de los sitios donde se encuentra la especie de estudio, los modelos loca-

lizan otras áreas donde la especie se puede presentar (Elith et al., 2006).

Una de las técnicas que actualmente se utiliza para predecir la distribución geográfica de una especie es MaxEnt (máxima entropía; Elith et al., 2006), que realiza un modelo basado en el nicho, expresado como la representación del nicho ecológico de una especie bajo determinadas variables ambientales analizadas (Phillips et al., 2006; Pawar et al., 2007). El nicho ecológico es una propiedad de la especie y se define como un hipervolumen de n -dimensiones donde se encuentran las condiciones ambientales en las cuales puede sobrevivir (Hutchinson, 1957; Soberón y Peterson, 2005).

MaxEnt requiere el registro geográfico de las localidades donde se ubica la especie en cuestión y un grupo de variables ambientales determinantes para la especie. El resultado que se obtiene de esta interacción es la probabilidad de distribución de la especie en un área determinada. El programa proporciona las curvas de respuesta de la especie ante las variables ambientales y estima la importancia de cada variable en la distribución de la especie. El modelo se valida con el área bajo la curva (AUC) derivada de la curva operada por el receptor (ROC), características también presentes en el software (Phillips et al., 2006).

Dado que el desconocimiento sobre la distribución geográfica y la situación de conservación del jaguar en Oaxaca es enorme, el presente estudio tiene como objetivo aportar información reciente de registros confiables que actualicen los datos y generar con ello un modelo de distribución potencial del jaguar para Oaxaca. El análisis de los registros se hace en relación con distritos, municipios, vegetación, áreas naturales protegidas y áreas comunales protegidas en el estado, y se discute su importancia para la conservación de la especie.

Materiales y métodos

Área de estudio. El estado de Oaxaca se ubica en la porción meridional de la República Mexicana ($18^{\circ}39'-15^{\circ}39'$ N, $93^{\circ}52'-98^{\circ}32'$ O), cuenta con una extensión de 95 364 km², que representa el 4.8% del territorio nacional y está habitado por 16 grupos étnicos. Se divide en 12 subprovincias fisiográficas (regiones fisiográficas) con altitudes desde 0 hasta 3 500 m snm (Ortiz Pérez et al., 2004). Presenta los 12 tipos principales de clima (Trejo, 2004) y 26 de vegetación (Torres-Colín, 2004).

Distribución geográfica del jaguar en Oaxaca. Para obtener los registros actuales del jaguar en el estado, se recabó la información existente en la literatura científica sobre la distribución de la especie en Oaxaca (Cervantes y Yépez, 1995; Figel et al., 2009), y se revisaron bases de datos de museos y colecciones científicas nacionales: Colección

Nacional de Mamíferos (CNMA), Colección de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (ENCB), Colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UNAM (MZFC-M), Colección de la Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa (UAMI) y Colección Mastozoológica del Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN, (OAXMA); y colecciones extranjeras como: Field Museum Natural History (FMNH), University of California, Berkeley, Museum of Vertebrate Zoology (MVZ), American Museum of Natural History (AMNH), Texas A&M University (TWWC), Los Angeles County Museum (LACM), Museum of Zoology, University of Michigan (UMMZ), Texas Tech University (TTU), University of New Mexico, Museum of Southwestern Biology (MSB), Carnegie Museum of Natural History (CM), University of Florida, Florida Museum of Natural History (UF) y Natural History Museum, Kansas University (KU).

Una segunda fase consistió en reunir información de recolectas recientes realizadas por los equipos de trabajo de los autores en varias regiones del estado donde se indicó la presencia de la especie. Las principales regiones visitadas fueron la Sierra Madre de Oaxaca, la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Los Chimalapas); la Sierra Madre del Sur; la Planicie costera del Pacífico, la Planicie costera y Ejes plegados del Golfo y la Planicie costera de Tehuantepec (véase Ortiz-Pérez et al., 2004).

Durante cada visita se tuvieron entrevistas informales con los pobladores de las comunidades con el propósito de ubicar la presencia de jaguares en sus terrenos comunales o ejidales. Confirmada la presencia del jaguar en la zona, se realizaron caminatas de al menos 5 km para la búsqueda de evidencias, como restos de jaguar (e.g. cráneos u otros huesos) que fueron corroborados por medio de claves especializadas (Hall, 1981); así como huellas, excrementos, restos de animales cazados por jaguar y marcas (e.g. rasguños) siempre y cuando éstas estuvieran asociadas por lo menos a 2 evidencias (e.g. huellas y excretas, rasguños y huellas, etc.), y al testimonio oral de los pobladores; en caso contrario, se eliminó la evidencia como un registro confiable. Ubicados los rastros en el campo, se procedió a obtener moldes en yeso y fotografías para el caso de las huellas, mismos que fueron depositados en la Colección Mastozoológica del CIIDIR-OAX., IPN (OAX.MA.026.0497). Se diferenciaron las huellas de jaguar de las de puma por su tamaño y forma (Rabinowitz y Nottingham, 1986; Aranda, 1994, 2000). Los excrementos (asociados a huellas) y los restos de animales encontrados en el campo se recolectaron y fotografiaron para su posterior identificación en el laboratorio. Por otra parte, se ubicó e identificó material biológico de la especie (pieles, restos óseos, colmillos, etc.) en propiedad de los pobladores de los sitios visitados. De esta manera

se examinaron, midieron y fotografiaron principalmente cráneos y pieles procedentes de colecciones particulares.

Para todas las evidencias encontradas, se intentó obtener la siguiente información: localidad del registro (ubicación con coordenadas geográficas), altitud, fecha del registro, sexo, edad y motivo (en caso de haber sido cazado). También se tomaron notas sobre el tipo de vegetación o uso de la tierra en el cual se registró o, en su caso, se cazó al animal. Del total de registros obtenidos se seleccionaron sólo aquellos que presentaron el criterio de veracidad "clase I", establecido por Tewes y Everett (1982), que implica posesión u observación directa del animal, posesión del animal o piel por el observador, fotografía del animal tomada en el sitio, o bien, fotografía de la piel, excremento o huellas tomada en el sitio. Se eliminaron todos aquellos registros que no cumplieron con este criterio de veracidad.

Para el análisis de la información, los registros obtenidos se ubicaron geográficamente en un mapa del estado y se superpusieron mapas temáticos de distritos y municipios (obtenidos de INEGI a una escala de 1:250 000); de vegetación (obtenidos del Inventario Nacional Forestal, 2000; Palacio et al., 2000); de áreas naturales protegidas (áreas con decreto federal o estatal), de áreas comunales protegidas (áreas sin decreto oficial), y de regiones terrestres prioritarias (obtenidos de la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, CONANP, de la Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad, CONABIO, y del Fondo Mundial para la Naturaleza WWF/México, por sus siglas en inglés) (www.conabio.gob.mx; www.conanp.gob.mx; Arriaga et al., 2000; Ortega del Valle et al., 2010).

Modelo de distribución potencial del jaguar en Oaxaca. Se realizó un modelo de distribución potencial del jaguar para Oaxaca mediante el programa MaxEnt versión 3.2.1. (<http://www.cs.princeton.edu/~schapire/maxent>), capturando como datos de entrada los registros de presencia en las coordenadas de latitud y longitud de las localidades en todo el estado, obtenidos a partir de 1990 ($n = 26$; véase Cuadro 1).

Para generar el modelo, se utilizaron las siguientes coberturas ambientales en formato RAW con una resolución de 1 km², obtenidas de la base de datos de Worldclim: temperatura media anual, media mensual diaria, isotermas, temperatura estacional, máxima del mes más cálido, mínima del mes más frío y el intervalo anual; las temperaturas medias del cuarto trimestre más húmedo, del más seco, del más cálido y del más frío. Asimismo, la precipitación anual, la del mes más húmedo y la del más seco; la precipitación estacional, la del cuarto trimestre más húmedo y la del más seco, la del más cálido y la del más frío (Hijmans et al., 2005; www.worldclim.com); asimismo, elevación, pendiente, orientación de la pendiente e índice de topogra-

Cuadro 1. Registros históricos publicados o registrados en colecciones científicas nacionales o internacionales (1-5) y recientes (6-30) de jaguar (*Panthera onca*) con evidencia tipo I en el estado de Oaxaca

Núm. Reg.	Fecha	Localidad, altura (m snm)	Tipo de registro (Evidencia)	Región (Distrito)	Vegetación	Coordenadas
1	1924	Santa María Colotepec, 16.09 Km N, Mpio. Santa María Colotepec, (600)	<i>Esqueleto completo</i> Colección científica University of California, Berkeley, Museum of Vertebrate Zoology (MVZ 35317; Hall, 1981)	Planicie costera del Pacífico (Pochutla)	Bosque tropical subcaducifolio (selva mediana)	16°02'36" N, 96°56'15" O
2	1943	Chivela, Mpio. Asunción Ixtaltepec, (86)	<i>Cráneo</i> Bibliográfico (Goldman, 1943; Goodwin, 1969; Hall, 1981) y Colección científica (United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; USNM)	Depresión Ístmica de Tehuantepec (Juchitan)	Bosque tropical perennifolio-urbana	16°42'43" N, 94°59'42" O
3	1943	Tehuantepec, Mpio. Santo Domingo Tehuantepec (90)	<i>Cráneo</i> Bibliográfico (Goldman, 1943; Goodwin, 1969; Hall, 1981) y Colección científica (United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; USNM)	Planicie costera de Tehuantepec (Tehuantepec)	Bosque tropical caducifolio (selva baja)-urbana	16°19'24" N, 95°14'12" O
4	1943	Tehuantepec, Mpio. Santo Domingo Tehuantepec (90)	<i>Cráneo</i> Bibliográfico (Goldman, 1943; Goodwin, 1969; Hall, 1981) y Colección científica (United States National Museum, Smithsonian Institution, Washington, D.C.; USNM)	Planicie costera de Tehuantepec (Tehuantepec)	Bosque tropical caducifolio (selva baja)-urbana	16°19'24" N, 95°14'12" O
5	1995	Entre Santiago Astata, 58 km O Salina Cruz y Santa María del Mar, 33 km E Salina Cruz (100)	<i>Bibliográfico</i> (Cervantes y Yezpez, 1995)	Planicie costera del Pacífico (Pochutla) y Planicie costera de Tehuantepec	Manglar; bosque tropical caducifolio (selva baja); matorral espinoso	15°58'54" N, 95°40'14" O
6	1950	Cascadas La Gloria, 8 km E Sta. María Xadani, Mpio. San Miguel del Puerto (800)	<i>Piel y cráneo</i> Colección particular (observación y fotografía de cráneo y piel)	Planicie costera del Pacífico (Pochutla)	Bosque tropical subcaducifolio-cafetal	15°59'50" N, 96°05'56" O
7	1990	San Pedro Tlatepusco, Mpio. San Felipe Usila (793)	<i>Piel de animal sacrificado</i> (Colección particular)	Sierra Madre de Oaxaca (Tuxtepec)	Agrícola (potrero con remanentes de encinar y selva alta perennifolia)	17°47'21" N, 96°28'31.2" O
8	1993	Rancho La Bellísima, 3 km N Santiago Camotlán, Mpio. Santiago Camotlán (1200)	<i>Cráneo</i> Colección particular (observación y fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque mesófilo de montaña	17°29'13" N, 96°11'25" O
9	1997	Cerro Palma 4 km NE, Santa María Chilchotla, Mpio. Santa María Chilchotla (769)	<i>Piel</i> Colección particular (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Teotitlán)	Agrícola; bosque mesófilo-bosque tropical perennifolio (selva alta)	18°18'23.57" N, 96°48'3.54" O

Cuadro 1. Continúa

Núm. Reg.	Fecha	Localidad, altura (m snm)	Tipo de registro (Evidencia)	Región (Distrito)	Vegetación	Coordenadas
10	1998	Laaduú, campamento C.F.E., 7.5 km E La Esperanza, Mpio. Santiago Comaltepec (400)	<i>Huella y heces</i> Colección científica Colección Regional de Mamíferos de Oaxaca (molde de huella de la pata trasera en yeso, OAXMA 3960)	Sierra Madre de Oaxaca (Ixtlán)	Bosque tropical perennifolio (selva alta)-bosque mesófilo de montaña	17°37'18.46" N, 96°12'6.8" O
11	1999	San Antonio del Barrio, 13.17 km SSO de Usila, Mpio. San Felipe Usila (760)	<i>Individuo sacrificado</i> Colección particular (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Tuxtpec)	Agrícola (acahual de entre 5 a 15 años, con remanentes de encinar y selva alta perennifolia)	18°18'23.57" N, 96°48'3.54" O
12	2000	Santiago Tlapeusco, 9.6 km S de Usila, Mpio. San Felipe Usila (368)	<i>Cráneo</i> Colección particular (observación y fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Tuxtpec)	Agrícola (potrero con acahuales de entre 5 a 15 años) contiguo a encinar	17°37'18.46" N, 96°12'6.8" O
13	2002	Rancho La Bellísima, 3 km N Santiago Camotlán, Mpio. Santiago Camotlán (1200)	<i>Cráneo</i> Colección particular (observación y fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque mesófilo de montaña	17°29'13" N, 96°11'25" O
14	2002	Rancho Yajoni, 5.2 km NO Santiago Camotlán, Mpio. Santiago Camotlán (1134)	<i>Cráneo</i> Colección particular (observación y fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque mesófilo de montaña	17°29'14" N, 96°12'45" O
15	2003	Santa Maria Xadani, 2.76 km NO, Mpio. San Miguel del Puerto (882)	<i>Piel</i> Colección particular (fotografía)	Planicie costera del Pacífico (Pochutla)	Bosque tropical subcaducifolio (selva media)-cafetal	15°58'15.78" N, 96°05'27.43" O
16	2004	Rancho el Mameyal, 8.10 km NE La Esperanza, Mpio. Santiago Comaltepec (800)	<i>Huella y heces</i> Colección científica Colección Regional de Mamíferos de Oaxaca (molde de huella de la pata delantera y trasera; OAXMA 3961)	Sierra Madre de Oaxaca (Ixtlán)	Bosque mesófilo de montaña-cafetal	17°40'33.7" N, 96°18'47" O
17	2004	Cristo Rey La Selva, 7.5 km SE Ayotzintepic, Mpio. Santiago Camotlan (400)	<i>Observación visual</i> Individuo capturado y liberado por pobladores (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque tropical perennifolio (selva alta); bosque tropical subperennifolio (selva mediana)	17°36'06" N, 96°06'55" O
18	2004	San Isidro Chacalapa 5.76 km NE, Mpio. San Pedro Huamelula (505)	<i>Huella</i> (fotografía)	Planicie costera del Pacífico (Tehuantepec)	Bosque tropical caducifolio (selva baja); bosque tropical subcaducifolio (selva mediana)	15°58'03" N, 95°54'10" O
19	2005	Finca Soconusco, Mpio. Pluma Hidalgo (916)	<i>Huella y diente</i> Colección científica Colección Regional de Mamíferos de Oaxaca (molde yeso de huella y diente canino; OAXMA 3962)	Sierra Madre del Sur (Pochutla)	Bosque mesófilo de montaña-cafetal	15°56'35.6" N, 96°26'35.5" O
20	2005	Rancho La Bellísima, 3 km N Santiago Camotlán, Mpio. Santiago Camotlán (1200)	<i>Excreta</i> (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque mesófilo de montaña	17°29'13" N, 96°11'25" O

Cuadro 1. Continúa

Núm. Reg.	Fecha	Localidad, altura (m snm)	Tipo de registro (Evidencia)	Región (Distrito)	Vegetación	Coordenadas
21	2006	Congregación La Fortaleza 10 Km SO, Mpio. Santa María Chimalapa (100)	<i>Piel</i> Colección particular (fotografía).	Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Juchitán)	Bosque tropical subperennifolio (selva mediana); vegetación secundaria	17°08'18" N, 94°12'15" O
22	2006	Congregación de San Francisco La Paz, municipio Santa María Chimalapa (80)	<i>Piel</i> Colección particular (fotografía).	Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Juchitán)	Bosque tropical perennifolio (selva alta); bosque mesófilo de montaña	17°05'53" N, 94°07'43" O
23	2006	Ejido El Porvenir, municipio de San Miguel Chimalapa (80)	<i>Piel</i> Colección particular (fotografía).	Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Juchitán)	Bosque tropical perennifolio (selva alta); bosque mesófilo de montaña	16°38'58" N, 94°47'02" O
24	2006	Río Uxpanapa, Oaxaca, Municipio de Santa María Chimalapas (80)	<i>Huella</i> Colección particular (molde de yeso de huella)	Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Juchitán)	Bosque tropical perennifolio (selva alta); bosque mesófilo de montaña	17°02'43" N, 94°10'29.61" O
25	2006	Ejido la Esmeralda, Mpio. Santa María Chimalapa (100)	<i>Marca en árbol</i> (fotografía)	Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (Juchitán)	Bosque tropical perennifolio (selva alta); bosque mesófilo de montaña	17°09'52" N, 94°47'15" O
26	2007	Cerro Picacho, 2.82 km E Santa María Huitepec, Mpio. Totontepec Villa de Morelos (2800)	<i>Excreta</i> (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Mixe)	Bosque mesófilo de montaña	17°10'17.5" N, 96°00'34.5" O
27	2007	Cerro Picacho, 3.85 km E Santa María Huitepec, Mpio. Totontepec Villa de Morelos (2800)	<i>Excreta</i> (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Mixe)	Bosque mesófilo de montaña	17°10'20" N, 96°00'00" O
28	2007	Santa María Jossa 3.36 km SE, Mpio. Ixtlán de Juárez (800)	<i>Individuo sacrificado</i> Colección particular (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Ixtlán)	Cafetal-bosque mesófilo de montaña	17°28'2.4" N, 96°18'00" O
29	2007	San Francisco Yatee, Mpio. San Ildelfonso Villa Alta (1280)	<i>Individuo sacrificado</i> Colección particular (fotografía)	Sierra Madre de Oaxaca (Villa Alta)	Bosque tropical subperennifolio (selva mediana)	17°18'25" N, 96°09'53" O
30	2007	San Antonio del Barrio, 13.7 km SSO de Usila, Mpio. San Felipe Usila (550)	<i>Huella</i> Colección particular (molde de yeso de huella)	Sierra Madre de Oaxaca (Tuxtepec)	Agrícola (acahual de 5 a 15 años), con remanentes de selva alta perennifolia.	17°46'00.7" N, 96°32'38.5" O
31	2009	La Chinantla: Santa Cruz Tepetotutla; San Antonio del Barrio, San Pedro Tlatepusco, Santiago Tlatepusco (912-1428)	<i>Fotografía</i> (Obtenida por fototrampeo; Figel et al., 2009)	Sierra Madre de Oaxaca	Bosque mesófilo de montaña, bosque mixto y área agrícola.	17°46'18" N, 96°31'03" O

fía, que se obtuvieron de la base de datos U.S. Geological Survey's Hydro (<http://ebc.usgs.gov/products/elevation/ghoto30/hydro/index.html>).

Realizados los modelos, se seleccionaron los que presentaron el más bajo error de omisión y que se encontraran cercanos a la media del total de los valores. Posteriormente, los modelos fueron exportados al programa GIS ArcView versión 3.2, para su observación y análisis. De esta manera se generó el mapa de distribución potencial del jaguar en

el estado de Oaxaca, en el cual también se determinó la cobertura de cada tipo de vegetación, excluyendo carreteras, caminos, asentamientos humanos y áreas agropecuarias.

Resultados

Distribución geográfica del jaguar en Oaxaca. Se obtuvieron 55 registros de jaguar en el estado de Oaxaca, 31 de éstos fueron seleccionados por presentar un nivel de

confiabilidad I (Fig. 1). De la selección, 5 se encontraban publicados y/o registrados en colecciones científicas de los Estados Unidos (1-5; Cuadro 1); 25 son resultado del trabajo de campo realizado por los autores, de 1990 a 2009. Recientemente se obtuvo un registro más antiguo de éstos, que data del año 1950 en la región de la Planicie costera del Pacífico en el distrito de Pochutla (Cuadro 1).

Durante la década de 1990 se identificaron 5 registros, y a partir del año 2000 y hasta el 2009 se han ubicado 20 más; 11 de éstos, durante los últimos 4 años (2006 a 2009; Cuadro 1).

La mayor parte de los registros consistieron en cráneos o pieles (48.39%, $n=15$), seguidos de huellas y excretas (25.81%, $n=8$), y observaciones y fotografías de ejemplares sacrificados (9.68%, $n=3$). Se encontraron pocos registros en los que se documente la observación directa de ejemplares (capturado y posteriormente liberado) o fotografiado con cámara trampa (6.46%, $n=2$), un registro bibliográfico, un diente y una fotografía de la marca de rasguños en un árbol asociado a huellas (3.22%, $n=1$ c/u).

Los registros de jaguar en Oaxaca se encontraron principalmente en los municipios: Santiago Camotlán (5), Santa María Chimalapa (4) y San Felipe Usila (3; Cuadro 1). Sólo en 8 de los 30 distritos políticos en que se divide el estado se encontraron registros. Juchitán y Villa Alta presentaron la mayor cantidad (20%, $n=6$ para cada distrito), mientras que los distritos Mixe (6.66%, $n=2$) y Teotitlán (3.33%, $n=1$) presentaron la menor cantidad. Al analizar la distribución en las 12 subprovincias fisiográficas, sólo en 6 se encontraron registros; la subprovincia con mayor cantidad fue la de Sierra Madre de Oaxaca (53.33%, $n=16$), seguida de Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (13.33%, $n=4$) y la Planicie costera del Pacífico (10.0%, $n=3$; Fig. 1). El rango altitudinal de los registros va de los 80 a los 2 800 m snm, aunque el mayor número se concentró entre los 100 y 500 m snm (43.33%, $n=13$) y de 501 a 1 000 m snm (33.33%, $n=10$; Cuadro 1).

El jaguar se registró en 15 asociaciones vegetales, de las cuales el bosque mesófilo de montaña presentó el mayor porcentaje (19%, $n=6$), seguido de la asociación bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña (16%; $n=5$), cabe destacar que 4 registros se encontraron en áreas agrícolas (13%; Cuadro 1).

De los 31 registros identificados, 9 se ubican dentro de áreas protegidas por comunidades indígenas (áreas comunales protegidas sin decreto) y 7 a menos de 15 km de distancia de dichas áreas (Cuadro 2; Fig. 1). En cambio, no existen registros dentro o cerca de alguna área natural protegida con decreto estatal o federal, a pesar de los trabajos mastofaunísticos realizados en la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán (Ramírez-Pulido y Martínez-Vázquez, 2007), el Parque Nacional Lagunas de Chacahua

y Cerro de la Tuza (Lira et al, 2005; Lira, 2006) y el Parque Nacional Huatulco (Lira et al., 2008).

Modelo de distribución potencial del jaguar en Oaxaca. El modelo de distribución potencial (\geq a un 50% de probabilidad de presencia) indica 36 451.92 km² (38.22% de territorio estatal, eliminando zonas urbanas, caminos y carreteras) de hábitat con condiciones propicias para que sobreviva el jaguar (e.g. cobertura vegetal densa y suficientes fuentes de agua); el modelo, como era de esperarse, predice áreas donde se registró la especie, como las subprovincias Planicie costera y Ejes plegados del Golfo (94.53% de esta región), Sierra Madre de Oaxaca (89.85%), Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (75.41%), Sierra Madre del Sur (46.47%) y Planicie costera del Pacífico (13.68%); también muestra zonas con distribución potencial en las cuales no existen registros para la especie como Montañas y Valles del Centro (32.02% de esta región), Depresión del Istmo de Tehuantepec (49.79%) y Montañas y Valles de Occidente (52.45%; Fig. 2). Por otra parte, el modelo muestra áreas potenciales dentro de las Áreas Naturales Protegidas, como la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán y el Parque Nacional Benito Juárez (Fig. 2).

Del área potencial generada por el modelo, 23 149.23 km² (63.51%) están cubiertos por bosques (principalmente bosque mesófilo de montaña y bosques de pino-encino) y 13 302.69 km² (36.49%) por selvas (principalmente bosque tropical perennifolio y subperennifolio y bosque tropical caducifolio y subcaducifolio).

Discusión

Patrones de distribución del jaguar en Oaxaca. Los registros obtenidos tienen una distribución a lo largo de las sierras más importantes del estado (Sierra Madre de Oaxaca, Sierra Madre del Sur y Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas), así como pequeñas porciones de la Planicie costera del Pacífico.

Los registros antiguos (antes de 1950) de las localidades Santo Domingo Tehuantepec y Asunción Ixtaltepec (véase Cuadro 1), se encuentran en zonas que han sido fuertemente modificadas para actividades agropecuarias y muy cerca de carreteras y de áreas densamente urbanizadas, por lo que es poco probable que aún persistan jaguares en estos sitios dada la alteración que ha sufrido el hábitat (Ortega-Huerta y Medley, 1999).

Por el contrario, la mayoría de los registros actuales se concentran en áreas montañosas, principalmente en zonas poco accesibles y alejadas de grandes poblaciones, principalmente en la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas y Sierra Madre de Oaxaca; sin embargo, esta última presenta una alta tasa de deforestación de bosques tropicales y

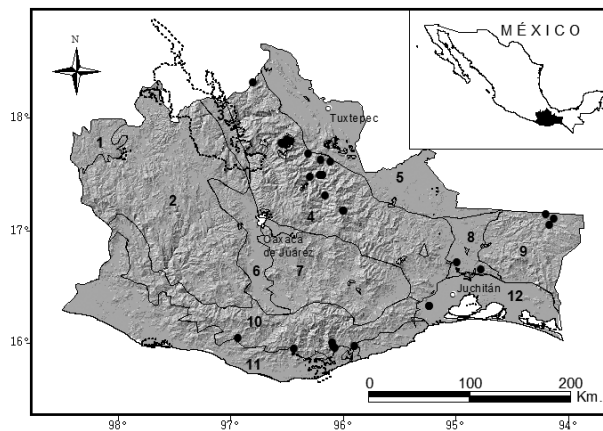


Figura 1. Distribución del jaguar en el estado de Oaxaca. Puntos, registros de jaguar (31), como en el Cuadro 1; polígonos en línea punteada, áreas naturales protegidas con decreto; línea continua, áreas comunales protegidas sin decreto. Subprovincias fisiográficas (Ortiz-Pérez et al., 2004). 1, Depresión del Balsas; 2, Montañas y valles del occidente de Oaxaca; 3, Fosa de Tehuacán; 4, Sierra Madre de Oaxaca; 5, Planicie costera del Golfo (Papaloapan y Coatzacoalcos); 6, Valles centrales de Oaxaca; 7, Montañas y valles del centro; 8, Depresión istmica de Tehuantepec; 9, Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas (región de los Chimalapas); 10, Sierra Madre del Sur; 11, Planicie costera del Pacífico y 12, Planicie costera de Tehuantepec.

templados maduros (3% promedio anual); esta pérdida de cobertura vegetal es causada por la agricultura tradicional de roza, tumba y quema, así como por la apertura de tierras dentro del bosque para el pastoreo de ganado (Gómez-Mendoza et al., 2006). Las tasas de deforestación para el estado sugieren una continua reducción y alteración del hábitat y modificación de paisajes naturales con los consecuentes efectos en la flora y fauna nativa. Otra de las actividades productivas de la Sierra Madre de Oaxaca y de la Sierra Madre del Sur es el cultivo de café; cuando el manejo es tradicional, la estructura de la cobertura arbórea se asemeja a la estructura del bosque primario, y permite la existencia de mamíferos medianos y grandes (Moguel y Toledo, 1999), muchos de los cuales son presa del jaguar.

Los registros se encontraron dentro de la Sierra Norte de Oaxaca-Mixe, Sierra Sur y Costa de Oaxaca y en la región Selva Zoque-La Sepultura, 3 de las regiones terrestres prioritarias propuestas por la Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad (CONABIO) debido al alto valor de conservación que presentan (Arriaga et al., 2000); sin embargo, en Oaxaca existen otras 6 regiones terrestres prioritarias sin datos de presencia del jaguar.

Distribución potencial del jaguar en Oaxaca. A pesar de los registros aquí presentados, aún resulta necesario confirmar su presencia en muchas otras áreas donde no se cuenta con información, pero sobre todo en aquellas donde no se

han llevado muestreos pero lo predice el modelo, como en la región de las Montañas y Valles del Occidente (Mixteca), Valles Centrales y en la región de Montañas y Valles del Centro que cuentan con áreas de vegetación conservada y con baja densidad poblacional humana. Asimismo, en las regiones que no han sido exploradas mastofaunísticamente, como las subprovincias Sierra Madre del Sur, Depresión del Balsas, Planicie costera del Golfo y el suroeste de Oaxaca en la Planicie costera del Pacífico (Briones-Salas y Sánchez-Cordero, 2004). Conforme se realicen muestreos en estos sitios se podrá obtener una mejor comprensión de la distribución y ecología del jaguar.

Las áreas predichas por el modelo presentan una gran cobertura forestal en buen estado de conservación (Fig. 2); aunado a ello, en estas áreas existen comunidades indígenas que de acuerdo con sus usos y costumbres conservan parte de su territorio intacto, como un área comunal protegida (ACP; Anta et al., 2007; Ortega del Valle et al., 2010).

La predicción de distribución potencial del jaguar en las subprovincias Montañas y Valles del Centro, Montañas y Valles del Occidente y Depresión del Istmo de Tehuantepec podría sustentar la propuesta de conectividad entre las poblaciones de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas con la Sierra Madre de Oaxaca y ésta con la Sierra Madre del Sur, como sugieren Rabinowitz y Zeller (2010). Será necesario confirmar la presencia de la especie en esta región para integrarla a planes de manejo y asegurar la funcionalidad del corredor. Por otra parte, el modelo de distribución potencial generado muestra semejanza con los modelos generados para el país (Rodríguez, 2008) en la Sierra Madre de Oaxaca, Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas y muestra diferencia en superficie con la Sierra Madre del Sur.

Estrategias de conservación del jaguar en Oaxaca. A pesar de que en el estado existen 9 áreas naturales protegidas bajo decreto, 7 con decreto federal y 2 con decreto estatal, con un total de 500 412 ha que corresponden al 5.3% del territorio oaxaqueño, en ninguna de ellas se encontraron registros de jaguar (Lira et al., 2005; Ramírez-Pulido y Martínez-Vázquez, 2007; Lira et al., 2008), posiblemente se debe a que estas áreas tienen fuertes problemas de conservación, como pérdida de hábitat, conflictos agrarios, presencia de narcotráfico, y de cacería de subsistencia y comercial que han diezmando por mucho su biodiversidad (Lira, 2006). Por tanto, el sistema nacional de las ANP no ofrece protección a las poblaciones de jaguares en Oaxaca, como sucede de manera similar con otros grupos de mamíferos, como los primates, que tienen también serios problemas de conservación (Ortiz-Martínez et al., 2008).

Por otro lado, existen grandes extensiones de tierra en el estado que no cuentan con un decreto federal o estatal (115 000 ha) como la región de Los Chimalapas y algunas

Cuadro 2. Registros de jaguar dentro y cerca de áreas comunales protegidas (ACP) en el estado de Oaxaca

Número Registro	Localidad (Región)	Área comunal protegida	Distancia en línea recta
A. Dentro			
7	Santiago Tlatepusco, San Felipe Usila (SMO)	Santiago Tlatepusco	
11	San Antonio del Barrio, San Felipe Usila (SMO)	San Antonio del Barrio	
12	San Pedro Tlatepusco, San Felipe Usila (SMO)	San Pedro Tlatepusco	
18	San Isidro Chacalapa (PCP)	San Isidro Chacalapa	
19	Finca Soconusco, Pluma Hidalgo (SMS)	Cafetal Soconusco	
23	El Porvenir, San Miguel Chimalapas (SMOCh)	El Porvenir	
26 y 27	Cerro Picacho, Totontepec Villa de Morelos (SMO)	Santa María Huitepec	
30	San Antonio del Barrio, San Felipe Usila (SMO)	San Antonio del Barrio	
B. Cercanos			
2	Chivela, Asunción Ixtaltepec (DIT)	Río Verde Tolistoque	8 km
3	Tehuantepec, Santo Domingo Tehuantepec (PCT)	Cerro de la Garza	13 km
4	Tehuantepec, Santo Domingo Tehuantepec (PCT)	Cerro de la Garza	13 km
6	Cascadas La Gloria, Santa María Xadani, San Miguel del Puerto (PCP)	San Isidro Chacalapa	14 km
10	Laaduú, La Esperanza, Santiago Comaltepec (SMO)	El Relámpago, Santiago Comaltepec	14 km
15	Santa María Xadani, San Miguel del Puerto (PCP)	San Isidro Chacalapa	11 km
16	Rancho el Mameyal, Santiago Comaltepec (SMO)	El Relámpago, Santiago Comaltepec	5 km

SMO, Sierra Madre de Oaxaca; PCP, Planicie costera del Pacífico; SMS, Sierra Madre del Sur; DIT, Depresión Istmica de Tehuantepec; PCT, Planicie costera de Tehuantepec; SMOCh, Sierra Madre del sur de Oaxaca y Chiapas.

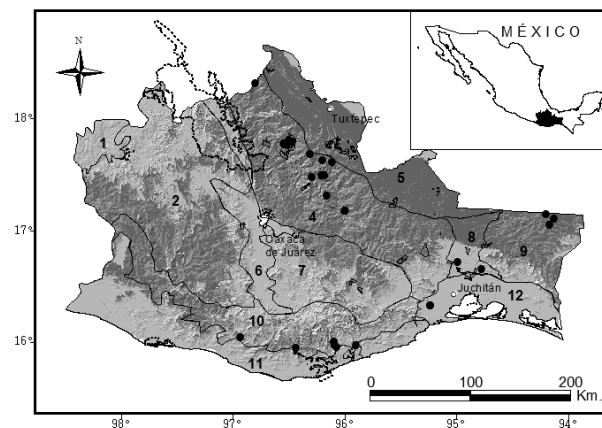


Figura 2. Distribución potencial del jaguar en Oaxaca predicha por el programa MaxEnt. Los puntos corresponden a los registros obtenidos para la especie. Zona sombreada, área de distribución potencial \geq al 50% de probabilidad de presencia. Subprovincias fisiográficas, como en figura 1. Las Áreas Naturales Protegidas se indican con línea punteada.

más en la Sierra Madre de Oaxaca, Planicie costera del Pacífico y Sierra Madre del Sur, donde las comunidades indígenas oaxaqueñas están conservando los recursos naturales de sus terrenos. Estas iniciativas y prácticas datan ya de hace muchos años y tienen como único fin la conservación de sus ecosistemas y la protección de la biodiversidad en la que ellos se asientan. La mayoría de los

registros obtenidos para el jaguar se encontraron dentro de terrenos comunales protegidos, o bien, a menos 15 km de distancia. Esto demuestra que esta estrategia resulta ser muy útil para la conservación de esta especie (Anta et al., 2007; Figel et al., 2009; Ortega-del Valle et al., 2010). En los estatutos de todas estas comunidades se manifiesta la conservación de la cobertura vegetal, de sus mantos acuíferos y la prohibición de la cacería, no sólo del jaguar sino de la gran mayoría de las especies animales que habitan su territorio.

Tal es el caso del sistema comunal de áreas protegidas de Santa María Huatulco y el sistema para la conservación de la biodiversidad de varias comunidades de la cuenca del río Copalita, ambas en la Planicie costera del Pacífico. Santiago Comaltepec, el ejido de San José Río Manso e Ixtlán de Juárez, por mencionar sólo algunas de la región Sierra Madre de Oaxaca, o bien, la Congregación de la Fortaleza, en el municipio de Santa María Chimalapa de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas.

El problema con la ganadería. Al igual que en otras regiones del país, el conflicto entre el jaguar y la ganadería resulta relevante en el área de distribución de la especie en Oaxaca. A pesar de que las principales áreas ganaderas del estado se encuentran en la región de la Planicie costera y Ejes plegados del Golfo (Papaloapan; INEGI, 2007), no se encontraron registros de la especie en ésta. En cambio, muchos de los registros de jaguar (50%) en la región de la Sierra Madre de Oaxaca, Sierra Sur y Planicie costera

del Pacífico, y Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas se basan en restos biológicos de jaguares cazados por habitantes locales a pesar de no ser zonas propiamente ganaderas. Esto se debe básicamente a los conflictos por la depredación a baja escala de ganado doméstico (equino, bovino y ovino) que suele ocasionar el jaguar, como principal consecuencia de la disminución de sus presas naturales (venados, pecaríes, tepezcuíntles, agutíes, tapires, hocofaisanes, tortugas, etc.). Ante la falta de apoyo para proteger su ganado, los comuneros de Oaxaca a menudo se ven forzados a cazar estos depredadores. Si bien es cierto que la ganadería no se practica de manera extensiva en las áreas de distribución del jaguar en Oaxaca, sí se apoya a las comunidades indígenas con algunas cabezas de ganado, que son pastoreadas en zonas de bosque y selvas del estado.

Se ha considerado que la depredación de ganado por el jaguar, o cualquier otro carnívoro, puede estar ocasionada por una serie de factores: 1), el comportamiento innato y aprendido de los carnívoros, al desaparecer sus presas naturales; 2), el estado de salud de cada carnívoro; 3), las prácticas ganaderas y agropecuarias y 4), la abundancia y distribución de las presas naturales. Cuando se examina el porqué de la pérdida de ganado a consecuencia de los carnívoros, es mejor considerar simultáneamente estos factores interrelacionados (Polisar, 2002).

El conflicto humano-carnívoro en las regiones de Oaxaca donde el jaguar existe se reduciría en gran medida con un buen manejo estabulado del ganado, aunado a programas de educación ambiental que proporcionen información a las comunidades rurales sobre la importancia de ésta y otras especies de fauna silvestre, así como a una sustentabilidad de la cacería de sus presas potenciales.

Finalmente, entre los factores limitantes en la conservación de la especie para Oaxaca también se encuentra, sin lugar a dudas, la fragmentación del hábitat. No obstante, se puede mencionar que en los alrededores de la mayor parte de los registros encontrados aún existe una amplia zona con cobertura vegetal en buen estado de conservación. Estos sitios se encuentran cercanos a bloques de vegetación primaria, como bosque mesófilo de montaña, bosque tropical perennifolio, bosque tropical subperennifolio y bosque tropical caducifolio, principalmente en la Sierra Madre de Oaxaca, la Sierra Madre del Sur y la Sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas, mismas que pueden estar albergando un importante número de individuos de jaguar.

Resulta necesario realizar estudios sobre estimaciones poblacionales del jaguar y con ello obtener bases para la conservación de este carnívoro en el estado, así como formular y poner en marcha medidas de manejo de animales problema, enfatizando en la relación entre ganaderos y el jaguar (Hernández, 1992; Miller y Rabinowitz, 2002). Además, habrá que destacar la importancia de la especie

en programas de conservación que necesitan ser aplicados en el estado, y utilizar al jaguar como especie focal (Miller y Rabinowitz, 2002).

Agradecimientos

El trabajo se realizó con el apoyo financiero parcial de la Secretaría de Investigación y Posgrado del IPN (SIP 20050547; SIP 20060058; SIP 20070443); de COINBIO (NF/CO/OAX/050/A/150/2005) y del programa Bosques Mexicanos: selva zoque, de WWF- México. Agradecemos a E. Duran, D. Bray, J. Figel y J. Prisciliano-Vásquez, del CIIDIR-Oaxaca, IPN, Universidad Internacional de Florida y Geoconservación, A.C., por aportar amablemente información de los registros de jaguar obtenidos durante su proyecto de investigación en la Región de la Chinantla (Sierra Madre de Oaxaca) bajo el apoyo financiero de U.S. Fish & Wildlife Service (CFDA 15.641) y la Secretaría de Investigación y Posgrado, IPN y al convenio CIIDIR-Oaxaca/ Geoconservación, A.C. M. Peralta y M. Luna Krauletz aportaron información adicional de las regiones Mixe y Chinantla alta, respectivamente. M. Briones-Salas, a la Comisión de Operación y Fomento a las Actividades Académicas y la beca de Estímulos al Desempeño de la Investigación, ambas del IPN, así como al Sistema Nacional de Investigadores por su apoyo.

Literatura citada

- Anta, F. S., I. Piña, B. G. Sánchez, R. F. García, B. Gutiérrez y G. Sánchez. 2007. Estrategias para la conservación de áreas naturales protegidas en el estado de Oaxaca. Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. <http://www.ine.gob.mx/ueajei/publicaciones/gacetitas/275/oaxaca.html>; última consulta: 18.VIII.2008.
- Aranda, M. 1994. Diferenciación entre las huellas de jaguar y puma: un análisis de criterios. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 63:75-78.
- Aranda, M. 1996. Distribución y abundancia del jaguar, *Panthera onca* (Carnívora: Felidae) en el estado de Chiapas, México. *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) 68:45-52.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México. 212 p.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (Coordinadores). 2000. Regiones Terrestres Prioritarias de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, Mapa vectorial. México, D. F.
- Briones-Salas, M. y V. Sánchez- Cordero. 2004. Mamíferos. *In* Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología,

- UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund. México, D. F. p. 43-54.
- Brown, D. E. y C. A. López-González. 2000. Notes on the occurrences of jaguars in Arizona and Mexico. *The Southwestern Naturalist* 45:537-546.
- Brown, D. E. y C. A. López-González. 2001. *Borderland jaguars*. University of Utah Press, Salt Lake City. 170 p.
- Ceballos, G., C. Chávez, S. Blanco, R. Jiménez, M. López, O. Moctezuma, V. Tamez y M. Valdez. 2006. Áreas prioritarias para la conservación. In *Memorias del Primer simposio: El jaguar mexicano en el siglo XXI: situación actual y manejo*, C. Chávez y G. Ceballos (eds.). Cuernavaca, Morelos, 15 al 17 de octubre de 2005. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Alianza. p. 13-19.
- Cervantes, F. A. y L. Yépez. 1995. Species richness of mammals from the vicinity of Salina Cruz, coastal Oaxaca, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 66:113-122.
- CITES (Convenio Internacional de Especies Amenazadas). 2008. Apéndices I, II and III. Geneva. 47 p.
- Chávez-Tovar, C., J. M. Aranda y G. Ceballos. 2006. *Panthera onca*. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coords.). Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. p. 367-370.
- Elith, J., C. H. Graham, R. P. Anderson, M. Dudík, S. Ferrier, A. Guisan, R. J. Hijmans, F. Huettmann, J. R. Leathwick, A. Lehmann, J. Li, L. G. Lohmann, B. A. Loiselle, G. Manion, C. Moritz, M. Nakamura, Y. Nakazawa, J. Mc. Overton, A. T. Peterson, S. J. Phillips, K. Richardson, R. Scachetti-Pereira, R. E. Schapire, J. Soberón, S. Williams, M. S. Wisz y N. E. Zimmermann. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29:129-151.
- Figel, J., E. Durán, D. Barton y J. R. Prisciliano-Vázquez. 2009. New jaguar records from montane forest at a priority site in southern Mexico. *CATnews* 50:14-15.
- Goldman, E. A. 1943. The races of the ocelot and margay in Middle America. *Journal of Mammalogy* 24:372-385.
- Gómez-Mendoza, L., E. Vega-Peña, M. Ramírez, J. L. Palacio-Prieto y L. Galicia. 2006. Projecting land-use change processes in the Sierra Norte of Oaxaca, Mexico. *Applied Geography* 26:276-290.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:244-246.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, vols. I y II, segunda edición. Wiley, New York. 600 + 90, 1181 + 90 p.
- Hernández, A. 1992. Los carnívoros y sus perspectivas de conservación en las áreas protegidas de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 54:1-23.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones y A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. In *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22:415-427.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2007. VIII censo agrícola, ganadero y forestal. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes.
- IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2010. Red list of threatened species. IUCN, Gland. www.iucnredlist.org; última consulta: 5.V. 2010.
- Lira, I. 2006. Abundancia, densidad, preferencia de hábitat y uso local de los vertebrados en Tuza de Monroy, Santiago Jamiltepec, Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología* 10:6-31.
- Lira, I., E. M. Camacho y C. Hernández-Santiago. 2008. Mamíferos de la bahía y microcuenca del río Cacaluta, Santa María Huatulco, Oaxaca. In *Diagnóstico de los recursos naturales de la bahía y microcuenca de Cacaluta*, J. M. Domínguez-Licona (ed.). Instituto de Ecología, Universidad del Mar, Oaxaca, México. p. 267-280.
- Lira, I. y G. Ramos-Fernández. 2007. Situación del jaguar en la región de los Chimalapas, Oaxaca. In *Conservación y manejo del jaguar en México: estudios de caso y perspectivas*, G. Ceballos, C. Chávez, R. List, y H. Zarza (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Alianza WWF-Telcel/Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 71-80.
- Lira, I., L. Mora, E. M. Camacho y E. Galindo. 2005. Mastofauna del cerro de La Tuza, Oaxaca. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9:6-20.
- Luna, K. M. 2008. Conservación de carnívoros en el área comunal protegida de Santiago Comaltepec, Sierra Madre de Oaxaca, México. Tesis, Maestría Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca, IPN, Oaxaca. 89 p.
- McCain, E. B. y J. L. Childs. 2008. Evidence of resident jaguars (*Panthera onca*) in the southwestern United States and the implications for conservation. *Journal of Mammalogy* 89:1-10.
- Miller, B. y A. Rabinowitz. 2002. ¿Porqué conservar el jaguar? In *El Jaguar en el nuevo milenio*, R. A. Medellín, C. Equihua, C. Chetkiewics, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber (comps.) Fondo de Cultura Económica/ Universidad Nacional Autónoma de México/ Wildlife Conservation Society, México, D. F. p. 303-315.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Ortega del Valle, D., G. Sánchez, C. Solano, M. Huerta, V. Meza

- y C. Galindo-Leal. 2010. Áreas de conservación certificadas en el estado de Oaxaca. World Wildlife Fund/ Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, SEMARNAT, Oaxaca, Oaxaca. 34 p.
- Ortega-Huerta, M. A. y K. E. Medley. 1999. Landscape analysis of jaguar (*Panthera onca*) habitat using sighting records in the Sierra Tamaulipas, Mexico. *Environmental Conservation* 26:257-269.
- Ortiz-Martínez, T., V. Rico-Gray y E. Martínez-Meyer. 2008. Predicted and verified distributions of *Ateles geoffroyi* and *Alouatta palliata* in Oaxaca, Mexico. *Primates* 49:186-194.
- Ortiz-Pérez, M. A., J. R. Hernández-Santana y J. M. Figueroa-Mah-Eng. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. In *Biodiversidad de Oaxaca*, A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund, México, D. F. p. 43-54.
- Palacio, J. L., G. Bocco, A. Velázquez, J. F. Mass, F. Takaki, A. Victoria, L. Luna, G. Gómez, J. López, M. Palma, I. Trejo, A. Peralta, J. Prado, A. Rodríguez, R. Mayorga y F. González. 2000. La condición actual de los recursos forestales de México: resultados del Inventario Nacional Forestal 2000. *Boletín del Instituto de Geografía* 43:183-203.
- Pawar, S., M. S. Koo, C. Kelley, M. F. Ahmed, S. Chaudhuri y S. Sarkar. 2007. Conservation assessment and prioritization of areas in northeast India: priorities for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 36:346-361.
- Phillips, S. J., R. P. Anderson y R. E. Schapire. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190:231-259.
- Polisar, J. 2002. Componentes de la base de presas de jaguar y puma en Piñero, Venezuela. In *El jaguar en el nuevo milenio*, R. A. Medellín, C. Equihua, C. Chetkiewicz, P. Crawshaw, A. Rabinowitz, K. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber (comps.). Fondo de Cultura Económica/ Universidad Nacional Autónoma de México/Wildlife Conservation Society, México, D. F. p. 151-182.
- Rabinowitz, R. A. y J. R. Nottingham. 1986. Ecology and behavior of the jaguar (*Panthera onca*) in Belize, Central America. *Journal of Zoology* 210:149-159.
- Rabinowitz, A. y K. A. Zeller. 2010. A range-wide model of landscape connectivity and conservation for the jaguar, *Panthera onca*. *Biological Conservation* 143:939-945.
- Ramírez-Pulido, J. y J. Martínez-Vázquez. 2007. Diversidad de los mamíferos de la Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán, Puebla-Oaxaca, México. Informe final. Proyecto Núm.BK022, SNIB-CONABIO, México, D. F. 16 p.
- Rodríguez, C. 2008. Distribución potencial de jaguar (*Panthera onca*) en México: identificación de zonas prioritarias para su conservación. Tesis, Maestría Universidad Autónoma de Baja California, La Paz. 72 p.
- Sanderson, E. W., C. L. B. Chetkiewicz, R. A. Medellín, A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson y A. B. Taber. 2002. Un análisis geográfico del estado de conservación y distribución de los jaguares a través de su área de distribución. In *El jaguar en el nuevo milenio*, R. A. Medellín, C. Equihua, C. L. B. Chetkiewicz, P. G. Crawshaw Jr., A. Rabinowitz, K. H. Redford, J. G. Robinson, E. W. Sanderson y A. B. Taber (comps.). Fondo de Cultura Económica, Universidad Nacional Autónoma de México, Wildlife Conservation Society, México, D. F. p. 551-600.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2002. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-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. 85 p.
- Seymour, K. L. 1989. *Panthera onca*. *Mammalian species* 340:1-9.
- Soberón, J. y A. T. Petterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2:1-10.
- Tewes, M. E. y D. D. Everett. 1982. Status and distribution of the endangered ocelot and jaguarundi in Texas. In *Cats of the world: biology, conservation and management*, S. D. Miller y D. D. Everett (eds.). National Wildlife Federation, Washington, D.C. p. 147-158.
- Trejo, I. 2004. Clima. In *Biodiversidad de Oaxaca*, A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund, México, D. F. p. 67-85.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. In *Biodiversidad de Oaxaca*, A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, UNAM/Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/World Wildlife Fund, México, D. F. p. 105-117.



Caracterización biogeográfica de la Faja Volcánica Transmexicana y análisis de los patrones de distribución de su mastofauna

Biogeographic characterization of the Transmexican Volcanic Belt and analysis of the distributional patterns of the mammal fauna

Niza Gámez¹✉, Tania Escalante¹, Gerardo Rodríguez², Miguel Linaje³ y Juan J. Morrone¹

¹Museo 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.

²Unidad de Geomática, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-275, 04510 México, D. F., México.

³Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

✉ nizagt@gmail.com

Resumen. La provincia de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) está reconocida como centro de diversificación, endemismo y transición biogeográfica. Debido a su heterogeneidad ambiental, origen geológico complejo e intrincados patrones de distribución, aún no existe acuerdo en cuanto a su delimitación geográfica y la diferenciación ecológica y biogeográfica de su biota. Para realizar la caracterización de la provincia y de las unidades que la conforman y analizar los patrones de distribución de su mastofauna, a partir de los límites geográficos y lista de especies, se realizó un análisis espacial de su geología, altitud, clima y tipo de vegetación. Asimismo, se analizaron los patrones de riqueza y endemismo asociados con diferentes variables ambientales; esto último, a partir de modelos de nicho ecológico. Se caracteriza la FVT como una unidad biogeográfica con 2 distritos (este y oeste), donde la vegetación y la altitud son las variables que mejor explican la distribución de riqueza y endemismo de su mastofauna y la porción más relevante el bosque de pino-encino de los 2 000 a los 3 000 metros. La mayor riqueza de especies se presenta en los órdenes Rodentia y Chiroptera; 12 de los 13 géneros de mamíferos endémicos de México tienen representación en la FVT y se registran 14 especies endémicas de la provincia, en su mayoría roedores.

Palabras clave: biogeografía, Mammalia, provincia biótica, riqueza, modelos de nicho ecológico, Eje Neovolcánico.

Abstract. The Transmexican Volcanic Belt (TVB) is recognized as a center of diversification, endemism and biogeographic transition. Due to its environmental heterogeneity, complex geological origin and intricate distributional patterns, there is no consensus on its geographic delimitation and the ecological and biogeographic differentiation of its biota. We undertook a spatial analysis of the geology, altitude, climate and vegetation types, and the richness and endemism patterns associated, with the aim of characterizing the province and the units within it. We also analyzed the distributional patterns of the mammal fauna, based on ecological niche models of the species. The TVB is characterized as a biogeographic unit, with 2 districts (east and west), where vegetation and altitude explain the distribution of richness and endemism of the mammal fauna, and the pine-oak forest from 2 000 to 3 000 m is the most relevant portion. The highest species richness is found in orders Rodentia and Chiroptera; 12 out of the 13 mammal genera endemic to Mexico are represented in the TVB, and 14 endemic species are registered for the province, mostly rodents.

Key words: biogeography, Mammalia, biotic province, richness, ecological niche models, Neovolcanic Belt.

Introducción

En la naturaleza, las especies no están distribuidas al azar, sino que exhiben patrones de distribución donde taxones diferentes se encuentran en un mismo espacio y tiempo como resultado de procesos históricos y ecológicos comunes (Morrone, 2009). El reconocimiento de las unida-

des biogeográficas conocidas como componentes bióticos brinda información sobre el proceso evolutivo de las biotas y de las áreas que ocupan. Para que estas unidades constituyan entidades naturales, deben estar sustentadas por patrones de homología biogeográfica, es decir, basarse en la distribución simpátrida de especies endémicas, que pese a tener historias de vida y relaciones filogenéticas independientes, están en simpatria como resultado de procesos biogeográficos comunes (Morrone, 2001, 2004; Escalante, 2009). De manera similar a la sistemática, donde las homo-

logías sucesivamente anidadas permiten el reconocimiento de esquemas jerarquizados, el reconocimiento de homologías biogeográficas sucesivamente anidadas permite proponer esquemas de regionalización biogeográfica (Escalante, 2009).

La gran complejidad biogeográfica del territorio mexicano ha promovido el establecimiento de múltiples esquemas de regionalización en los que se reconoce la existencia de una unidad biogeográfica correspondiente a la provincia de la Faja Volcánica Transmexicana (FVT) (Simpson, 1964; Wilson, 1974; Pagel et al., 1991; Kaufman, 1995; Brown y Lomolino, 1998; Morrone, 2005, 2010). La FVT es un conjunto de cordilleras de volcanes alineados sobre una franja que cruza el territorio mexicano de oeste a este, desde Cabo Corrientes, Nayarit hasta la sierra Chinconquaco, Veracruz (Ferrusquía-Villafranca, 2007), que se localiza principalmente entre los 19 y 21° de latitud norte y entre los 1 500 y 3 000 m de altitud (Ferrusquía-Villafranca, 2007). Esta unidad se reconoce como centro de diversificación, endemismo y transición biogeográfica para una gran variedad de taxones (Smith, 1941; Goldman y Moore, 1946; Halffter, 1976; Ramamoorthy et al., 1998; Challenger, 1998; Morrone, 2005, 2010). La faja de volcanes que conforman la FVT, aún en actividad, se ha formado durante los últimos 19 millones de años, a lo largo de 4 grandes episodios de vulcanismo que afectaron de manera asincrónica el territorio, primero en el oeste y tardíamente en el este; sin embargo, los más prominentes se produjeron en los últimos 3 millones de años (Espinosa y Ocegueda, 2007). Esta asincronía geológica se ve igualmente reflejada en la distribución no homogénea de su riqueza y endemismos (Villaseñor y Ortiz, 2007).

Pese a que la FVT se reconoce como una unidad biogeográfica, su historia geológica y climática, y la distribución de sus especies, la hacen una de las provincias biogeográficas más heterogéneas y complejas del país (Espinosa y Ocegueda, 2007). Dicha complejidad ha sido identificada por diversos autores, quienes han detectado relaciones múltiples con otras provincias en porciones de su territorio (Corona et al., 2007; Navarro-Sigüenza et al., 2007; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007), elevado número de nodos biogeográficos, producto de su condición transicional entre 2 reinos (Luna et al., 2000; Álvarez-Mondragón y Morrone, 2004; Escalante et al., 2004; Morrone y Gutiérrez, 2005; Corona et al., 2007; Morrone, 2010); así como inconsistencias en los criterios de delimitación y límites geográficos (Escalante et al., 2007) (Cuadro 1).

El hecho de que los mamíferos se encuentren distribuidos ampliamente en el territorio, estén bien representados en las colecciones (Escalante et al., 2007), presenten gran diversidad y endemismos y exhiban intrincados patrones de distribución (Dice, 1943; Goldman y Moore, 1946; Rami-

rez-Pulido y Castro-Campillo 1990, 1993; Fa y Morales 1991; Morrone y Escalante, 2002; Escalante et al., 2003, 2007), los hace un buen modelo para aproximarse a la historia biogeográfica de la FVT. Existen diversos trabajos que analizan la mastofauna de la FVT. Entre los enfocados al análisis de patrones de distribución, sobresalen los de Fa y Morales (1991) y Escalante et al. (2007). Fa y Morales (1991) realizaron la caracterización de la mastofauna y sus patrones de distribución; sin embargo lo hicieron a partir de los registros puntuales de recolección y un escenario geográfico que excede los límites de la provincia, un cuadrante geográfico ubicado entre los 17.5°-21.5° N y 106°-96.5° O. Dicho cuadrante representa una área no natural ya que incluye porciones territoriales que forman parte de otras unidades biogeográficas (Simpson, 1964; Wilson, 1974; Pagel et al., 1991; Kaufman, 1995; Brown y Lomolino, 1998; Morrone, 2005). Así pues, la delimitación de Fa y Morales (1991) induce la inclusión de taxones característicos de otras provincias, cuyas distribuciones coinciden de manera marginal con la FVT, alterando el reconocimiento de patrones de la mastofauna en la provincia. Por ello, resulta necesario actualizar la información acerca de los patrones de distribución de los mamíferos de la FVT, a partir de una delimitación geográfica natural (Escalante et al., 2007).

Por su parte, a partir de un análisis de parsimonia de endemismos (PAE) de los registros de mamíferos en la FVT, Escalante et al. (2007) redefinieron los límites de la provincia mediante una cota altitudinal de 1 000 m, así como la lista de especies que conforman su mastofauna, al eliminar los elementos marginales. Estos mismos autores detectaron 2 unidades biogeográficas, este y oeste, las cuales sugirieron que fueran consideradas distrito biogeográfico (Fig. 1). Es importante mencionar que esta distinción biótica, entre la porción este y oeste de la provincia, ya había sido registrada por otros autores para diversos grupos taxonómicos (Cuadro 1), por lo que la caracterización de ambas porciones como subunidades parece necesaria para corroborar la naturalidad biogeográfica de la propuesta.

Dentro del ambiente físico se pueden encontrar varios factores que influyen en la riqueza de especies de un área determinada, entre los que se encuentran la latitud, la altitud, la temperatura, la diversidad de hábitat, entre otros (Patterson et al., 1989). Dado que las especies presentan una distribución espacial limitada, el número de especies se modifica con cambios en estas variables, lo que resulta en diferentes patrones geográficos (Iloldi, 1994; Peterson y Holt, 2003).

A lo largo de los últimos años se han desarrollado diversas aplicaciones geográficas, las cuales ofrecen nuevas posibilidades para el entendimiento de la diversidad

Cuadro 1. Resumen de los distintos trabajos que analizan los patrones de la biodiversidad en la Faja Volcánica Transmexicana

<i>Citas</i>	<i>Taxones</i>	<i>Enfoque/ metodología</i>	<i>Elementos biogeográficos identificados</i>	<i>Interpretación biogeográfica</i>
Fa y Morales, 1991	Mamíferos	Revisión de la diversidad, patrones ecológicos análisis complementariedad	Patrón de diversidad de la mastofauna detectando 2 áreas de concentración de taxones, una al O y otra en al SE. Patrón de diversidad de este a oeste en Rodentia, Lagomorpha y Artiodactyla; distribución más o menos homogénea en la parte centro-este, para Carnivora e Insectívora. Patrón de endemismo asociado con la parte central del polígono y las altitudes de 2000-3000 m.	Identificación de 3 unidades, de acuerdo con la composición de la fauna: SO, N-centro y E.
Ferrari et al., 2000	-	Geológico	Evolución geológica progresiva, del Mioceno medio al Holoceno y de ONS a ESE, identificando 3 periodos: 1) Mioceno tardío (aprox. hace 13.8 Ma), afectando porciones este y centro; 2) Plioceno inferior (hace 5 Ma. aprox), afectando nuevamente porciones este y centro; y 3) Plioceno tardío-Cuaternario (aprox. 2 Ma), impactando principalmente el sector este del polígono.	-
Luna et al., 2000	Plantas vasculares	Panbiogeografía (análisis de trazos con PAE)	Nueve trazos generalizados y 1 nodo en el E.	-
Álvarez-Mondragón y Morrone, 2004	Aves	Panbiogeografía (análisis de trazos)	Siete trazos generalizados, 1 nodo O (Jalisco), 1 nodo centro (Edo. Méx) y 1 nodo E (N Oaxaca).	-
Escalante et al., 2004	Mamíferos neárticos	Panbiogeografía (análisis de trazos)	Cuatro trazos generalizados, 3 nodos: 2 en centro, 1 en centro-E y 1 en E	Los nodos encontrados son evidencia de un área bióticamente compleja, en la que se ha registrado una activa diversificación de los mamíferos.
Morrone y Gutiérrez, 2005	Pulgas (Siphonaptera)	Panbiogeografía (análisis de trazos)	Veintidos trazos generalizados, 11 nodos en la porción centro-E, 1 en centro y 2 en centro-O.	Dado que la mayoría de los nodos en el país se encuentran en la FVT, 14 de 26, ésta es una zona compleja y evolutivamente activa
Fuller et al., 2006	Mamíferos no voladores	Análisis de complementariedad y rareza	Presencia de 99 especies.	-

Cuadro 1. Continúa

<i>Citas</i>	<i>Taxones</i>	<i>Enfoque/ metodología</i>	<i>Elementos biogeográficos identificados</i>	<i>Interpretación biogeográfica</i>
Alcántara y Paniagua, 2007	Plantas endémicas	Análisis de diversidad y de complementariedad	Patrón de endemismo asociado con cota altitudinal de 1 500-2 500 m. Patrón de rareza coincidente con patrón de riqueza. Zonas con mayor riqueza de especies endémicas en la porción centro-E (10-18 taxones) y O (5-14 taxones).	-
Contreras-Medina et al., 2007	Gimnospermas	Análisis de similitud (UPGMA)	Distribución de los taxones en 2 agrupaciones de áreas: centro y centro-E.	-
Corona et al., 2007	Coleoptera	Panbiogeografía (análisis de trazos con PAE)	Tres trazos generalizados.	La porción NE de la FVT (Puebla) se encuentra relacionada con la Sierra Madre Oriental, la SE con la Sierra Madre del Sur, la S-centro con la cuenca del Balsas, y la NO con la Sierra Madre Occidental y Costa del Pacífico mexicano.
Escalante et al., 2007	Mamíferos terrestres	Panbiogeografía (PAE)	Cladograma identificando 2 agrupaciones de áreas: E y O.	Reconocimiento de 2 unidades biogeográficas mayores: E y O.
Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007	Anfibios y reptiles	Revisión de la diversidad	Patrón de diversidad beta de herpetofauna de E-O; gradiente de riqueza de endemismos de reptiles de O-E; gran concentración de anfibios endémicos en SE de la provincia.	Riqueza y endemismos heterogéneamente distribuidos. La FVT no puede ser considerada como una provincia biótica natural.
Lozano-García y Ceballos-Ferriz, 2007		Paleobotánico	Gran parte del Cenozoico (previo a la formación de la FVT), climas más húmedos que los actuales; condiciones más frías durante la formación de la FVT, resultado de aumento en el intemperismo y la reducción en los niveles de CO ₂ ; y aproximadamente 3.5 Ma, cambio en el patrón de circulación atmosférica y mezcla de elementos bióticos neotropicales y neárticos.	-
Navarro-Sigüenza et al., 2007	Aves	Panbiogeografía (PAE)	Cladograma identificando 2 agrupaciones de áreas: E y O; 2 zonas de alta riqueza de especies: E (Veracruz) y O (Nayarit- Jalisco) y gradiente de endemismos de E a O.	Reconocimiento de 2 unidades biogeográficas mayores –E y O– relacionadas con la geomorfología, condiciones ecológicas actuales y zonas de contacto biótico al redor.

Cuadro 1. Continúa

<i>Citas</i>	<i>Taxones</i>	<i>Enfoque/ metodología</i>	<i>Elementos biogeográficos identificados</i>	<i>Interpretación biogeográfica</i>
Toledo et al., 2007	Cerambycidae (Coleoptera)	Panbiogeografía (análisis de trazos)	Dos trazos generalizados en bosques montanos.	Presencia de trazos, soporta la hipótesis de que es un área compleja donde elementos bióticos de distinto origen se superponen.
Velasco de León et al., 2007	-	Paleontológico	Afinidad del registro en 3 bloques: oriental (Pue- Tlax-Ver), central (cuenca de México-EdoMex-Hgo-Gto-Mich-Mor-Qro) y occidental (Col-Jal-Nay).	Identificación de 3 principales agrupaciones de áreas: E, centro y O.
Villaseñor y Ortiz, 2007	Asteraceae	Revisión de la diversidad	Patrón de endemismos para Asteraceae, de O a E; identificación de 2 áreas con gran riqueza de endemismos, 1 en Veracruz y 1 en Jalisco; patrón de endemismos para musgos en el E.	La riqueza y los endemismos asociados con la porción occidental, geológicamente más antigua.
García-Marmolejo et al., 2008	Mamíferos neotropicales	Panbiogeografía (análisis de trazos)	Un nodo centro-O (Michoacán) y otro en el E (Veracruz).	-
Escalante et al., 2009		Análisis de endemidad (NDM)	Identificación de 2 áreas de endemismo que incluyen territorios de la FVT, una en la porción E y otra en la parte O de la provincia.	Dos diferentes áreas asignadas a la categoría de distrito.

biológica (Peterson et al. 2003). Tal es el caso de los Sistemas de Información Geográfica (SIG), que han hecho posible la construcción de mapas utilizando información geográfica precisa y relacionarlos con las áreas de riqueza de especies, prioridades de conservación, entre otras. De igual forma, los modelos de nicho ecológico o modelos de distribución potencial representan una herramienta útil en biogeografía, ecología y conservación (Peterson et al., 1999; Anderson et al., 2002), ya que brindan aproximaciones que combinan datos de la presencia de especies con variables ambientales (temperatura, precipitación, tipos de vegetación, elevación, entre otras) para crear modelos de distribución relacionados con estimadores ambientales (Edith y Leathwick, 2009). Este tipo de modelos permite conjuntar los factores que definen el hábitat, con el fin de realizar un análisis más completo sobre la distribución de las especies e, identificar, a partir de éste, los patrones de distribución (Illoldi et al., 2008).

En esta contribución se pretende identificar y actualizar, mediante el uso de un SIG y modelos de distribución potencial, la información acerca de los patrones biogeográficos (endemismo, riqueza latitudinal, riqueza altitudinal y

de tipo de hábitat) de los mamíferos terrestres en la provincia de la FVT, dentro de los límites que sugieren Escalante et al. (2007). Asimismo, se caracterizan los distritos propuestos por estos autores; a partir de ello y de una revisión acerca de los trabajos biogeográficos realizados en la zona, se discute la validez de subdividir la FVT en 2 distritos.

Materiales y métodos

Para definir el área de estudio se eligió como mapa base la propuesta de la FVT de Escalante et al. (2007), desarrollada a partir de criterios morfotectónicos y mastofaunísticos, y se analizaron los patrones de distribución (riqueza y endemismos) de la mastofauna de la provincia. El universo taxonómico empleado fue la lista de especies identificadas por Escalante et al. (2007) como la mastofauna de la provincia, la cual incluye 152 especies y excluye los taxones con distribución marginal en la FVT.

El análisis de la distribución de los taxones se desarrolló a partir de modelos de distribución potencial de cada una de las especies; dichos modelos fueron generados a partir de ejemplares de colecciones, de la literatura y

de una base de datos con 19 058 registros, compilada en el Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica del Instituto de Biología, UNAM (Sánchez-Cordero et al., 2005), siguiendo la nomenclatura de Ramírez-Pulido et al. (2005). Además de lo antes mencionado, en la generación de los modelos se utilizaron mapas digitales de variables ambientales (elevación, pendiente, aspecto, parámetros climáticos y vegetación) y el modelador GARP (Genetic Algorithm for Rule-set Production) (Stockwell, 1999). Más detalles acerca de la metodología empleada pueden consultarse en Escalante et al. (2007).

Para identificar los patrones de la mastofauna, se contrastó el comportamiento espacial de los distintos modelos de distribución de las especies con información digitalizada de información geológica (Marín y Torres-Ruata, 1990), topográfica (modelo de digital de elevación, Conabio, 1997; www.conabio.gob.mx), climatológica (Conabio, 1998; www.conabio.gob.mx), uso de suelo y vegetación (Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990, www.conabio.gob.mx) y vegetación transformada (INEGI e IG, UNAM, 2000). La visualización y las operaciones entre los mapas se realizó utilizando el programa ArcView 3.2 (ESRI, 1999).

Para identificar los patrones de riqueza y endemismos, cada modelo de distribución potencial fue superpuesto al mapa base y a una cuadrícula de 0.5° de latitud x 0.5° de longitud (70 cuadros) y se cuantificó la riqueza total (diversidad gama, de toda el área de estudio) y el número de especies por cada cuadro (diversidad alfa). Es importante aclarar que todos los cuadros fueron tratados igual, independientemente del área de intersección con el mapa base. Con el fin de resumir la información y facilitar su visualización, los cuadros fueron categorizados de acuerdo con el número de especies en 5 clases iguales de intervalos iguales; asimismo, se hizo una descripción de la composición de la mastofauna, para lo cual se cuantificó la representatividad de cada uno de los géneros en los valores de riqueza y endemismo.

Para describir la distribución de la riqueza de especies y de endemismos en términos de la altitud se superpuso el modelo de elevación al polígono de la FVT, previamente dividido en 8 intervalos cada 500 m, con los modelos de distribución potencial de cada especie. Para cada intervalo, se calculó la riqueza de especies y endemismos y la representatividad numérica de éstas por orden.

Para el caso de la variable latitud, el mapa base de la FVT se dividió en 5 bandas, de los $18^\circ30'$ a los $21^\circ00'$, donde cada una de éstas abarca intervalos de $30'$. Se calculó el área total y el número de especies coincidentes (riqueza absoluta) en las 5 bandas, así como la riqueza relativa –porcentaje de especies de acuerdo con el porcen-

taje de área que ocupa cada banda– con el fin de evitar el efecto del tamaño del área sobre los valores obtenidos.

En el caso de la vegetación, el modelo de distribución de cada una de las especies fue superpuesto con el mapa digital de la vegetación y se cuantificó el número de especies con distribución coincidente en cada tipo de vegetación (i.e bosque de pino-encino), la proporción del área de distribución coincidente con cada tipo de vegetación dentro de la FVT, así como la proporción del área coincidente para cada orden.

Por otra parte, con el fin de corroborar la naturalidad de la propuesta de distritos de Escalante et al. (2007) (Fig. 1), se caracterizaron los terrenos de cada distrito, para lo cual se superpuso el mapa base y los polígonos de los distritos a mapas digitales con información geológica, topográfica, climática y de tipo de vegetación, así como los valores de riqueza y endemismo calculados en este trabajo, para hacer una detallada descripción de la estructura geográfica de las distintas variables sobre los terrenos de cada distrito. Finalmente se llevó a cabo una revisión de los trabajos biogeográficos en los que se analiza la distribución de las variables bióticas en la FVT, con el fin de contrastar los resultados aquí obtenidos.

En todos los casos, la visualización y análisis cartográfico se realizó utilizando Arc View 3.2 (ESRI, 1999).

Resultados

Se encontró que el 51% (78) de las especies se distribuye en una de las 2 porciones, mientras que el 49% (74) restante, en ambas. La porción oeste se encuentra definida por el 26.3% de las especies (40), de las cuales 5 son exclusivas de la provincia, mientras que la porción este por el 25% de las especies (38), 6 de ellas endémicas de la FVT (Apéndice 1).

Composición de la mastofauna. De las 152 especies que componen la mastofauna de la FVT, 49 exhiben distribuciones exclusivas a los límites geopolíticos de México y de éstas, 14 son endémicas a la FVT. El 76.1% de la riqueza está compuesto por roedores y murciélagos (44.1% y 32%, respectivamente). El orden Rodentia posee 67 especies, 34 exclusivas de México, de las cuales 11 son endémicas de la FVT; Chiroptera posee 49 especies, 5 de las cuales son exclusivas de México. Del resto de los órdenes presentes, Carnívora aporta el 9.9% de la riqueza con 15 especies, ninguna endémica de la FVT; Soricomorpha aporta el 6.5% de la riqueza con 10 especies, 7 de éstas exclusivas de México y 2 endémicas de la FVT; Lagomorpha representa el 3.2% con 5 especies, 1 de éstas endémica de la FVT; Didelphimorpha, 2.6% con 4 especies; y tanto Artiodactyla como Cingulata 0.6%, con 1 especie cada uno (Fig. 2).

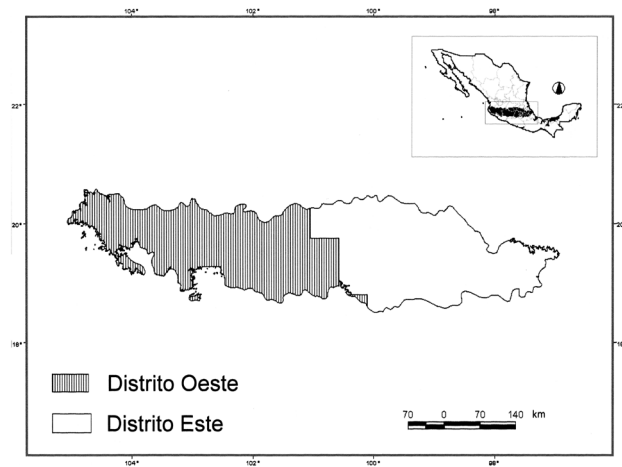


Figura 1. Propuesta de regionalización para la FVT de Escalante et al. (2007); se destacan los distritos este y oeste.

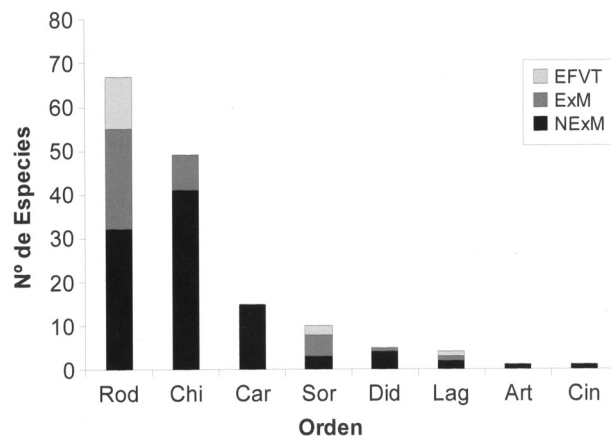


Figura 2. Diversidad de la mastofauna en la FVT correspondiente a cada orden. Rod, Rodentia; Chi, Chiroptera; Car, Carnivora; Sor, Soricomorpha; Lag, Lagomorpha; Art, Artiodactyla; Cin, Cingulata. EFVT, endémicas de la FVT; ExM, exclusivas de México; NexM, no exclusivas de México.

Riqueza. El promedio de especies por cuadro fue de 80.9. Se observó que la porción este exhibe un mayor número de especies, identificándose 3 principales agrupaciones de cuadros con máxima riqueza (101 a 116 especies), 2 en la porción este del polígono y 1 en la parte oeste. Acorde con esta distribución de mayor riqueza de especies en la porción este, la porción oeste cuenta con mayor número de cuadros con valores mínimos, en especial uno con 18 especies (Fig. 3).

Gradiente altitudinal. La riqueza de especies se concentró principalmente en 2 intervalos. De los 1500 y los 2500 m, poco más del 50%, principalmente roedores, y de los 1000

a los 1500 m, principalmente por especies de murciélagos. Asimismo, se detectó que por encima de los 2500 m la riqueza disminuye drásticamente.

Gradiente latitudinal. Las bandas latitudinales del polígono que limitan tanto al norte como al sur con otras provincias fueron las más ricas en número de especies, con 34 y 21 especies por unidad de área (1% del área de la FVT), mientras que las 3 bandas centrales presentan valores mucho menores, que van de 5.8 a 4.5 especies por unidad de área; sin embargo, no se pudo confirmar un gradiente latitudinal.

Afinidad de hábitat. Se observaron marcadas diferencias en el número de especies presentes en los distintos tipos de vegetación: más del 98% presentó áreas de distribución que coinciden con el bosque de pino-encino (150 especies) y/o con el bosque tropical caducifolio (146 especies), seguidas de bosque mesófilo de montaña (116), vegetación acuática (114), pastizal (112), matorral xerófilo (110), bosque espinoso (100), bosque tropical subcaducifolio (94) y bosque tropical perennifolio (65). Al analizar la proporción de área que ocupan los taxones en los distintos tipos de vegetación, el bosque de pino-encino representó, en promedio, el 53% de las áreas de distribución potencial de los mamíferos presentes en la provincia; para 95 especies este tipo de bosque significó más del 50% del área potencial de su distribución, 35 con más del 70% y 5 de las cuales restringen su distribución únicamente a este tipo de vegetación (Fig. 4). En segundo lugar se encuentra el bosque tropical caducifolio, que representa el 30% del área de distribución potencial para los mamíferos de la FVT. En este hábitat, 22 especies presentan más del 50% de sus áreas de distribución potencial, 7 de las cuales más del 70% y 1 se restringe a este hábitat. Al cuantificar el área que ocupan las distintas especies en los tipos de vegetación se observó la misma tendencia en todos los órdenes, en donde el bosque de pino-encino es el hábitat con mayor riqueza específica, representando el 70.7% del hábitat de Artiodactyla, el 68% de Soricomorpha, 56.6% de Carnivora, 53.9% de Cingulata, 53.6% de Rodentia, 50.2% de Didelphimorpha, 48.6% de Chiroptera y 6.4% de Lagomorpha (Fig. 5).

Especies exclusivas de México. De los 13 géneros con distribución exclusiva en México (Ramírez-Pulido et al., 2005), 12 tienen presencia en la FVT. Del total de especies exclusivas de México, aproximadamente el 32% (es decir, 54 especies pertenecientes a 6 órdenes, 9 familias y 32 géneros) presenta registros dentro de la FVT. El mayor número de especies se concentra en la parte este. No se observó ninguna tendencia latitudinal y en su mayoría (aprox. 70%) se encuentran asociadas con altitudes que van de los 1500 a los 2500 m y presentan una clara afinidad por los bosques de pino-encino y el tropical caducifolio, ya que la gran mayoría (98.1%) son elementos potencialmente presentes en estos tipos de vegetación.

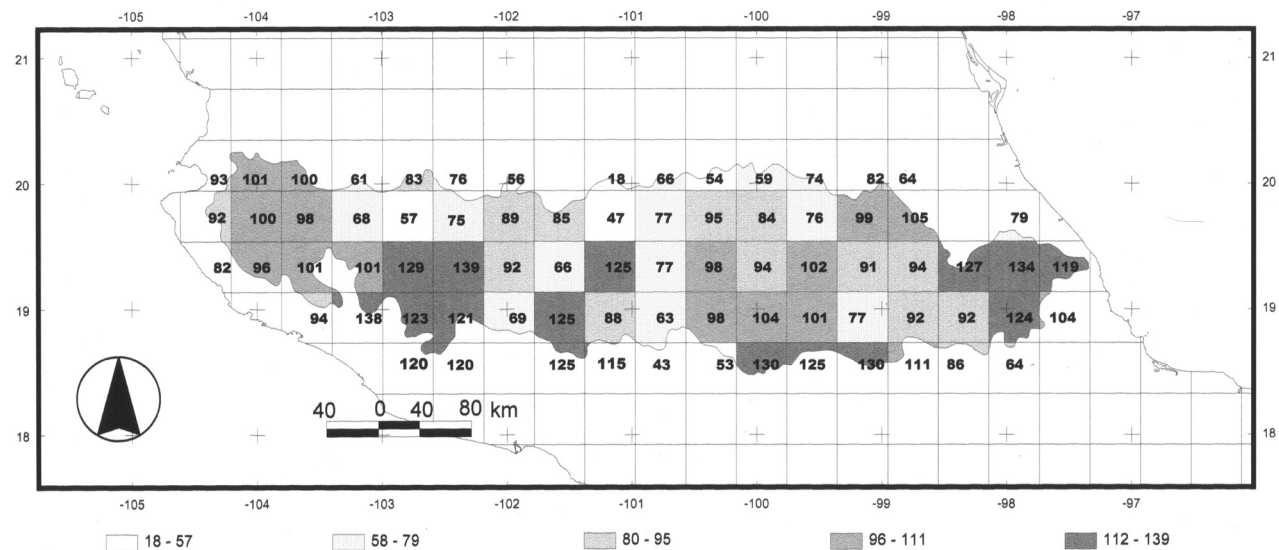


Figura 3. Número de especies por cuadro en la FVT. La riqueza de especies fue clasificada en 5 clases iguales.

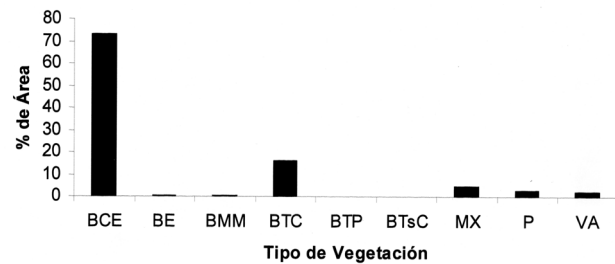


Figura 4. Proporción de área que ocupan las especies de mamíferos terrestres en los distintos tipos de vegetación dentro de la FVT. BCE, bosque de pino-encino; BE, bosque espinoso; BMM, bosque mesófilo de montaña; BTC, bosque tropical caducifolio; BTP, bosque tropical perennifolio; BTSc, bosque tropical subcaducifolio; MX, matorral xerófilo; P, pastizal; VA, vegetación acuática.

Especies endémicas de la FVT. Se identificaron 14 especies endémicas de la provincia, las cuales corresponden a 3 órdenes, 6 familias y 10 géneros. El grupo con mayor número de especies fue el de los roedores con 11, seguido de Soricomorpha, con 2, y Lagomorpha con 1 especie.

Riqueza de endemismos. De manera general, más o menos homogénea, 3 especies endémicas se encuentran ocupando la porción este de la provincia (*Cratogeomys tylosinus*, *Neotomodon alstoni* y *Reithrodontomys chrysopsis*; 6 ocupan la porción este (*Cratogeomys merriami*, *Peromyscus bullatus*, *Romerolagus diazi*, *Sorex macrodon*, *S. ventralis* y *Spermophilus perotensis*), mientras que en la parte oeste del polígono se registran las 5 restantes (*Cratogeomys gymnurus*, *Liomys spectabilis*, *Nelsonia goldmani*, *Reithro-*

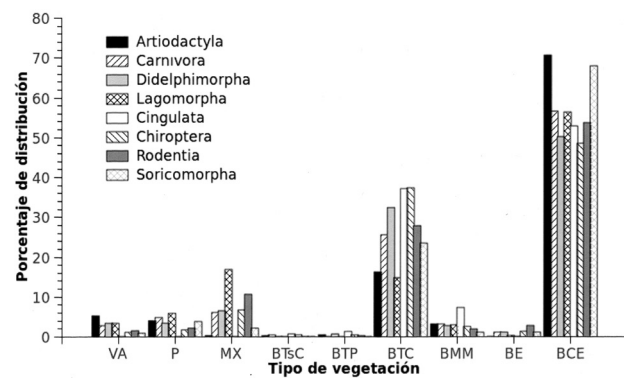


Figura 5. Porcentaje de área ocupada por las especies correspondientes a cada orden, de acuerdo con los distintos tipos de vegetación según Rzedowski (1997). BCE, bosque de pino-encino; BE, bosque espinoso; BMM, bosque mesófilo de montaña; BTC, bosque tropical caducifolio; BTP, bosque tropical perennifolio; BTSc, bosque tropical subcaducifolio; MX, matorral xerófilo; P, pastizal; VA, vegetación acuática.

dontomys hirsutus y *Zygoeomys trichopus*). Sin embargo, dada la posición, forma y extensión de sus áreas de distribución, prácticamente muestran un patrón sin superposición entre sí (alopátrida).

Gradiente altitudinal de endemismos. El intervalo de 2 000 a 3 000 m, conforma casi el 70% del área total ocupada por estas especies. Este intervalo comprende más del 75% del área de distribución de 7 de las 14 especies endémicas (*Cratogeomys merriami*, *Neotomodon alstoni*, *Reithrodontomys chrysopsis*, *Romerolagus diazi*, *Sorex macrodon*, *Spermophilus perotensis* y *Zygoeomys trichopus*) y el

100% de 2 de ellas (*Nelsonia goldmani* y *Peromyscus bullatus*). En cuanto al intervalo altitudinal que va de 1 000 a 2 000 m representa el 25% del área total de la distribución de las especies endémicas de la FVT, porcentaje que equivale a más del 70% sus áreas de distribución en 3 de éstas (*Cratogeomys gymnurus*, *Liomys spectabilis* y *Reithrodontomys hirsutus*). En las 2 restantes (*Cratogeomys tylorhinus* y *Sorex ventralis*), sus distribuciones se extienden de manera intermedia a los intervalos altitudinales de 2 000-3 000 y 1 000-2 000 m.

Gradiente latitudinal de endemismos. A pesar de que no se observó un gradiente latitudinal en la distribución de estos taxones, estos se encontraron preferentemente ocupando la parte media de la provincia, principalmente en las zonas montañosas.

Afinidad de hábitat en endemismos. Con excepción del bosque tropical perennifolio y el bosque tropical subcaducifolio, la mayoría de las especies endémicas de la FVT presentaron intersecciones de sus áreas de distribución con los principales tipos de vegetación descritos previamente. Sin embargo, al comparar la representatividad de cada una de estas comunidades sobre el área total ocupada por las especies endémicas, se observa una clara dominancia del bosque de pino-encino al representar más del 73% del área ocupada por las especies. De acuerdo con los modelos de distribución, 3 de ellas se restringen a este tipo de vegetación (*Nelsonia goldmani*, *Neotomodon alstoni* y *Zygogeomys trichopus*) (Fig. 6). En segundo lugar, y muy por debajo del bosque de pino-encino, se encuentra el bosque tropical caducifolio, representando el 16% del área total ocupada por las especies endémicas de la FVT. Esta vegetación resulta de gran importancia para *Reithrodontomys hirsutus*, ya que conforma el 79% del área de distribución potencial. Aunque con un porcentaje total bajo (4.6%), el matorral xerófilo resultó de gran importancia para *Peromyscus bullatus*, ya que conforma casi el 60% del área de distribución potencial (Fig.6).

Caracterización de los distritos. Al comparar el comportamiento espacial de la información geológica, altitudinal, climática y de tipo de hábitat, con las unidades biogeográficas reconocidas por Escalante et al. (2007), se observó una clara diferencia entre la porción este y oeste de la provincia. De acuerdo con la información climática, en la porción este dominan climas tipo $C(w_1)$ y $C(w_2)$ (templados subhúmedos), BS_{1kw} (semiárido templado) y $Cb'(w_2)$ (semifrío subhúmedo), mientras que en la porción oeste dominan climas $(A)C(w_0)$ (semicálido subhúmedo) (CONABIO, 1998). Lo mismo ocurre con la distribución de la vegetación al interior de cada porción: en la del oeste el bosque tropical caducifolio representa el 49% del área, mientras que en la este representa el 8%, dominada por el bosque de pino-encino (57%) y el matorral xerófilo (21%). Se obser-

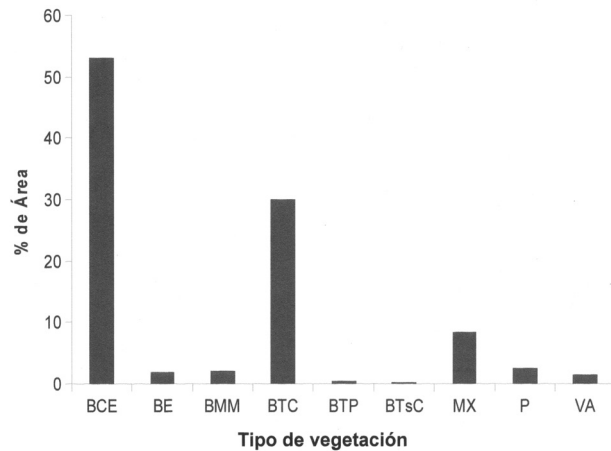


Figura 6. Porcentaje de área que representan los distintos tipos de vegetación en la distribución de las especies endémicas de la FVT. BCE, bosque de pino-encino; BE, bosque espinoso; BMM, bosque mesófilo de montaña; BTC, bosque tropical caducifolio; BTP, bosque tropical perennifolio; BtsC, bosque tropical subcaducifolio; MX, matorral xerófilo; P, pastizal; VA, vegetación acuática.

varon marcadas diferencias en el gradiente altitudinal entre ambas porciones: en la porción este predominan altitudes que van de los 2 000 a los 3 000 m (73% del área), mientras que en la oeste dominan altitudes menores a los 2 000 m (71% del área).

En términos geológicos, el margen este del polígono posee rocas jurásicas, mientras que el oeste presenta rocas intrusivas del Cenozoico, Mesozoico y Paleozoico, en tanto que en la FVT en general predominan elementos volcánicos del Cenozoico superior y del Pleistoceno. En el centro-sur y oeste también existen pequeños manchones de Mesozoico, Paleozoico y Precámbrico, y amplias extensiones de Cenozoico medio volcánico (Marín y Torres-Ruata, 1990).

Discusión

La provincia de la FVT es una zona rica en especies de mamíferos y con alto número de endemismos, que además posee representantes de casi todos los géneros exclusivos de México. Sus altos valores de diversidad alfa (80.9 especies por cuadro) y gama (152 especies) se relacionarían con 4 causas, que de manera conjunta podrían promover valores altos de diversidad beta (Arita, 1997): la compleja historia geológica, la gran heterogeneidad topográfica y ambiental, la condición biótica transicional del área y procesos recientes de especiación (neoendemismos).

De las 152 especies de mamíferos que conforman la mastofauna de la FVT, roedores y murciélagos son los

principales representantes al conformar el 76.1% de las especies. La riqueza de especies se encuentra distribuida de manera no homogénea entre la porción este y oeste de la provincia, siendo la porción este la que posee mayor número de especies. Dicha riqueza se encuentra asociada con 2 intervalos altitudinales, el que va de 1 000 a 1 500 m, dominada por especies de murciélagos y el de 1 500 a 2 500 m, en el cual se distribuye la mayoría de las especies de roedores; en tanto que los terrenos por encima de los 2 500 m exhiben baja diversidad. En cuanto a la distribución de los endemismos, predominantemente entre los 2 000 y los 3 000 m, consideramos que en gran medida es resultado del aislamiento geográfico que ofrecen los distintos picos montañosos. Lo anterior podría deberse al reciente origen, tanto de los principales picos montañosos, como de la mayoría de las especies endémicas (Fa y Morales, 1991).

El bosque de pino-encino y el bosque tropical caducifolio son los tipos de vegetación sobre los cuales se extiende el 83% del área de distribución de los mamíferos, esto podría relacionarse con 3 elementos; por un lado, la abundancia de estos tipos de vegetación en la provincia, ocupando respectivamente el 53% y 26% del área, lo cual a su vez se encuentra fuertemente influenciado por factores fisiográficos y climáticos; la marcada afinidad de los roedores por el bosque de pino-encino, determinada por los hábitos alimenticios; la preferencia del orden por altitudes mayores de los 2 000 m (Ramírez-Pulido et al., 2005; Rodríguez et al., 2003) y el efecto enmascarado de las restricciones altitudinales de la distribución de los murciélagos, para los que la distribución se encuentra más relacionada con la altitud y no tanto con el tipo de vegetación (Schmidly, 1977; Arita, 1993). Estos resultados contrastan con los de Fa y Morales (1991), quienes en orden de importancia identifican el bosque mesófilo, bosque tropical perennifolio y el bosque de pino-encino como los tipos de vegetación en los cuales se desarrolla la mastofauna de la FVT.

En cuanto a un patrón latitudinal, los resultados de este estudio no corroboran lo registrado a escala continental (Wilson, 1974; McCoy y Connor, 1980), nacional (Arita, 1993) ni provincial (Fa y Morales, 1991), en que la riqueza disminuye gradualmente conforme aumenta la latitud. El desacuerdo con ese patrón quizás tiene que ver con que a esta escala, en la que dimensión y amplitud latitudinal son marcadamente menores que a escala nacional, su detección está siendo enmascarada. Por otra parte, la disminución en el número de especies en las latitudes medias de la FVT, pudiera relacionarse con el patrón altitudinal y el efecto de éste sobre el clima y la vegetación; ya que las principales formaciones montañosas, ubicadas precisamente en dichas latitudes, pudieran estar funcionando como barrera para las especies de afinidad neotropical y en menor grado para las

neárticas. Un claro ejemplo de lo anterior es la distribución que exhiben las especies de quirópteros, evitando en gran parte las zonas montañosas.

Los resultados obtenidos en este trabajo difieren en gran medida de los obtenidos en trabajos previos que analizan los patrones de distribución de la mastofauna en la FVT (Fa y Morales, 1991; Arita y Rodríguez, 2002; Fuller et al., 2006), debido a que los límites geográficos y taxones de mamíferos empleados no son equivalentes, lo que en gran parte puede deberse a que en dichos trabajos el universo de análisis fue definido a partir de una delimitación geográfica no natural de la FVT, y no tanto a cambios en la taxonomía.

Para Fa y Morales (1991), el área de estudio se sitúa entre los 17.5°-21.5° N y 106°-96.5° O, incluye porciones costeras de Nayarit, Jalisco y Veracruz y abarca una extensión aproximada de 390 000 km². Arita y Rodríguez (2002) analizaron el área correspondiente al cuadrante “neártico-transicional” que ocupa porciones de las provincias de la cuenca del Balsas y FVT, incluyendo parte de las costas de Guerrero y Michoacán y abarca un área aproximada de 160 000 km². Finalmente, Fuller et al. (2006) definieron la lista de especies en torno a un polígono de la FVT, no especificando qué cartografía utilizaron ni cuáles fueron los límites geográficos específicos del polígono y los criterios utilizados para generarlo. En distinto grado, todos estos trabajos incluyen porciones costeras, así como porciones de la cuenca del Balsas, las cuales se diferencian de los terrenos de la FVT en términos de su geología, tipos de vegetación, clima y patrón altitudinal (Escalante et al., 2007). El hecho que estos trabajos incluyan estas porciones, donde la integración de elementos neotropicales es mayor, tiene como resultado la incorporación de taxones de Primates o Cingulata, o bien, de taxones con distribución marginal (únicamente en unas cuantas localidades) en la FVT. Los límites y lista de taxones empleados son resultado de criterios históricos (integridad fisiográfica y geológica), ecológicos (integridad climática, altitudinal y de tipo de hábitat) y eliminación de porciones en los que la mastofauna se integra por especies con distribución marginal a la provincia; es decir, sus áreas de distribución apenas coinciden con porciones limítrofes del territorio. Por otra parte, las delimitaciones geográficas de los trabajos mencionados no aclaran los criterios empleados en la formulación de los límites, incluyen porciones de territorio pertenecientes a otras provincias (i.e Balsas); en algunos casos incluyen porciones de océano en su territorio (i.e Fa y Morales, 1991 y Arita y Rodríguez, 2002); son más bien una delimitación geométrica y no biótica y en los hechos, aceptan que el componente biótico que define a la zona como provincia biogeográfica se encuentra conformado por criterios geométricos y no tanto por interacción

histórica entre los componentes bióticos y ambientales (geología, clima, topografía, entre otros). Por ello, se considera que los patrones mastofaunísticos aquí descritos, identificados a partir de la delimitación geográfica y taxonómica de Escalante et al. (2007), son una aproximación robusta de los patrones biogeográficos de la mastofauna de la FVT.

De acuerdo con los patrones de distribución observados —abundancia de roedores asociados a bosque de pino-encino, altitudes por arriba de los 2 000 m snm y murciélagos limitando gran parte de su distribución a terrenos por debajo de los 1 500 m snm— la altitud y la vegetación son las variables que explican mejor la distribución de los mamíferos dentro de la FVT. Ambos patrones podrían estar relacionados con 3 fenómenos: la marcada afinidad de los roedores por el bosque de pino-encino, relacionada a su vez con sus hábitos alimenticios (Fa y Morales, 1991; Rodríguez et al., 2003; Ramírez-Pulido et al., 2005); la correlación de la vegetación con el patrón altitudinal y las restricciones ecológicas de los murciélagos, que raramente sobrepasan los 1 500 m de altitud, donde la relación altitud-temperatura-humedad posiblemente funciona como barrera distribucional (Schmidly, 1977; Arita, 1993). Estos resultados corroboran lo que registraron Fa y Morales (1998) y Escalante et al. (2007), quienes señalaron la relevancia de estas 2 variables en la conformación de los patrones de distribución de los mamíferos y en la definición de los límites de la provincia como unidad mastofaunística, respectivamente.

La distribución geográfica de la mastofauna, tanto en riqueza y endemismos como en la conformación espacial de la geología, clima, topografía y vegetación, exhibe diferencias entre las porciones este y oeste, lo cual da sustento a la identificación de ambas porciones como distritos biogeográficos. La identificación de dichos distritos puede resumirse en los siguientes puntos: 1), riqueza de especies en 2 áreas, una al este y otra al oeste; 2), distribución de los taxones endémicos en 3 bloques, uno al este, otro al oeste y un tercero conformado por 3 especies con amplia distribución en la provincia; 3), clima, en su gran mayoría, templado subhúmedo y semifrío subhúmedo en la porción este y semicálido subhúmedo dominando el oeste; 4), geología de la parte este y centro de la provincia, resultado de procesos ocurridos durante el Mioceno tardío (aprox. hace 11.8 Ma) y Plioceno inferior (aprox. hace 5 Ma) y en el Plioceno tardío-Cuaternario (aprox. 2 Ma) en la oeste; 5), predominancia de altitudes entre los 2000 y los 3000 m en la porción este, y menores a los 2000 en el oeste y 6), comunidades dominantes de pino-encino y matorral xerófilo, ocupando respectivamente el 57% y 21% del área este, mientras que en el oeste, cubriendo el 49%, domina el bosque tropical caducifolio.

El reconocimiento de los distritos este y oeste, con base en el patrón de diferenciación entre la porción este y oeste de la provincia, confirma los registros para mamíferos (Escalante et al., 2007, 2009), aves (Navarro-Sigüenza et al., 2007), gimnospermas (Contreras-Medina et al., 2007), anfibios y reptiles (Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2007), Asteraceae (Villaseñor y Ortiz, 2007) y el registro paleontológico (Velasco de León et al., 2007).

La coincidencia entre la distribución de la biota, el reciente origen de algunas de las especies endémicas (Fa y Morales, 1991) y la asincronía del origen geológico del territorio pudieran ser evidencia de que muchos de los patrones de homología biogeográfica presentes en la FVT se conformaron a partir de los últimos 11.8 Ma y se consolidaron de manera más intensa en los últimos 3 Ma, producto de procesos geológicos, climáticos y bióticos. Estos elementos sugieren que cada una de estas porciones, donde se da la mayor integración histórica y ecológica en la provincia, se encuentra ligada con un componente biótico diferente, con una historia biogeográfica que las distingue, por lo que la propuesta de Escalante et al. (2007) de elevar a distrito cada una de estas porciones, parece lo más indicado.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, donde se realizó con pleno apoyo y libertad este trabajo, y al financiamiento del proyecto 80370 de CONACYT. Al Dr. Víctor Sánchez-Cordero, entonces Jefe del Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica del Instituto de Biología, UNAM y hoy director del propio Instituto, por permitarnos realizar este trabajo en las instalaciones del laboratorio.

Literatura citada

- Alcántara, O. y M. Paniagua. 2007. Patrones de distribución y conservación de las plantas endémicas. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 421-438.
- Álvarez-Mondragón, E. y J. J. Morrone. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia* 29:112-120.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25:541-553.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. *In* Avances en el estudio de los mamíferos de México, vol. 1, R. A. Medellín y G. Ceballos (eds.). Publicaciones Especiales. Asociación Mexicana de Mastozoología, México,

- D. F. p. 109-128.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *Journal of Animal Ecology* 66:83-97.
- Bradbury, J. P. 1997. Sources of glacial moisture in Mesoamerica. *Quaternary International* 43:97-110.
- Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography* 2a. ed., Sinauer Associates, Inc. Pub. Sunderland. 691 p.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro. Conabio/ Instituto de Biología, UNAM/ Agrupación Sierra Madre, México, D. F. 847 p.
- Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. Modelo digital del terreno. Escala 1:250000. México, D. F. www.conabio.gob.mx; última consulta: 15.I.2011.
- Contreras-Medina, R., D. Castañeda-Aguado, A. González-Zamora. 2007. Gimnospermas. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 129-138.
- Corona, A. M., V. H. Toledo y J. J. Morrone. 2007. Análisis panbiogeográfico de especies de Buprestidae y Cerambycidae (Insecta: Coleoptera). *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 439-448.
- Dice, L. R. 1943. The biotic provinces of North America. University of Michigan Press, Ann Arbor. p. 1-78.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:551-560.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone. 2003. Using parsimony analysis of endemism to analyze the distribution of Mexican land mammals. *The Southwestern Naturalist* 48:563-578.
- Escalante, T., G. Rodríguez, N. Gámez, L. León-Paniagua, O. Barrera y V. Sánchez-Cordero. 2007. Biogeografía y conservación de los mamíferos. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 485-502.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican Transition Zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:327-339.
- Escalante, T., C. Szumik y J. J. Morrone. 2009. Areas of endemism of Mexican mammals: Re-analysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society* 98:468-478.
- Espinosa, D. y S. Ocegueda, 2007. Introducción. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 5-6.
- ESRI. 1999. Arc View GIS 3.2. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1991. Mammals and protected areas in the Trans-Mexican Neovolcanic Belt. *In* Latin American mammalogy: history, diversity and conservation, M. Y. Mares y D. J. Schmidly (eds.). University of Oklahoma Press, Norman. p. 199-226.
- Fa, J. E. y L. M. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos 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. 315-352.
- Ferrari, L., S. Conticelli, C. Vaggelli, C. Petrone y P. Manetti. 2000. Late Miocene mafic volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics* 318:161-185.
- Ferrusquía-Villafranca. 2007. Ensayo sobre la caracterización y significación biológica. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 7-24.
- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2007. Riqueza de la herpetofauna. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 407-420.
- Fuller, T., M. Munguía, M. Mayfield, V. Sánchez-Cordero y S. Sarkar. 2006. Incorporating connectivity into conservation planning: A multi-criteria case study from central Mexico. *Biological Conservation* 133:131-142.
- García, E. 1988. Climas (clasificación de Köppen, modificado por García). Escala 1:1 000 000. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F. www.conabio.gob; última consulta: 15.I.2011.
- García-Marmolejo, G., T. Escalante y J. J. Morrone. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical* 15:41-65.
- Goldman, E. A y R. T. Moore. 1946. Biotic provinces of México. *Journal of Mammalogy* 26:347-360.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35:1-64.
- INEGI e IG (Instituto Nacional de Estadística y Geografía e Instituto de Geografía, UNAM). 2000. Inventario Forestal Nacional., Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D. F.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of New World mammals: diversity of latitudinal gradients of species and bauplans. *Journal of Mammalogy* 76:322-334.
- Lozano-García, M. S. y S. Ceballos-Ferriz. 2007. Historia

- de la vegetación en el centro de México: Evidencias paleobotánicas. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 273-288.
- Luna, I., O. Alcántara, J. J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, México. *Diversity and Distributions* 6:137-143.
- Marín, C. S. y C. Torres-Ruata. 1990. Hidrogeología, mapa IV. 6. 3, escala 1: 4 000 000. Atlas Nacional de México, vol. 2 Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor. 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution* 34:193-203.
- Morrone, J. J. 2001. Homology, biogeography and areas of endemism. *Diversity and Distributions* 7:297-300.
- Morrone, J. J. 2004. La zona de transición sudamericana: Caracterización y relevancia evolutiva. *Acta Entomologica Chilena* 28:41-50.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.
- Morrone, J. J. 2009. Evolutionary biogeography: An integrative approach with case studies. Columbia University Press, New York. 301 p.
- Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican Transition Zone: An evolutionary approach. *Ecography* 33:355-361.
- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2002. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography* 29:1095-1104.
- Morrone, J. J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican Transition Zone? *Journal of Biogeography* 32:1315-1325.
- Navarro-Sigüenza, A. G., A. Lira-Noriega, A. T. Peterson, A. Oliveras-de Ita y A. Gordillo-Martínez. 2007. Diversidad, endemismo y conservación de las aves. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 461-484.
- Pagel, M. D., R. M. May y A. R. Collie. 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *American Naturalist* 137:791-815.
- Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). 1998. Diversidad biológica de México: orígenes y distribución. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1990. Provincias mastofaunísticas, mapa IV.8.8A, escala 1: 4,000 000. Atlas Nacional de México, vol. 2. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- Ramírez-Pulido, J. y A. Castro-Campillo. 1993. Diversidad mastozoológica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 44:413-427.
- Ramírez-Pulido J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 91:21-82.
- 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.
- Rzedowski, J. y T. Reyna-Trujillo. 1990. Tópicos biogeográficos, mapa IV.8.3. Atlas Nacional de México, vol. 3. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Schmidly, D. J. 1977. The mammals of Trans-Pecos Texas. Texas A&M University Press, College Station. 225 p.
- Simpson, G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-73.
- Smith, H. 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 2:103-110.
- Toledo, V. H., A. M. Corona y J. J. Morrone. 2007. Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta: Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia* 51:131-137.
- Velasco de León, P., J. Arellano, A. Silva-Pineda y S. Yussim. 2007. Aspectos geológicos y paleontológicos. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 25-38.
- Villaseñor J. L. y E. Ortiz. 2007. La familia Asteraceae. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 289-310.
- Wilson, M. V. 1974. Analytical zoogeography of North American mammals. *Evolution* 28:124-140.v

Apéndice 1. Especies de mamíferos potencialmente presentes en la Faja Volcánica Transmexicana. Los superíndices ^{a,b,c} se refieren a su endemidad. ^aendémica de la FVT; ^bendémica del distrito este y ^cendémica del distrito oeste.

<i>Anoura geoffroyi</i>	<i>Musonycteris harrisoni</i>
<i>Antrozous pallidus</i>	<i>Mustela frenata</i>
<i>Artibeus hirsutus</i>	<i>Myotis auriculus</i>
<i>A. jamaicensis</i>	<i>M. californicus</i>
<i>Baeodon alleni</i>	<i>M. carteri</i>
<i>Baiomys musculus</i>	<i>M. keaysi</i>
<i>B. taylori</i>	<i>M. lucifugus</i>
<i>Bassariscus astutus</i>	<i>M. nigricans</i>
<i>Canis latrans</i>	<i>M. thysanodes</i>
<i>Carollia perspicillata</i>	<i>M. velifer</i>
<i>Chaetodipus hispidus</i>	<i>M. volans</i>
<i>Chiroderma salvini</i>	<i>M. yumanensis</i>
<i>Choeronycteris mexicana</i>	<i>Nasua narica</i>
<i>Conepatus leuconotus</i>	<i>Natalus stramineus</i>
<i>Corynorhinus mexicanus</i>	<i>Nelsonia goldmani</i> ^c
<i>Cratogeomys fumosus</i>	<i>Neotoma albigula</i>
<i>C. gymnurus</i> ^c	<i>N. mexicana</i>
<i>C. merriami</i> ^b	<i>N. micropus</i>
<i>C. tylorhinus</i> ^a	<i>N. nelsoni</i>
<i>Cryptotis goldmani</i>	<i>Neotomodon alstoni</i> ^a
<i>C. mexicana</i>	<i>Notiosorex crawfordi</i>
<i>C. parva</i>	<i>Nyctinomops femorosaccus</i>
<i>Dasypus novemcinctus</i>	<i>N. macrotis</i>
<i>Dermanura azteca</i>	<i>Nyctomys sumichrasti</i>
<i>D. phaeotis</i>	<i>Odocoileus virginianus</i>
<i>D. tolteca</i>	<i>Oligoryzomys fulvescens</i>
<i>Desmodus rotundus</i>	<i>Oryzomys couesi</i>
<i>Didelphis marsupialis</i>	<i>Osgoodomys banderanus</i>
<i>D. virginiana</i>	<i>Pappogeomys bulleri</i>
<i>Dipodomys ordii</i>	<i>Parastrellus hesperus</i>
<i>D. phillipsii</i>	<i>Perognathus flavescens</i>
<i>Eptesicus fuscus</i>	<i>P. flavus</i>
<i>Eumops underwoodi</i>	<i>Peromyscus aztecus</i>
<i>Glaucomys volans</i>	<i>P. beatae</i>
<i>Glossophaga leachii</i>	<i>P. boylii</i>
<i>Habromys simulatus</i>	<i>P. bullatus</i> ^b
<i>Herpailurus yagouaroundi</i>	<i>P. difficilis</i>
<i>Hylonycteris underwoodi</i>	<i>P. furvus</i>
<i>Lasiurus blossevillei</i>	<i>P. gratus</i>
<i>L. cinereus</i>	<i>P. levipes</i>
<i>L. intermedius</i>	<i>P. maniculatus</i>
<i>L. xanthinus</i>	<i>P. melanotis</i>
<i>Leptonycteris curasoae</i>	<i>P. mexicanus</i>
<i>L. nivalis</i>	<i>P. pectoralis</i>
<i>Lepus californicus</i>	<i>P. perfulvus</i>
<i>Liomys irroratus</i>	<i>P. spicilegus</i>
<i>L. pictus</i>	<i>P. truei</i>
<i>L. spectabilis</i> ^c	<i>Peropteryx macrotis</i>
<i>Lontra longicaudis</i>	<i>Philander opossum</i>
<i>Lynx rufus</i>	<i>Potos flavus</i>
<i>Macrotus waterhousii</i>	<i>Procyon lotor</i>
<i>Megadontomys thomasi</i>	<i>Promops centralis</i>
<i>Megasorex gigas</i>	<i>Pteronotus personatus</i>
<i>Mephitis macroura</i>	<i>Puma concolor</i>
<i>Microtus mexicanus</i>	<i>Reithrodontomys chrysopsis</i> ^a

Apéndice 1. Continúa.

<i>R. fulvescens</i>	<i>S. monticolus</i>
<i>R. hirsutus</i> ^c	<i>S. oreopolus</i>
<i>R. megalotis</i>	<i>S. saussurei</i>
<i>R. mexicanus</i>	<i>S. ventralis</i> ^b
<i>R. microdon</i>	<i>Spermophilus adocetus</i>
<i>R. sumichrasti</i>	<i>S. mexicanus</i>
<i>Rhogeessa gracilis</i>	<i>S. perotensis</i> ^b
<i>R. tumida</i>	<i>S. variegatus</i>
<i>Romerolagus diazi</i> ^b	<i>Spilogale putorius</i>
<i>Saccopteryx bilineata</i>	<i>Sturnira lilium</i>
<i>Sciurus aureogaster</i>	<i>S. ludovici</i>
<i>S. colliae</i>	<i>Sylvilagus audubonii</i>
<i>S. deppei</i>	<i>S. cunicularius</i>
<i>S. nayaritensis</i>	<i>S. floridanus</i>
<i>S. oculatus</i>	<i>Tadarida brasiliensis</i>
<i>Sigmodon alleni</i>	<i>Taxidea taxus</i>
<i>S. fulviventer</i>	<i>Thomomys umbrinus</i>
<i>S. hispidus</i>	<i>Tlacuatzin canescens</i>
<i>S. leucotis</i>	<i>Urocyon cinereoargenteus</i>
<i>S. mascotensis</i>	<i>Xenomys nelsoni</i>
<i>Sorex macrodon</i> ^b	<i>Zygogeomys trichopus</i> ^c



Physicochemical, nutritional, and antioxidant characteristics of the fruit of *Ehretia tinifolia*

Características fisicoquímicas, nutricias y antioxidantes del fruto de *Ehretia tinifolia*

Juan Fernando Pío-León¹, Sylvia Páz Díaz-Camacho¹, Mercedes G. López², Julio Montes-Avila¹, Gabriela López-Angulo¹ and Francisco Delgado-Vargas^{1✉}

¹Facultad de Ciencias Químico Biológicas, Universidad Autónoma de Sinaloa, Cd. Universitaria, 80010 Culiacán, Sinaloa, México.

²Unidad de Biotecnología e Ingeniería Genética de Plantas, Centro de Investigación y de Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional, Km. 9.6 Libramiento Norte, Carretera Irapuato-León, 36500 Irapuato, Guanajuato, México.

✉ fdelgado@uas.uasnet.mx

Abstract. Physicochemical characteristics of *Ehretia tinifolia* L. fruit are presented for the first time. The fruit of this plant is a small drupe of 8 mm diameter and weighs 0.2 g. Its pulp is slightly acidic (pH 5.8) with a high ratio of soluble solids (11 °Brix) to acidity (0.1%). The antioxidant activity of *E. tinifolia* fruits (DPPH, 303.8 mg EVC/100 g f.w.; ABTS, 84.1 mg EVC/100 g f.w.; DPPH, ABTS and EVC mean 1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl, 2,2'-azino-bis(3-ethylbenzothiazolin-6-sulfonate) diammonium salt, and equivalents of vitamin C, respectively) was similar or higher than reported for several tropical fruits (e.g. orange, guava, and prickly pear). *Ehretia tinifolia* fruit has a high content of ash (12.6 mg/100 g d.w.). The edible portion is an important source of selenium (0.1 mg/100 g d.w.) and total fatty acids were 834.8 mg/100g d.w.; the main fatty acids were palmitic (27.6%), linoleic (26.4%), linolenic (18.1%), and oleic (17.6%). The content of fatty acids of seeds was 5 137.5 mg/100 g d.w., with linoleic (54.3%), oleic (22.9%), and palmitic (12.7%) as main components.

Key words: nutriment, nutraceutic, phenolics, fatty acids, tannins, phytic acid, proximate analysis.

Resumen. Se presentan por vez primera características fisicoquímicas del fruto de *Ehretia tinifolia* L. Este fruto es una drupa pequeña de 8 mm de diámetro y 0.2 g, su pulpa es ligeramente ácida (pH 5.8) y la relación de sólidos solubles (11 °Brix) a acidez (0.1%) es alta. La actividad antioxidante de los frutos de *E. tinifolia* (DPPH, 303.8 mg EVC/100 g p.f.; ABTS, 84.1 mg EVC/100 g p.f.; EVC significa equivalentes de vitamina C) fue similar o mayor que lo registrado para varios frutos tropicales (e.g. naranja, guayaba o tuna). El fruto presenta un alto contenido de cenizas (12.6 mg/100 g p.s.). La porción comestible es una fuente importante de selenio (0.1 mg/100 g p.s.) y el total de ácidos grasos fue de 834.8 mg/100g p.s.; los principales ácidos grasos fueron palmítico (27.6%), linoleico (26.4%), linolénico (18.1%) y oléico (17.6%). El contenido de ácidos grasos de las semillas fue 5 137.5 mg/100 g p.s.; siendo los principales componentes el linoleico (54.3%), oleico (22.9%) y palmítico (12.7%).

Palabras clave: nutrimento, nutraceutico, fenólicos, ácidos grasos, taninos, ácido fitico, análisis proximal.

Introduction

Ehretia tinifolia L. (Boraginaceae) is an evergreen tree, up to 25 m high. The common name of this plant in Sinaloa, México is pingüica, which probably comes from a modification of pingüico, the name used in Nayarit and Coahuila. It is found in Central America, southeast Mexico, Cuba, and Honduras. This plant is native from the South of Mexico, but is widely distributed in other states (e.g. Michoacán, Nayarit, San Luis Potosí, Sinaloa, Tamaulipas, and Veracruz) (Martínez, 1979; Miller, 1989; Benítez-Badillo et al., 2004; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006).

E. tinifolia is part of the tropical rainforest and of the sub-deciduous and deciduous forest, found from 0 to 1 400 m asl, and is commonly used in gardens and public parks for its ornamental characteristics (Miller, 1989; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006). The tree has been also used as a source of wood and medicine, whereas fruits as food and feed (Martínez, 1979; Lara-López and González-Romero, 2002; Benítez-Badillo et al., 2004; Capistran-Barradas et al., 2006; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006). Leaf preparations are used to treat nervous disorders and kidney inflammation; and those of bark for respiratory illnesses and wound healing (Benítez-Badillo et al., 2004; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006; Argueta and Mata, 2009a, 2009b).

Ehretia tinifolia fruits are small globoid drupes of up to 8 mm diameter; their color changes from green

to yellow (stage of physiologic ripening) and finally to purple-red by maturation (Miller, 1989; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006). The *Ehretia* genera are classified in *Ehretia* I, II, and III based on fruit morphology; *E. tinifolia* belongs to type II, drupaceous fruits with the endocarp divided in halves (Gottschling and Hilger, 2004). These fruits are sweet and have been used as food in several regions of Mexico (Martínez, 1979; Benítez-Badillo et al., 2004; Monrroy-Ortiz and Monrroy, 2006); however, *E. tinifolia* fruits have been scarcely studied for their nutritional characteristics.

Throughout the world more than 195 000 flowering plants species produce edible parts with potential as food but less than 0.1% are used; corn, rice, and wheat are the main source of energy in the human diet, and remarkably, a large number of emerging diseases are associated with a less diverse diet (Cordain, 1999). Additionally, epidemiological data have shown a positive correlation between a high consumption of fruits and vegetables and improved health (for example, reduced risk of being affected by chronic diseases and increased longevity) (Delgado-Vargas and Paredes-López, 2002; Kaliora and Dedoussis, 2007). Fruits and vegetables are good sources of vitamins, minerals, fiber, and antioxidant compounds, and some of them of essential fatty acids (Muller and Tobin, 1986; Kaur and Kapoor, 2001); they also have non-nutritional phytochemicals such as pigments, phenolics, and phytic acid (better known as an anti-nutritional compound) which contribute the preservation and/or recovery of human health. As a matter of fact, several fruits and vegetables have been considered as functional foods (Martínez-Valverde et al., 2000; Kaur and Kapoor, 2001; Delgado-Vargas and Paredes-López, 2002; Shamsuddin, 2002; Lule and Xia, 2005).

Pingüica trees and their fruits are underused. In this research, physicochemical, nutritional and antioxidant characteristics of these fruits are presented, with the aim of promoting the rational use of this plant.

Materials and methods

Sample collection and storage. *Ehretia tinifolia* fruits were collected in the yellow stage (physiologic maturity) from Culiacán, Sinaloa, Mexico. Dr. Rito Vega-Aviña helped us with plant material identification and a voucher specimen (var 3125) was deposited at the Faculty of Agronomy of the Autonomous University of Sinaloa. Fresh fruit analysis was carried out the same day of collection. Remaining fruits were freeze-dried (VirTis 25EL, VirTis Co., USA) and milled, pulp was separated from seeds using a no. 40 mesh screen, and samples were stored (-30°C/darkness).

Physicochemical analyses of fresh fruit samples. Color parameters (L^* ; a^* ; b^*) were determined with a reflectance colorimeter CR-310 (MINOLTA Co., Japan). The size of the fruit was determined with a dial caliper (GENERAL, Switzerland) at two equatorial points, equally spaced at 90°, and one axial point. Weight was determined using an analytical balance. Fruits were randomly selected and the results were registered as the average of 25 measurements.

Chemical analyses were carried out by standard methods (AOAC, 1990): soluble solids with an Abbe refractometer (Milton Roy Co., USA) and represented as °Brix; pH with a digital pH meter (Orions, USA); total acidity, and moisture. All analyses were carried out in quintuplicate on ripe fruit.

Vitamin C was extracted using two solvent systems: cold water or citric acid solution (0.1 M, EDTA 0.05% w/v) (Zapata and Dufour, 1992). Fresh fruit sample (10 g) was extracted with the chosen solvent (20 mL), sample was homogenized by sonication (5 min), filtered through cheesecloth, filtrate was recovered and residue was re-extracted, and filtrates were mixed. Filtrate was cleaned using a 0.45 µm filter and passed through a Sep-Pak C18 cartridge, previously equilibrated with acetonitrile and water. The sample was analyzed by HPLC, Agilent 1100 HPLC with DAD detection (Agilent Technologies, Palo Alto California, USA), using a SHEROCLONE ODS column (250 x 4.6 mm x 5 µm) (Phenomenex; Torrance, CA); elution was carried out with a KH_2PO_4 solution (25 mM), and detection at 254 nm. Quantification was done by using a calibration curve of ascorbic acid.

Total phenolics and antioxidant activity. The analyses were carried out with two types of extracts, using methanol or ethanol. Fresh fruits (10-15 g) were milled in a mortar (2 min). Homogenized sample was mixed with solvent (100 mL) in a 250 mL flask, sonicated (10 min), and passed through Whatman 1 filter paper; filtrate was recovered and residue was re-extracted, filtrates were mixed and used for total phenolics and antioxidant activity determinations.

Total phenolics were determined as described previously (Wrolstad, 2001). Briefly, sample obtained with methanol or ethanol (20 µL) was mixed with water (1.58 mL) and Folin-Ciocalteu reagent (0.1 mL), mixed (5 min), and added with a saturated solution of sodium carbonate (0.3 mL). The mixture was incubated (40°C/30 min) and measured at 765 nm. Phenolics were calculated using a calibration curve of gallic acid and results expressed as mg equivalents of gallic acid per 100 g of fresh fruit.

The antioxidant activity using DPPH was carried as follows: Sample (0.2 mL) was mixed with a DPPH solution (150 µM in methanol), incubated (30 min/25°C/

darkness), and measured at 517 nm. Antioxidant activity was calculated as

$$\% \text{ decoloration} = \left[\frac{A_c - A_s}{A_c} \right] * 100,$$

where: A_c = absorbance of control; A_s = absorbance of sample. Standard curves were prepared using vitamin C and Trolox, and results were expressed as equivalents of vitamin C (EVC) and of Trolox (TE), both per 100 g of fresh fruit.

The antioxidant activity using ABTS was determined with the methodology reported by Liu et al. (2009) with slight modifications. Briefly, ABTS radical was prepared by mixing 7 mM ABTS with 2.5 mM potassium persulfate; the mixture was incubated (16 h/darkness), and diluted with methanol to get an absorbance of 0.7 ± 0.05 at 734 nm. Sample (0.05 mL) and the ABTS radical solution (1.95 mL) were mixed and was incubated (37°C/10 min). Antioxidant activity as decoloring capacity was calculated with the above formula, and results were expressed as EVC and TE per 100 g of fresh fruit.

Analyses of dried fruit samples. The proximate composition (moisture; crude protein, Micro Kjeldahl, $N \times 6.25$; fat; crude fiber, and ash) was estimated by standard methods (AOAC, 1990). Energy value was calculated using the conversion factors of Merrill and Watt (1973) and the carbohydrate content determined by difference.

Samples for mineral analyses were prepared as described by Alcántar-González and Sandoval-Villa (1999). Mineral content was evaluated with an atomic absorption spectrometer SpectrAA-220 (Varian Inc., Palo Alto, California, USA) as previously reported (Montiel-Herrera et al., 2004; Montiel-Herrera et al., 2005; Pío-León et al., 2009).

Data analyses of the nutritional content were calculated on 100 g of fresh fruit. Content was considered high ($\geq 20\%$), good (10-20%) or poor ($< 10\%$) depending on its contribution to the recommended/adequate daily intake of the corresponding nutrient, Code of Federal Regulation (CFR), section 101.54 (FDA, 2009; FNB/FNIC, 2010) and dietary recommendations for Mexico (DRM) (Bourges et al., 2009).

Phytic acid was extracted and measured colorimetrically as described by Latta and Eskin (1980). Analyses were carried out in quintuplicate.

Tannins were determined as described by Price et al. (1978) and expressed as catechin equivalents (g/100 g d.w.). Analyses were carried out in quintuplicate.

Fatty acids were determined as described by Park and Goins (1994) with slight modifications. Sample (50 mg of meal, pulp or seed) was mixed with dichloromethane (100 μ L) in a 10 mL screw-capped tube; nonadecanoic

acid (50 μ L) was added as internal standard (C19:0, 10mg/mL; SUPELCO Inc., Germany), as well as NaOH 0.1 M in methanol (1 mL). Tubes were evacuated with N_2 (g), closed, heated in a water bath (10 min/90°C), and cooled to room temperature (25°C). One mL of BF_3 (14% in methanol) was added and air was evacuated with N_2 (g). The tube was closed, heated (90°C/10 min), and cooled (25°C). Methyl esters were extracted by water (1 mL) and hexane (1 mL) partition; the mixture was vortex mixed (10 s) and centrifuged (5 000 rpm/3 min); the hexanic phase was recovered and the aqueous phase was washed twice with hexane. Hexane phases were pooled and washed with distilled water, water residues were eliminated by passing throughout an anhydrous sodium sulphate column (1 x 5 cm). Hexane was evaporated under N_2 (g) stream and the residue was suspended into 1 mL of 2,2,4-trimethyl pentane for the GC analysis.

Fatty acid determination was carried out in an HP-6890-Series-II-Plus gas chromatograph coupled with a Mass Selective Detector 5973N (Agilent Technologies, Palo Alto California, USA). Sample was separated in a Quadrex-series-007 column (30 m x 0.25 mm i.d. x 0.25 μ m) (Quadrex Corp., Woodbridge, Connecticut, USA). Separation conditions were: injected volume 1 μ L; injector temperature 230°C; helium as carrier gas (1 mL/min, split ration 50:1); detector temperature was 245°C in the interface, 230°C in the ionization source, and 180°C in the quadrupole; column temperature was 100°C, 10°C/min up to 150°C, 3°C/min up to 180°C, 10°C/min up to 240°C, and 15 min at 240°C.

For the fatty acid quantification, fatty acid standards were methylated as described above and solutions of known concentrations were prepared. Samples were injected in order to obtain a response factor (RF) for each fatty acid standard. For those fatty acids present in samples whose standards were not available, a RF of 1 was assigned (Rubinson and Neyer-Hilvert, 1997). RF was calculated as

$$RF = \frac{A_s}{A_{IS}},$$

where, A_s and A_{IS} are the area for the standard and for the internal standard, respectively.

Fatty acid concentration was calculated with the formula

$$C_x = \frac{(A_x)(RF_x)}{(A_{IS})(C_{IS})},$$

where, C_x , A_x and RF_x are the concentration, area, and response factor for the fatty acid, respectively; and A_{IS} and

C_{IS} are the corresponding variables for the internal standard. Results are the average of three independent measurements. *Statistical analyses.* Excel (Microsoft Corp., USA) was used for statistical analysis. Determinations were carried out at least by triplicate and expressed as means \pm SD.

Results

The yellow stage of *E. tinifolia* fruits was characterized by negative values for redness (a^*) and positive values for yellowness (b^*) (Table 1); then fruit color changes to the red-brown characteristic of the over-ripened stage. Pingüica fruits are small and mainly composed of pulp, which is the edible portion; the pulp/seed weight ratio was $\sim 8:1$. Fruits are rounded and slightly flattened, equatorial size (8.3 x 8.7 mm) greater than axial size (7.4 mm) (Table 1).

Ehretia tinifolia fruits were characterized by a high content of soluble solids, low acidity, and high moisture, whereas vitamin C was undetected (Table 1).

The main components of pingüica fruit were carbohydrates (65.5% d.w., calculated by difference), followed by proteins, ash, and crude fiber. On the other hand, considering the anti-nutritional compounds, these fruits were richest in phytic acid (Table 1).

If fresh pingüica fruits are consumed, they could be considered as a high source of Se, providing 22.4% of the recommended dietary allowance (RDA) (21.7% of the DRM), a good source of Mg (10% of the RDA; 10.7% of the DRM), and a poor source of Fe and Mn, each contributing with $\sim 6.4\%$ of the RDA and Adequate Intake (AI) (Fe, 4.8% of the DRM), respectively; and of Ca (4.9% of the AI; same value for the DRM) and Zn (3.5% of the RDA; 2.3% of the DRM) (Table 1).

Antioxidant activity and phenolics content of pingüica fruits were higher in the methanolic extract than in the ethanolic extract. Moreover, the DPPH method gave higher antioxidant values than the ABTS method (Table 2).

As expected, the fatty acids were much higher in seeds (5 137.5 mg/100 g d.w.) than in pulp (834.8 mg/100 g d.w.), and the main components in both parts were unsaturated acids (pulp 64.7%; seed 79.5%); however, palmitic acid was the highest in pulp (27.6%). Linolenic acid was undetected in the seeds of *E. tinifolia*, an essential fatty acid found in pulp (Table 3).

Discussion

Ehretia tinifolia fruits collected at Sinaloa were larger than those of previous reports (5-7 mm) (Miller, 1989; Benítez-Badillo et al., 2004; Monrroy-Ortiz and Monrroy,

Table 1. Physicochemical analyses of the *Ehretia tinifolia* fruit

<i>Fresh fruit</i>	
Outer color of ripe fruit ^a	
L*	47.8 \pm 1.91
a*	-4.7 \pm 1.09
b*	23.8 \pm 1.84
Dimensions (mm) ^a	
Axial	7.4 \pm 0.42
Equatorial 1	8.7 \pm 0.53
Equatorial 2	8.3 \pm 0.50
Weight (g) ^a	0.2 \pm 0.05
Pulp (%)	88.7 \pm 0.48
Seed (%)	11.3 \pm 0.48
pH ^b	5.8 \pm 0.01
Total acidity ^{b,c}	0.1 \pm 0.01
Soluble solids ($^{\circ}$ Brix) ^b	11
Vitamin C (mg/100g) ^b	0.0
<i>Dried fruit</i>	
Proximate composition (%) ^{b,d}	
Moisture	88.7 \pm 0.64
Protein	16.5 \pm 0.18
Lipids	0.2 \pm 0.03
Ash	12.6 \pm 0.04
Crude fiber	5.2 \pm 0.11
Energy (kJ)	1227
Tannins (mg/100g) ^b	0.4 \pm 0.03
Phytic acid (mg/100g) ^b	1580.0 \pm 159.00
Minerals (mg/100g) ^b (RDA ^e /AI ^f)	
Ca (1300 mg) ^f	520.0 \pm 60.00
Co (NE)	2.2 \pm 0.41
Fe (18 mg) ^e	9.4 \pm 0.42
Mg (420 mg) ^e	340.0 \pm 40.00
Mn (2.3 mg) ^f	1.2 \pm 0.18
Se (55 μ g) ^e	0.1 \pm 0.01
Zn (11 mg) ^e	3.1 \pm 0.23

^a The values are the mean \pm SD of 25 measurements.

^b The values are the mean \pm SD of 5 measurements.

^c Determined as percentage of citric acid.

^d Values are in dry weight basis (d.w.) with the exemption of moisture. For energy calculation, carbohydrates were determined by difference.

^e Recommended dietary allowances.

^f Adequate Intakes; NE= Not established, the daily intake value has not been established due to lack of data on adverse effects (FNB/FNIC, 2010).

2006) and were similar to *Zizyphus sonorensis* fruits, native to Sinaloa (Montiel-Herrera et al., 2005). The sweet flavor of pingüica fruits, previously reported by Monrroy-Ortiz and Monrroy (2006), was characterized by a high ratio of soluble solids to acidity (Table 1). The pH values of pingüica fruits were higher than those of citric fruits

Table 2. Total phenolics and antioxidant activity per 100 g (f.w.) of the fresh pulp of pingüica fruit (*Ehretia tinifolia* L.)*

Extract	Total phenolics (mg)	DPPH*		ABTS*	
		$\mu\text{M ET}$	mg EVC	$\mu\text{M ET}$	mg EVC
Methanolic	125.45 \pm 2.9	1637.6 \pm 36.0	303.8 \pm 6.9	107.5 \pm 8.0	84.1 \pm 6.3
Ethanollic	50.25 \pm 6.85	386.4 \pm 1.2	71.94 \pm 0.2	56.4 \pm 2.0	45.5 \pm 0.3

* Values are given per 100 g of fruit on a fresh weight basis (f.w.).

$\mu\text{M ET}$ = micromole Trolox equivalents.

mg EVC= milligrams vitamin C equivalents.

Table 3. Fatty acid composition of *Ehretia tinifolia* fruit^a

Fatty acid	Pulp		Seed	
	mg/100g ^b	% ^c	mg/100g ^b	% ^c
Saturated				
Lauric (C12:0)	1.3 \pm 0.09	0.2 \pm 0.01	-	-
Nonanodioic	1.4 \pm 0.03	0.2 \pm 0.00	-	-
Myristic (C14:0)	8.1 \pm 0.49	1.0 \pm 0.06	0.6 \pm 0.05	0.0 \pm 0.00
Pentadecanoic (C15:0)	2.3 \pm 0.05	0.3 \pm 0.01	-	-
Palmitic (C16:0)	230.6 \pm 2.42	27.6 \pm 0.29	653.3 \pm 44.19	12.7 \pm 0.86
Margaric (C17:0)	4.2 \pm 0.14	0.5 \pm 0.02	3.8 \pm 0.29	0.1 \pm 0.01
Stearic (C18:0)	37.0 \pm 0.55	4.4 \pm 0.02	360.6 \pm 9.30	7.0 \pm 0.18
Arachidonic (C20:0)	2.4 \pm 0.15	0.3 \pm 0.02	26.7 \pm 1.80	0.5 \pm 0.04
Behenic (C22:0)	7.3 \pm 0.44	0.9 \pm 0.05	6.9 \pm 0.26	0.1 \pm 0.01
Lignoceric (C24:0)	-	-	2.6 \pm 0.21	0.1 \pm 0.00
Total	294.6	35.3	1,054.5	20.5
Monounsaturated				
3-Phenyl-2-propenoic	1.5 \pm 0.11	0.2 \pm 0.01	-	-
Palmitoleic (C16:1 ω -7)	4.1 \pm 0.15	0.5 \pm 0.02	4.1 \pm 0.31	0.1 \pm 0.01
Oleic (C18:1 ω -9)	146.9 \pm 0.63	17.6 \pm 0.08	1,173.6 \pm 34.04	22.9 \pm 0.66
cis-Vaccenic (C18:1 ω -7)	15.9 \pm 1.27	1.9 \pm 0.15	93.5 \pm 4.47	1.8 \pm 0.09
11-Eicosenoic	-	-	15.0 \pm 0.64	0.3 \pm 0.01
C18:1 Δ 9-13OH-12-OMe	-	-	5.0 \pm 0.21	0.1 \pm 0.00
Total	168.4	20.2	1,291.2	25.2
Polyunsaturated				
Linoleic (C18:2 ω -6)	220.8 \pm 3.95	26.4 \pm 0.47	2,791.8 \pm 104.69	54.3 \pm 2.04
Linolenic (C18:3 ω -3)	151.0 \pm 4.29	18.1 \pm 0.51	-	-
Total	371.8	44.5	2,791.8	54.3
Total	834.8	100.00	5,137.5	100.00

^a Values are the mean \pm SD of three measurements.

^b Total dry mater.

^c % of total fatty acid.

- Not detected.

(2.6-4.3) (Muller and Tobin, 1986) and similar to that of *Z. sonorensis* fruit (5.4) (Montiel-Herrera et al., 2005).

Vitamin C was undetected in pingüica fruits. Drupes, such as pingüica, are poor sources of vitamin C; peaches (*Prunus persica*), nectarines (*Prunus persica* var. *nucipersica*), prunes (*Prunus* spp.), and avocado (*Persea americana*) present contents lower than 10 mg/100 g of edible portion (USDA, 2009). Vitamin C was not detected in *Zizyphus sonorensis* fruit (Montiel-Herrera et al., 2005).

The moisture of pingüica fruit was similar to those of other fruit drupes such as peaches (88.9%), nectarines (87.6%), and prunes (87.5%) (USDA, 2009).

The phenolics content of pingüica (Table 2) was higher than those of tropical fruits such as papaya (*Carica papaya*) (28 mg/100 g f.w.), bananas (*Musa sapientum*) (51 mg/100 g f.w.), or oranges (*Citrus sinensis*) (75 mg/100 g f.w.), and it was comparable with that of guava (*Psidium guajava*) (138-179 mg/100 g f.w.) and star fruit (*Averrhoa carambola*) (131 mg/100 g f.w.) (Lim et al., 2007).

Antioxidant activity of pingüica (Table 2), using DPPH, was higher than reported for tropical fruits such as dragon fruit (*Hylocereus undatus*) (13.5 mg EVC/100 g f.w.) and guava (218 mg EVC/100 g f.w.). On the other hand, with the ABTS method, pingüica antioxidant activity (Table 2) was higher than those of *Opuntia* fruits (13-33 mg EVC/100 g f.w.) (Cayupán et al., 2011); and considering the Trolox equivalents values, this fruit must be grouped with fruits such as tomato, watermelon, white grape, and pumpkin that showed antioxidant activities lower than 500 μ M TE/100 g f.w. (Pennington and Fisher, 2009). Antioxidant activity and phenolics content are considered as important food characteristics for the prevention of chronic-degenerative diseases such as cancer, diabetes, obesity, and heart diseases (Kaur and Kapoor, 2001; Lule and Xia, 2005; Kaliora and Dedoussis, 2007). The consumption of pingüica fruits could provide health benefits by their content of phenolics and antioxidant activity.

The protein content of *E. tinifolia* pulp (16.5% d.w.) was higher than for common fruits and vegetables, for example, apple (*Malus domestica*) has 1.9% d.w., rhubarb (*Rheum rhabarbarum*) 14.08% d.w., and dragon fruit (*Hylocereus undatus*) 10.26% d.w. (USDA, 2009; Ledezma-Solano et al., 2010). The content of lipids of *E. tinifolia* fruit (0.2% d.w.), determined by the Soxhlet method, was lower than those of common fruits (USDA, 2009; Ledezma-Solano et al., 2010). *E. tinifolia* fruits had a high content of ash (12.6% d.w.), suggesting that they could be an interesting source of minerals; they are high in selenium (12.3 μ g/100 g f.w.), good for magnesium (10 mg/100 g f.w.), but poor in calcium, iron, manganese, and zinc (Table 1) (FNB/FNIC, 2009; Ledezma-Solano et al., 2010); however, their mineral content was higher than those of many common fruits (Bourges et al., 2009; Ledezma-Solano et al., 2010). Selenium deficiencies are rare worldwide except in China, Finland, and New Zealand; nevertheless, selenium consumption is suggested because this mineral is a cofactor of glutathione peroxidase, an important enzyme which complements the chemical antioxidant defenses (for example, vitamins E and C) (Mahan and Escott-Stump, 2001). The crude fiber of *E. tinifolia* fruits was higher than those of some native fruits of Sinaloa (for example, *Vitex mollis* and *Zizyphus sonorensis*) (Montiel-Herrera et al., 2004; Montiel-Herrera et al., 2005; Pío-León et al., 2009). Contrasting the provided energy (kJ/100 g portion), the value for *E. tinifolia* fruit (1 227 kJ) was lower than values for most of the common fruits and similar to lemon (1 101 kJ) and lime (1 069 kJ) (USDA, 2009); as well as to coconut (1 011 kJ) (Ledezma-Solano et al., 2010).

The fruits of *E. tinifolia* had low concentrations of tannins (0.4 mg/100 g d.w.) (Table 1); the content of phytic

acid was 0.2% f.w., lower than the registered value for the highly consumed *Phaseolus* spp. (0.8-1.1%) and soybean (1.6%); thus, it is expected that *E. tinifolia* consumption does not induce anti-nutritional effects (Oatway et al., 2001; Shamsuddin, 2002), on the contrary it may induce health benefits. It has been reported that diets containing phytates (0.5-1.5%) improve the lipid profile of serum and liver of old rats and the glucose level of diabetic rats (Sung-Hyen et al., 2006; Sung-Hyen et al., 2007). Phytic acid may have positive effects for the prevention or treatment of cancer (Shamsuddin, 2002).

Commonly, fruits are not a rich source of lipids, but carbohydrates (USDA, 2009; Ledezma-Solano et al., 2010), and the vegetable oils are mainly obtained from seeds with some exceptions such as avocado and olive oil; contrasting with the main fatty acid of *E. tinifolia* pulp, in these fruits the main component was oleic acid (USDA, 2009). Fatty acids of *E. tinifolia* pulp were 0.83% d.w. (Table 3), this value was higher than that obtained by the AOAC technique (Table 1) and it must be due to differences in the extraction methods. Contrasting with the fatty acid composition of cherimoya (*Annona cherimola* Mill.) mesocarp (Gutiérrez et al., 2005), their main components were the same (*i.e.* palmitic was highest, followed by linoleic and oleic acid) and the C18 family represents more than 50% of total fatty acids, common characteristic of fruits. For the essential fatty acids, the ratio ω -6/ ω -3 for cherimoya in physiological maturity is 1.56 whereas it was 1.46 for *E. tinifolia* pulp, a value lower than 2 is considered beneficial for human health.

The fatty acid profile of pingüica seeds was similar to that of *Cucurbita* spp. seeds and of corn germen with linoleic, oleic, and palmitic acid as the main components, as well as a 4/1 ratio for unsaturated/saturated components (Astiasarán and Martínez, 2000; Applequist et al., 2006). In oils from seeds are commonly found essential fatty acids but with variable ratios (Astiasarán and Martínez, 2000). In pitaya seeds (*Hylocereus* spp.), 51% of total fatty acids were essential with 50% of linoleic, corresponding with the values for *E. tinifolia* seed. The essential fatty acid content of *E. tinifolia* seed (54.3%) was higher than for canola (38%), similar to sesame (45%), and lower than in other oil-grains (for example, sunflower 68%, flaxseed 72%, and safflower 75%) (Ariffin et al., 2009).

Physicochemical, nutritional, and antioxidant characteristics of *E. tinifolia* fruit are being reported here for the first time. This fruit is a high source of ash, selenium, and antioxidant compounds. This research improves the knowledge of plants from Mexico and will promote their appreciation. *E. tinifolia* fruits could be an interesting source of nutrients if included in diet, and more studies

must be carried out to design and implement strategies for the rational use of *E. tinifolia*.

Acknowledgments

We would like to thank the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología and Universidad Autónoma de Sinaloa (UAS) for financial support; as well as Dr. Rito Vega-Aviña, Agronomy Faculty, UAS, for his help in taxonomic identification of plant material.

Literature cited

- Alcántar-González, G. and M. Sandoval-Villa. 1999. Procedimientos analíticos. In Manual de Análisis Químicos de Tejido Vegetal, G. Alcántar-González and M. Sandoval-Villa (eds.). Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. México, D.F. p. 40-42.
- AOAC (Association of Official Analytical Chemists). 1990. Official methods of analysis. Association of Official Analytical Chemists, Inc. Washington, D.C. p. 80, 912, 915, 917, 918.
- Applequist, W. L., B. Avula, B. T. Schaneberg, Y. H. Wang and I. A. Khan. 2006. Comparative fatty acid content of seeds of four *Cucurbita* species grown in a common (shared) garden. *Journal of Food Composition and Analysis* 19: 606-611.
- Argueta, C. Z. A. and S. Mata. 2009a. Atlas de las plantas de la medicina tradicional mexicana. *Ehretia tinifolia* L. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México. <http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/monografia.php?l=3&t=Ehretia%20tinifolia&id=7291>; last access: 28.VI.2010.
- Argueta, C. Z. A. and S. Mata. 2009b. Flora medicinal indígena de México. Flora medicinal mayo de la región de el Fuerte y Choix, Sinaloa. Pingüica. Universidad Nacional Autónoma de México, D. F., México. http://www.medicinatradicionalmexicana.unam.mx/flora2.php?l=4&po=mayo&te=Ehretia_tinifolia_DC&id=5444&clave_region=11; last acces: 20.IX.2010.
- Ariffin, A. A., J. Bakar, C. P. Tan, R. A. Rahman, K. R. and C. C. Loi. 2009. Essential fatty acids of pitaya (dragon fruit) seed oil. *Food Chemistry* 114:561-564.
- Astiasarán, I. and J. F. Martínez. 2000. Alimentos: composición y propiedades. McGraw-Hill interamericana. Madrid, España. p. 115-120.
- Benítez-Badillo, G., M. T. P. Pulido-Salas and M. Equihua-Samora. 2004. Árboles multiusos nativos de Veracruz para reforestación, restauración y plantaciones. Instituto de Ecología, A.C., Sigolfo, Conafor. Xalapa, Veracruz, México. 108 p.
- Bourges, H., E. Casanueva and J. L. Rosado. 2009. Recomendaciones de ingestión de nutrimentos para la población mexicana. Bases fisiológicas. Tomos 1 y 2. Editorial Médica Panamericana D. F., México. p. 188-193, 372-373.
- Capistran-Barradas, A., P. Moreno-Casasola and O. Defeo. 2006. Postdispersal fruit and seed removal by the crab *Gecarcinus lateralis* in a coastal forest in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 38:203-209.
- Cayupán, Y. S. C., M. J. Ochoa and M. A. Nazareno. 2011. Health-promoting substances and antioxidant properties of *Opuntia* sp. fruits. Changes in bioactive-compound contents during ripening process. *Food Chemistry* 126:514-519.
- Cordain, L. 1999. Cereal grains: humanity's double-edged sword. *World Review of Nutrition and Dietetics* 84:19-73.
- Delgado-Vargas, F. and O. Paredes-López. 2002. Natural Colorants for Food & Nutraceutical Uses. CRC Press. Boca Raton. p. 266-267.
- FDA (Food and Drug Administration). 2009. US government laws, regulations, decisions, and guidelines catalog. code of federal regulations, title 21. <http://www.accessdata.fda.gov/scripts/cdrh/cfdocs/cfcfr/CFRSearch.cfm>; last access: 28.I.2010.
- FNB/FNIC (Food and Nutrition Board, Food/Nutrition Information Center). 2009. Dietary reference intakes. http://fnic.nal.usda.gov/nal_display/index.php?info_center=4&tax_level=3&tax_subject=256&topic_id=1342&level3_id=5140; last access: 28.VII.2010.
- Gottschling, M. and H. H. Hilger. 2004. Characterisation of a novel fruit type found in *Ehretia* (Ehretiaceae, Boraginales). *Blumea* 49:145-153.
- Gutiérrez, M., M. M. Sola and A. M. Vargas. 2005. Fatty acid composition of phospholipids in mesocarp of cherimoya fruit during ripening. *Food Chemistry* 90:341-346.
- Kaliora, A. C. and G. V. Dedoussis. 2007. Natural antioxidant compounds in risk factors for CVD. *Pharmacological Research* 56:99-109.
- Kaur, C. and H. Kapoor. 2001. Antioxidants in fruits and vegetables - the millennium's health. *International Journal of Food Science and Technology* 36:703-725.
- Lara-López, M. S. and A. González-Romero. 2002. Alimentación de la iguana verde *Iguana iguana* (squamata: iguanidae) en La Mancha, Veracruz, México. *Acta Zoológica Mexicana* 85:139-152.
- Latta, M. and M. Eskin. 1980. A simple and rapid colorimetric method for phytate determination. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 28:1313-1315.
- Ledezma-Solano, J. A., A. Chávez-Villasana, F. Pérez-Gil-Romo, E. Mendoza-Martínez and C. Calvo-Carrillo. 2010. Composición de alimentos Miriam Muñoz de Chávez. Valor nutritivo de los alimentos de mayor consumo. McGraw-Hill. México, D. F. p. 83-97.
- Lim, Y. Y., T. T. Lim and J. J. Tee. 2007. Antioxidant properties of

- several tropical fruits: A comparative study. *Food Chemistry* 103:1003-1008.
- Lule, S. and W. Xia. 2005. Food Phenolics, Pros and Cons: A Review. *Food Reviews International* 21:367-388.
- Mahan, L. K. and S. Escott-Stump. 2001. *Nutrición y dietoterapia*, de Krause. McGraw-Hill Interamericana. México, D F. p. 154-156.
- Martínez-Valverde, I., M. J. Periago and G. Ros. 2000. Significado nutricional de los compuestos fenólicos en la dieta. *Archivos Latinoamericanos de Nutrición* 50:5-18.
- Martínez, M. 1979. Catálogo de nombres vulgares y científicos de plantas mexicanas. Fondo de Cultura Económica. México, D F. p. 93-1071.
- Merrill, A. L. and B. K. Watt. 1973. Energy values of foods... basis and derivation. *Agricultural handbook no 74*. US Government Printing Office. Washington, D.C. p. 24-51.
- Miller, J. S. 1989. A revision of the new world species of *Ehretia* (Boraginaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:1050-1076.
- Monrroy-Ortiz, C. and R. Monrroy. 2006. Las plantas, compañeras de siempre. La experiencia en Morelos. UAEM, Conabio, CIB-UAEM, Conanp. Cuernavaca, Morelos, México. p. 201.
- Montiel-Herrera, M., I. L. Camacho-Hernández, A. Ríos-Morgan and F. Delgado-Vargas. 2004. Partial physicochemical and nutritional characterization of the fruit of *Vitex mollis* (Verbenaceae). *Journal of Food Composition and Analysis* 17:205-215.
- Montiel-Herrera, M., S. Campista-León, I. L. Camacho-Hernández, A. Ríos-Morgan and F. Delgado-Vargas. 2005. Physicochemical and nutritional characteristics of the fruit of *Zizyphus sonorensis* S. Wats (Rhamnaceae). *International Journal of Food Science and Nutrition* 56:587-596.
- Muller, H. G. and G. Tobin. 1986. *Nutrición y ciencia de los alimentos*. Acibria. Zaragoza. España. p. 167-170.
- Oatway, L., T. Vasanthan and J. H. Helm. 2001. Phytic acid. *Food Reviews International* 17:419-431.
- Park, P. W. and R. E. Goins. 1994. *In situ* preparation of fatty acid methyl esters for analysis of fatty acid composition in foods. *Journal of the American Oil Chemist's Society* 59:1262-1266.
- Pennington, J. A. T. and R. A. Fisher. 2009. Classification of fruits and vegetables. *Journal of Food Composition and Analysis* 22S:S23-S31.
- Pío-León, J. F., G. López-Angulo, O. Paredes-López, M. J. Uribe-Beltrán, S. P. Díaz-Camacho and F. Delgado-Vargas. 2009. Physicochemical, nutritional and antibacterial characteristics of the fruit of *Bromelia pinguin* L. *Plant Foods for Human Nutrition* 64:181-187.
- Price, M. L., S. van Scoyoc and L. G. Butler. 1978. A critical evaluation of the vanillin reaction as an assay for tannin in sorghum grain. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 26:1214-1218.
- Robinson, J. F. and J. Neyer-Hilvert. 1997. Integration of GC/MS instrumentation into the undergraduate laboratory: separation and identification of fatty acids in commercial fats and oils. *Journal of Chemical Education* 74:1106-1107.
- Shamsuddin, A. M. 2002. Anti-cancer function of phytic acid. *Journal of Food Science and Technology* 37:769-782.
- Sung-Hyen, L., P. Hong-Ju, C. Hye-Kyung, C. So-Young, J. Hyun-Jin, C. Soo-Muk, K. Dae-Yong, K. Min-Soo and S. L. Hyun. 2007. Dietary phytic acid improves serum and hepatic lipid levels in aged ICR mice fed a high-cholesterol diet. *Nutrition Research* 27:505-510.
- Sung-Hyen, L., P. Hong-Ju, C. Hye-Kyung, C. So-Young, C. Soo-Muk and S. L. Hyun. 2006. Dietary phytic acid lowers the blood glucose level in diabetic KK mice. *Nutrition Research* 26:474-479.
- USDA (Department of Agriculture, Agricultural Research Service). 2009. Nutrient Database for Standard Reference, Release 22. <http://www.ars.usda.gov/ba/bhnrc/ndl>; last access: 4.X.2009
- Wrolstad, R. E. (ed). 2001. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*. John Wiley and Sons Inc.
- Zapata, S. and J. P. Dufour. 1992. Ascorbic, dehydroascorbic and isoascorbic acid simultaneous determinations by reverse phase ion interaction HPLC. *Journal of Food Science* 57:506-511.



Nota científica

Registros nuevos de Orchidaceae para Veracruz, México

New records of Orchidaceae for Veracruz, Mexico

Miguel Castañeda-Zárate^{1,2✉}, José Viccon-Esquivel^{1,2}, Sergio E. Ramos-Castro^{1,3} y Rodolfo Solano-Gómez⁴

¹Asociación para la Conservación de Orquídeas Silvestres (ACoS). Circuito Gonzalo Aguirre Beltrán s/n, Zona Universitaria, 91090 Xalapa, Veracruz, México.

²Universidad Veracruzana, Centro de Investigaciones Tropicales. Interior ex hacienda Lucas Martín, Araucarias s/n, Col. Periodistas 91019 Xalapa, Veracruz, México.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria. 70-275, 04510 México, D. F., México.

⁴Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca. Hornos 1003, 71230 Santa Cruz Xoxocotlán, Oaxaca, México.

✉ miguelcastanedazarate@gmail.com

Resumen. Se registran como novedades para la flora de Veracruz 7 especies de orquídeas a partir de material recolectado en el estado durante los últimos 3 años, principalmente en fragmentos conservados de bosque mesófilo de montaña. Estas especies son *Anathallis abbreviata*, *Galeoglossum tubulosum*, *Homalopetalum pumilum*, *Leochilus johnstonii*, *Lepanthes totontepecensis*, *Mormolyca moralesii* y *Ponthieva mexicana*.

Palabras clave: *Anathallis abbreviata*, *Galeoglossum tubulosum*, *Homalopetalum pumilum*, *Leochilus johnstonii*, *Lepanthes totontepecensis*, *Mormolyca moralesii*, Orchidaceae, *Ponthieva mexicana*.

Abstract. Seven orchid species are reported for the first time from Veracruz. All of these were collected during the last 3 years, mainly in conserved fragments of cloud forest. These species are *Anathallis abbreviata*, *Galeoglossum tubulosum*, *Homalopetalum pumilum*, *Leochilus johnstonii*, *Lepanthes totontepecensis*, *Mormolyca moralesii*, and *Ponthieva mexicana*.

Key words: *Anathallis abbreviata*, *Galeoglossum tubulosum*, *Homalopetalum pumilum*, *Leochilus johnstonii*, *Lepanthes totontepecensis*, *Mormolyca moralesii*, Orchidaceae, *Ponthieva mexicana*.

Veracruz es uno de los estados de México mejor explorados y con una flora bien conocida (Krömer et al., 2010). Su posición geográfica y diversidad florística ha motivado el interés de los botánicos, quienes desde finales del siglo XVII lo han visitado, destacándose entre ellos colectores como Sessé, Mociño y Humboldt (Cházaro, 1989; Rzedowski et al., 2009). Sin embargo, aún es posible encontrar especies no conocidas en la entidad, como *Piper xanthostachyum* C. DC. y *Ponthieva brenesii* Schltr. (Castillo-Campos et al., 2009) e incluso especies nuevas para la ciencia, como *Acianthera sotoana* R. Solano (Solano, 2010), y *Monstera florescanoana* Croat, T. Kromer et Acebey (Croat et al., 2010).

En la actualidad se conocen para Veracruz 433 orquídeas (Castañeda-Zárate et al., datos no publicados), una cifra mucho mayor a la de 351 especies registradas hace

varios años por Sosa y Gómez Pompa (1994), la cual se ha incrementado con el hallazgo de nuevas especies (Salazar, 1999, 2005; Palestina y Sosa, 2002; Solano, 2010) y con los registros de otras que no se conocían de Veracruz, pero sí en estados vecinos (Castillo-Campos et al., 2009).

Entre 2006 y 2009 se realizó trabajo de exploración botánica y recolecta de ejemplares de la familia Orchidaceae en fragmentos de bosque mesófilo de montaña que aún se encuentran en buen estado de conservación en el centro de Veracruz. Este material fue preparado para su herborización siguiendo técnicas convencionales (Lot y Chiang, 1986), luego fue revisado y comparado con especímenes depositados en los herbarios AMO, MEXU, XAL y XALU, con literatura especializada y mediante consultas a especialistas para determinar su identidad.

Como resultado de este proceso, se adicionaron las siguientes especies que no se conocían previamente para la flora de Veracruz (Sosa y Gómez-Pompa, 1994; Salazar y Soto Arenas, 1996; Espejo-Serna y López Ferrari, 1997,

1998; Hágsater y Soto Arenas, 2003, 2008): *Anathallis abbreviata* (Schltr.) Pridgeon y M.W. Chase, *Galeoglossum tubulosum* (Lindl.) Salazar y Soto Arenas, *Homalopetalum pumilum* (Ames) Dressler, *Leochilus johnstonii* Ames y Correll, *Lepanthes totontepecensis* Salazar y Soto Arenas, *Mormolyca moralesii* (Carnevali y J. T. Atwood) M. A. Blanco y *Ponthieva mexicana* (A. Rich. y Galeotti) Salazar (Figs. 1, 2). En el Cuadro 1 se encuentran datos sobre su conocimiento previo, distribución y hábitat en Veracruz y estatus de conservación.

Estos registros nuevos indican que en Veracruz, a pesar de ser uno de los estados mejor explorados del país, hace

falta realizar trabajo de exploración y conservación en zonas donde aún se presentan fragmentos que albergan una alta biodiversidad, particularmente los de bosque mesófilo de montaña localizados en el centro del estado y en la sierra de Los Tuxtlas, lo que resulta relevante dado que Veracruz está considerado el tercer estado mexicano con mayor biodiversidad y también uno con tasa de deforestación muy alta. En la entidad se ha transformado 71.43% de su cobertura vegetal original a causa de actividades agrícolas y ganaderas (Vázquez-Torres et al., 2010), especialmente la que correspondía a bosque tropical perennifolio y bosque mesófilo de montaña.

Cuadro 1. Nuevos registros de Orchidaceae para el estado de Veracruz

<i>Especie</i>	<i>Conocimiento previo</i>	<i>Distribución y hábitat en Veracruz</i>	<i>Estatus de conservación</i>	<i>Ejemplares de respaldo</i>
<i>Anathallis abbreviata</i>	En México se conocía únicamente del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas	sierra de Los Tuxtlas y la Sierra Madre Oriental, en bosque mesófilo de montaña con pino y encino	Sujeta a protección especial	<i>Castañeda-Zárte et al.</i> 88 (MEXU, XAL), <i>Castañeda-Zárte et al.</i> 124 (MEXU, XAL), <i>Castañeda-Zárte</i> 217 (AMO, MEXU, XAL), <i>Krömer y Otto</i> 2948 (XAL), <i>Hágsater</i> 4447 (AMO, foto) <i>Castañeda-Zárte et al.</i> 206 (XAL)
<i>Galeoglossum tubulosum</i>	Se distribuye en la Sierra Madre Oriental, el Eje Volcánico Transversal y las montañas del norte de Chiapas	Sierra Madre Oriental creciendo en bosque mesófilo con pino y encino	No amenazada	<i>Haeckel</i> 111 (XAL), <i>Castañeda-Zárte y Ramos-Castro</i> 125 (AMO, MEXU, XAL), <i>Castañeda-Zárte y Ramos-Castro</i> 324 (AMO, MEXU, XAL), <i>Krömer</i> 3219 (XAL)
<i>Homalopetalum pumilum</i>	Endémica de la vertiente del golfo de México. Crece en la Sierra Madre Oriental y la meseta central de Chiapas	Sierra Madre Oriental, en bosque mesófilo de montaña y bosque de pino	No amenazada	<i>Viccon-Esquivel</i> 131 (XAL), <i>Castañeda-Zárte y Viccon-Esquivel</i> 99 (XALU), <i>Castañeda-Zárte</i> 127 (AMO, MEXU, XAL), <i>Zamora et al.</i> 2268 (XAL) <i>Castañeda-Zárte y Ramos-Castro</i> 338 (XAL)
<i>Leochilus johnstonii</i>	En el país se distribuye en la Sierra Madre del Sur	Sierra Madre Oriental, en bosque mesófilo de montaña y bosque de pino-encino	No amenazada	<i>Castañeda-Zárte y Ramos-Castro</i> 282 (XAL), <i>Flores y Valencia</i> s/n. (XAL)
<i>Lepanthes totontepecensis</i>	Anteriormente se consideraba endémica de la Sierra Mixe de Oaxaca	Presente en la Sierra Madre Oriental. Habita en bosque mesófilo de montaña	No amenazada	<i>Viccon-Esquivel y Jimeno</i> 252 (MEXU), <i>Castañeda-Zárte y Ramos-Castro</i> 314 (MEXU, XAL), <i>Durán y Narave</i> 769 (XAL)
<i>Mormolyca moralesii</i>	En México, conocida únicamente del valle del río Usumacinta, Chiapas	Sierra Madre Oriental en bosque mesófilo de montaña	No amenazada	
<i>Ponthieva mexicana</i>	En el país se conoce de la Sierra Madre del Sur, Eje Volcánico Transversal, Sierra Madre Oriental y la meseta central de Chiapas	Sierra Madre Oriental, en bosque mesófilo de montaña	No amenazada	

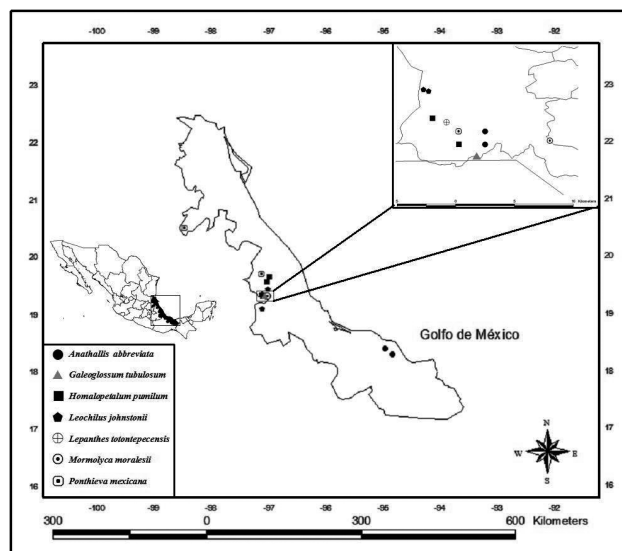


Figura 1. Ubicación de las localidades conocidas para los nuevos registros en el estado de Veracruz.

Agradecemos a Luis Sánchez Saldaña y Rolando Jiménez del Herbario AMO, por las facilidades para revisar esa colección. David Jimeno-Sevilla proporcionó la fotografía de *Anathallis abbreviata*. Los comentarios de Víctor Steinmann y de los revisores anónimos permitieron mejorar el manuscrito. Finalmente, agradecemos a Miguel A. Soto Arenas†, por el material bibliográfico donado, pero sobre todo por sus valiosas enseñanzas.

Literatura citada

- Castillo-Campos, G., J. G. García-Franco, K. Mehltreter y M. L. Martínez. 2009. Registros nuevos de *Ponthieva brenesii* (Orchidaceae) y *Piper xanthostachyum* (Piperaceae) para el estado de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:565-569.
- Cházaro, B. M. 1989. Miscellaneous papers on the flora of Veracruz, Mexico. Tesis, Maestría. Departamento de Botánica, Universidad de Wisconsin-Madison. 217 p.
- Croat, T. B., T. Krömer y A. Acebey. 2010. *Monstera florescanoana* (Araceae), a new species from central Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:225-228.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1997. Las monocotiledoneas mexicanas una sinopsis florística 1. Lista de referencia, parte VIII: Orchidaceae 1. Consejo Nacional de la Flora de México y Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, México, D. F. 90 p.
- Espejo-Serna, A. y A. R. López-Ferrari. 1998. Las monocotiledoneas mexicanas una sinopsis florística 1. Lista de referencia parte VIII: Orchidaceae 1. Consejo Nacional de la Flora de México y Universidad Autónoma

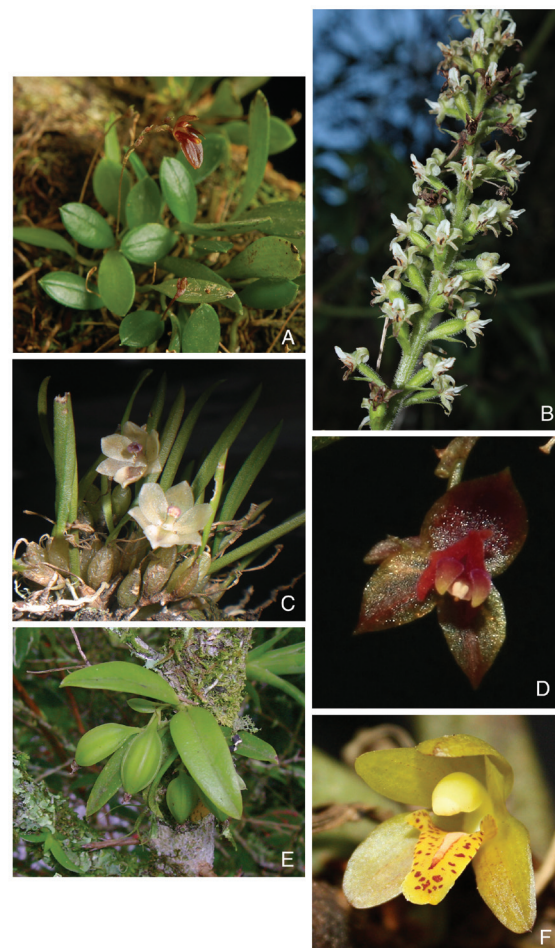


Figura 2. Registros nuevos de orquídeas para Veracruz. A, *Anathallis abbreviata* (fotografía de D. Jimeno-Sevilla); B, *Ponthieva mexicana* (fotografía de S. E. Ramos-Castro); C, *Homalopetalum pumilum* (fotografía de S. E. Ramos-Castro); D, *Lepanthes totontepecensis* (fotografía de S. E. Ramos-Castro); E, *Leochilus johnstonii* (fotografía de M. Castañeda-Zárate); F, *Mormolyca moralesii* (fotografía de M. Castañeda-Zárate).

- Metropolitana-Iztapalapa, México, D. F. 115 p.
- Hágsater, E. y M. A. Soto Arenas (eds.). 2003. *Icones Orchidacearum 5-6: Orchids of México 2-3*. Instituto Chinoín, México, D. F.
- Hágsater, E. y M. A. Soto Arenas (eds.). 2008. *Icones Orchidacearum 11: Orchids of México 4*. Instituto Chinoín, México, D. F.
- Krömer, T., A. Acebey y A. Gómez-Pompa. 2010. Introducción. *In Atlas de la Flora de Veracruz, un patrimonio natural en peligro*, A. Gómez-Pompa, T. Krömer y R. Castro-Cortés (coords.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz/

- Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. p. 25-42.
- Lot, A. y F. Chiang. 1986. Manual de herbario, administración y manejo de colecciones técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. Consejo Nacional de la Flora de México, México D. F. 142 p.
- Palestina, R. y V. Sosa. 2002. Morphological variation in populations of *Bletia purpurea* (Orchidaceae) and description of the new species *B. riparia*. *Brittonia* 54:99-111.
- Rzedowski, J., G. Calderón de Rzedowski y A. Butanda. 2009. Los principales colectores de plantas activos en México entre 1700 y 1930. Instituto de Ecología/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Pátzcuaro, Michoacán. 121 p.
- Salazar, G. A. 1999. Novelties in Mexican Orchidaceae, mainly from the Uxpanapa-Chimalapa region, Veracruz and Oaxaca. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 70:1-12.
- Salazar, G. A. 2005. A new species of *Ponthieva* (Orchidaceae, Cranichidinae) from Veracruz, Mexico. *Brittonia* 57:252-254.
- Salazar, G. A. y M. A. Soto Arenas. 1996. El género *Lepanthes* Sw. en México. *Orquídea (México)* 14:1-229.
- Solano, R. 2010. Dos especies nuevas de Pleurothallidinae (Orchidaceae) de México. *Lankesteriana* 9:447-454.
- Sosa, V. y A. Gómez-Pompa. 1994. Lista florística. In *Flora de Veracruz*, V. Sosa y A. Gómez-Pompa (eds.). Universidad de California/Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz. 245 p.
- Vázquez-Torres, S. M., C. I. Carvajal-Hernández y A. M. Aquino-Zapata. 2010. Áreas naturales protegidas. In *Atlas del patrimonio natural, histórico y cultural de Veracruz*, vol.1. Patrimonio natural, G. Benítez Badillo y C. Welsh Rodríguez (eds.). Comisión del Estado de Veracruz para la Conmemoración de la Independencia Nacional y de la Revolución Mexicana, Gobierno del Estado de Veracruz/ Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. p. 249-274.



Research note

Notes on helminth parasites of tuna fishes (Scombridae) in Brazil

Notas sobre los helmintos parásitos del atún (Scombridae) en Brasil

Márcia Cristina Nascimento-Justo^{1,2✉} and Anna Kohn^{1,3}

¹Laboratório de Helmintos Parasitos de Peixes, Instituto Oswaldo Cruz, Fiocruz, Av. Brasil, 4365 Manguinhos, Rio de Janeiro, Brasil.

²Financial support: Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro - Faperj.

³Research fellow: Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq.

✉ marciajusto@ioc.fiocruz.br

Abstract. Four species of Scombridae from the coast of Rio de Janeiro, southwest Atlantic Ocean were found to be parasitized with species of Didymozoidae (Digenea): *Thunnus atlanticus* (Lesson) a new host record for *Nephrodidymotrema ahi* Yamaguti, 1970, *Didymocystis neothunni* (Yamaguti, 1970), and *Didymozoon longicolle* (Yamaguti, 1970); *Thunnus obesus* (Lowe) parasitized by *Didymozoon longicolle* and reported as a new host for *Nephrodidymotrema ahi*; *Thunnus albacares* (Bonaterre) parasitized by *Nephrodidymotrema ahi*, and *Katsuwonos pelamis* (Linnaeus) by *Didymozoon longicolle*. Measurements, figures, and parameters of infection are presented.

Key words: *Thunnus atlanticus*, *Thunnus albacares*, *Thunnus obesus*, *Katsuwonos pelamis*, Digenea, Didymozoidae, Brazil.

Resumen. Cuatro especies de Scombridae de la costa de Río de Janeiro, suroeste del océano Atlántico, se reportan parasitados con diferentes especies de Didymozoidae (Digenea): *Thunnus atlanticus* (Lesson) un registro de nuevo huésped para *Nephrodidymotrema ahi* Yamaguti, 1970, *Didymocystis neothunni* (Yamaguti, 1970) y para *Didymozoon longicolle* (Yamaguti, 1970); *Thunnus obesus* (Lowe) parasitado por *Didymozoon longicolle*, se indica como nuevo huésped para *Nephrodidymotrema ahi*; *Thunnus albacares* (Bonaterre) parasitados por *Nephrodidymotrema ahi* y *Katsuwonos pelamis* (Linnaeus) por *Didymozoon longicolle*. Se presentan las mediciones, las figuras y los parámetros de la infección.

Palabras clave: *Thunnus atlanticus*, *Thunnus albacares*, *Thunnus obesus*, *Katsuwonos pelamis*, Digenea, Didymozoidae, Brasil.

The importance of research concerning parasite fauna of Brazilian tuna is due to the large number of specimens exported. In this paper, 4 species of Scombridae from the coast of Rio de Janeiro, which represent important economic resources, were studied for helminth parasites: *Thunnus albacares* (Bonaterre), *T. atlanticus* (Lesson), *T. obesus* (Lowe), and *Katsuwonos pelamis* (Linnaeus). Studies have confirmed the great migratory potential of tuna from different oceans (Arrizabalaga et al., 2002; Hallier, 2005; Arreguil et al., 2006). Madhavi and Ham (2000) affirmed that high vagility and endothermy require high metabolic energy which is met through foraging on large quantities of food items comprising crustaceans, fish, mollusks, and polychaetes that serve as intermediate and paratenic hosts for didymozoid and other helminth parasites. In studies

involving helminth parasites of Scombridae from Brazil, in the southwest Atlantic Ocean (Kohn et al., 2001; Kohn and Justo, 2008; Justo et al., 2008, 2009; Justo and Kohn, 2005, 2009, 2010), the most prevalent and abundant species belong to Didymozoidae Monticelli, 1888, which is in agreement with results reported by other authors in different parts of the world (Yamaguti, 1970; Ishii, 1935; Nikolaeva, 1985; Pozdnyakov, 1996; Madhavi and Ham 2000; Munday et al., 2003; Mladineo et al., 2011). The Didymozoidae, found predominantly in tropical and subtropical waters, are one of the most enigmatic groups of parasites of marine fish (Nikolaeva, 1985). These new data increase current knowledge regarding helminth parasites of tuna from the southwest Atlantic Ocean and expand the known geographic distribution.

Fish, 149 specimens, were collected and examined from January 2004 to April 2007: 38 individuals of *T. albacares*, 34-76 cm total body length and 0.550-7.8 kg

weight [15 males (39.4%) and 23 females (60.6%)]; 45 individuals of *T. atlanticus*, 45-82 cm total body length and 1.3-6.0 kg [16 males (35.5%) and 29 females (64.5%)]; 35 individuals of *T. obesus*, 42-80 cm total body length and 1.2-8.0 kg [21 males (60%) and 14 females (40%)]; and 44 individuals of *K. pelamis*, 26-73 cm total body length and 1.0-8.0 kg [18 males (41%) and 26 females (59%)]. Fishes were obtained from local fishermen from the coastal zone of the state of Rio de Janeiro, off Cabo Frio, Brazil (22°52'46" S, 42°01'07" W). Helminths were released from cysts and fixed with or without compression in AFA (alcohol 93%, formalin 5%, acetic acid 2%), stained in alcoholic-acid carmine, dehydrated in an alcohol series, cleared in methyl salicylate, and mounted in Canada balsam. Measurements of slightly compressed worms are in micrometers, with the mean in parentheses followed by the number of specimens measured in brackets, where applicable. Parameters of infection as proposed by Bush et al. (1997) are given in Table 1. Confidence intervals (95%) were calculated assuming a binominal distribution, using software Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa et al., 2000). Representative specimens were deposited in the Helminthological Collection of the Oswaldo Cruz Institute (CHIOC), Rio de Janeiro, Brazil.

Nephrodidymotrematinae Yamaguti, 1970

Nephrodidymotrema ahi Yamaguti, 1970 (Figs. 1A, B)

Hosts and site of infection: encysted in pairs in kidney of *T. atlanticus* and *T. obesus* (new host records) and *T. albacares*.

Material examined: 28 specimens in three of 38 *T. albacares*, 21 specimens in 5 of 45 *T. atlanticus*, and three specimens in 2 of 35 *T. obesus*.

Voucher specimens deposited: CHIOC n° 37139 a-d, 37140 a-b, 37141 a-b, 37142.

Description (based on 9 specimens): round cysts containing a pair of worms (1 male and 1 female) are easily visualized by the bright yellow color of the cyst in the kidneys of the hosts. The body of both the male and female are divided into 2 free anterior regions and 1 posterior region fused on one side, such that male and female cannot be separated.

Male. Anterior region free, elongated, widened in the anterior third (Figs. 1A, B), measuring 1 900-3 200 (2 600) [n= 3] long by 220-400 (300) [n= 3] wide. Oral sucker terminal, 75-150 (96) [n= 4] long by 45-105 (64) [n= 4] wide, directly followed by the globular pharynx, 35-45 (39) [n= 4] in diameter. Short esophagus surrounded by gland cells, 100-120 [n= 2] long. Caeca extended into the posterior region. Posterior region of the body completely fused with posterior region of female. Single testis elongated and convoluted, situated in posterior region near base of the anterior margin. In 1 specimen, observation confirmed the testis to be divided into 2 branches: one long, bifurcated and the other short, with no bifurcation. Vas deferens distended near the intestinal bifurcation.

Female. Anterior region free and elongated, similar to the male (Figs. 1A, B), but differs in the presence of well-differentiated metraterm, 1 000-2 800 (1 800) [n= 4] long by 250-400 (316) [n= 4] wide. Oral sucker terminal, 62-75 (71) [n= 5] long by 40-65 (50) [n= 5] wide, directly followed by the globular pharynx, 30-80 (44) [n= 6] long by 27-55 (41) [n= 6] wide. Posterior region of female subglobular, with irregular grooves clearly observed in uncompressed worms (Fig. 1A), measuring 3 000-5 900 (4 200) [n= 8] long by 3 500-5 500 (4 600) [n= 8] wide. Ovary branched, 50-100 (63) [n= 8] wide. Vitellarium branched, 30-70 (52) [n= 9] wide. The uterus occupies all available space of posterior region. Opening of muscular metraterm ventral to oral sucker. Eggs 17-20 (19) [n= 9] long by 10-12 (12) [n= 9] wide.

Table 1. Prevalence (P), mean intensity (MI) and intensity range (IR) of species of Didymozoidae from *Thunnus atlanticus*, *T. albacares*, *T. obesus*, and *Katsuwonus pelamis* from Cabo Frio, Rio de Janeiro State, Brazil

	<i>Nephrodidymotrema ahi</i>			<i>Didymozoon longicolle</i>			<i>Didymocystis neothunni</i>		
	P % (CI)	MI (CI)	IR	P % (CI)	MI (CI)	IR	P % (CI)	MI (CI)	IR
<i>T. atlanticus</i>	11.1 (3.7-24.06)	4.20 (1.80-8.8)	1-12	8.9 (2.47-21.23)	30.00 (2.00-69.50)	2-92	4.4 (0.54-15.15)	8.00 (2.00-8.00)	2-14
<i>T. albacares</i>	10.5 (2.94-24.81)	7.0 (1.50-15.25)	1-18	-	-	-	-	-	-
<i>T. obesus</i>	11.4 (3.2-26.74)	2.00 (1.25-2.50)	1-3	11.4 (3.2-26.74)	17.50 (5.00-25.50)	4-30	-	-	-
<i>K. pelamis</i>	-	-	-	25.0 (14.2-39.69)	16.18 (9.82-29.45)	2-58	-	-	-

CI= Confidence interval.

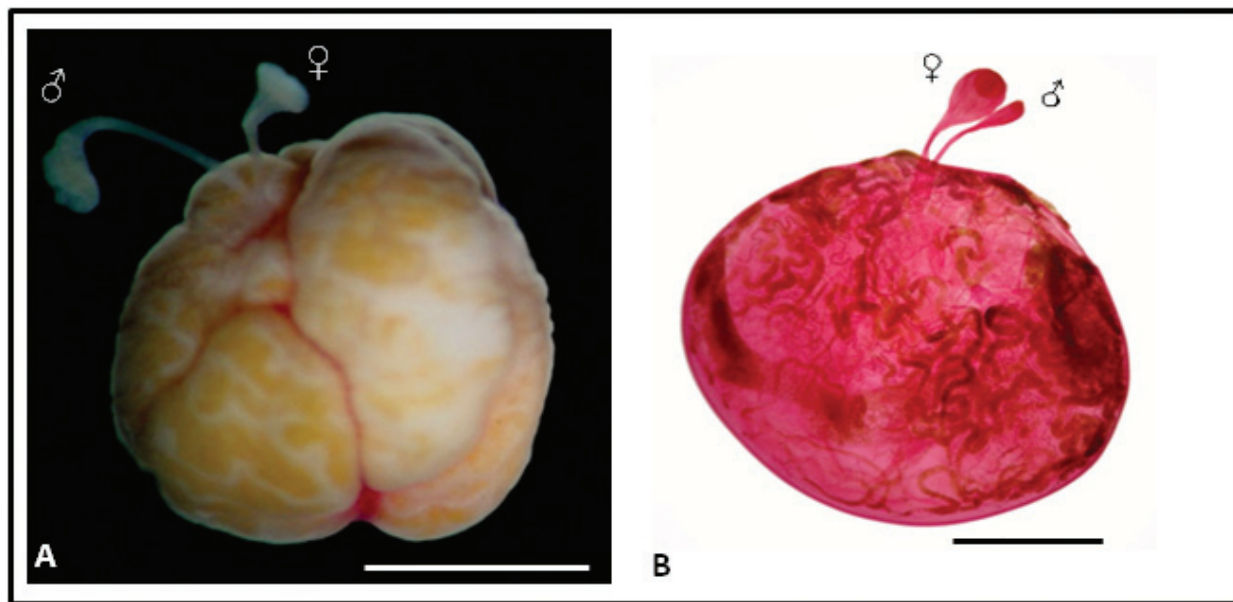


Figure 1. Photomicrographs of *Nephrodidymotrema ahi* Yamaguti, 1970. A, male and female, without compression, showing the irregular grooves on the posterior region of the female. Bar: 2 mm. B, compressed specimens stained in alcoholic-acid carmine. Bar: 2 mm.

Remarks. The genus *Nephrodidymotrema* is characterized by the complete fusion of the posterior regions of the male and female and by the peculiar habitat, the kidney.

Nephrodidymotrema ahi, type and only species of the genus, was described in 1970 by Yamaguti, isolated from kidneys of *T. albacares* (= *Neothunnus macropterus*) from Hawaii, Pacific Ocean. In 1996, Pozdnyakov reported this species parasitizing *T. alalunga* and *T. albacares*, also in the Pacific Ocean. Specimens of *N. ahi* were collected in the same site of the type host, *T. albacares*, and of 2 new hosts, *T. obesus* and *T. atlanticus*. The morphology and measurements of these specimens agree with those given in the original description. Yamaguti (1970) reported finding only a single testis, and mentioned that the distal end of the testis was bifid only in the type specimen. In the present paper, among the specimens studied, only 1 presented 2 testes: one long, divided into 2 branches, and one short with no bifurcation.

Didymozoinae Monticelli, 1888

Didymocystis neothunni (Yamaguti, 1970) Pozdnyakov, 1996 (Figs. 2A, B)

Host and site infection: Encysted in pairs on tongue of *T. atlanticus* (new host record).

Material examined: 16 specimens in 2 of 45 *T. atlanticus*.

Voucher specimens deposited: CHIOC: 37128 a-d, 37129.

Description (based on 10 specimens): Round cysts containing 2 identical hermaphroditic parasites. Body divided into 2 distinct regions: a spatulated anterior region

attached at the ventral part of posterior region of the body, measuring 3100-3900 (3700) long and maximum width 600-1000 (900) at the esophageal level. Oral sucker muscular and subglobular, with ventroterminal aperture, 220-275 (253) [n= 4] long by 160-225 (152) [n= 4] wide. Pharynx poorly developed. Esophagus 950-1 800 (1 337) [n= 4] long. Caeca narrow in the anterior region and enlarged in the posterior region of body. Posterior region of body hemispheric, with greater length than width, ventrally flattened and dorsally convex, measuring 3 500-4 200 (4 140) long by 2 800-4 500 (3 600) wide. Testes tubular and sinuous, 1 on each side near anterior margin of the posterior region of the body. Vas deferens extends forward in the anterior region alongside the metraterm. Ovaries paired, tubular and very thin. Vitellarium consisting of a single tubular gland, long, unbranched, across the entire body's posterior region. Uterus fills all available space of posterior region of the body. Opening of muscular metraterm ventral to oral sucker. Eggs embryonated, 17-20 (18) [10] long by 12-13 (12) [10] wide.

Remarks. Yamaguti (1970) erected *Univitellodidymocystis* with the type species *U. neothunni* isolated from *T. albacares* (= *Neothunnus macropterus*) and *T. obesus* (= *Parathunnus sibi*) from Hawaii, characterized by the presence of a single, unbranched vitelline gland extending the entire length of the posterior region of the body. Pozdnyakov (1990) considered *Univitellodidymocystis* as synonymous with *Didymocystis* and later (Pozdnyakov, 1996) proposed the new combination *Didymocystis*

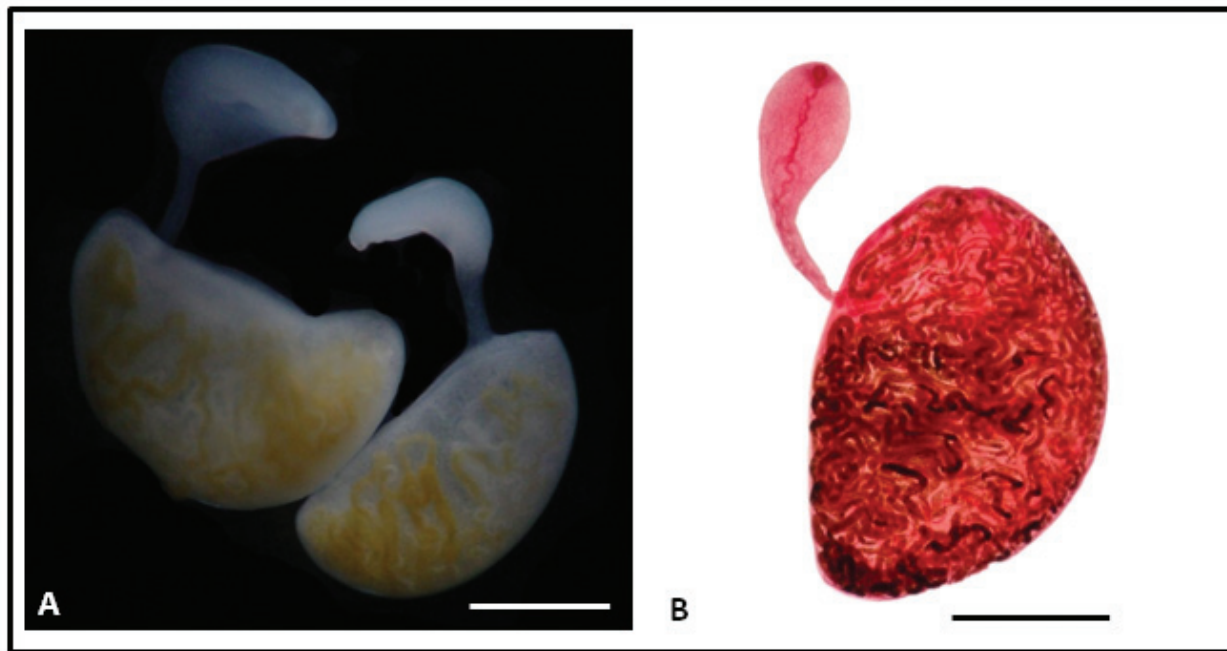


Figure 2. Photomicrographs of *Didymocystis neothunni* (Yamaguti, 1970) in saline. A, without compression. Bar: 2 mm. B, compressed specimen stained in alcoholic-acid carmine. Bar: 1 mm.

neothunni. In the revision “Helminths of Scombrid-like Fishes of the World’s Oceans”, Pozdnyakov (1990) referred to *Thunnus thynnus* (Linnaeus) as a host for *D. neothunni*, but made no further reference to it in papers that were published later. In a study of the parasites of *T. thynnus*, Mladineo et al. (2008, 2011) did not refer it as a host for *D. neothunni*. The earlier reference (Pozdnyakov, 1990) seems to have been a mistake because *T. thynnus* has never been indicated as a host for this species in subsequent publications. The current specimens present the same morphometrical features as in the original description, and constitute a new report in *T. atlanticus*, and a new geographical report from Brazil, southwest Atlantic Ocean. From the same species of host and locality, another species, *Didymocystis lamotheargumedoi* Kohn and Justo, 2008, was described recently.

Didymozoon longicolle Ishii, 1935 (Fig. 3)

Hosts and site of infection: Encysted in pairs on branchial filaments of *T. atlanticus* (new host record), *T. obesus*, and *K. pelamis*.

Material examined: 117 specimens in three of 45 *T. atlanticus*, 69 specimens in 4 of 35 *T. obesus*, and 177 specimens in 11 of 44 *K. pelamis*.

Voucher specimens deposited: CHIOC: 37133, 37134 a-b, 37135, 37136, 37137 a-c.

Description (based on 10 specimens): Cylindrical cysts, bright yellow in color, longitudinally disposed in gill

filaments, containing 2 hermaphroditic individuals similar in form and size. Body divided into 2 regions. Anterior region filiform, wide in the esophageal region, measuring 600-3 600 (1 800) [n= 9] long by 100-300 (250) [n= 9] wide. Oral sucker terminal, oval and muscular or rather poorly developed, and 72-102 (88) [n= 7] long by 50-87 (70) [n= 7] wide, directly followed by pharynx, 35-62 (50) [n= 3] long by 35-55 (45) [n= 3] wide, and a long esophagus. Posterior region cylindrical, conical anteriorly and rounded in the posterior extremity, 3 800-11 000 (6 900) long by 220-700 (500) wide. 2 testes tubular, tortuous, located on the anterior margin of the posterior region, 1 on each side. Vas deferens parallel to the metraterm in anterior region of body. Ovaries formed by 2 elongate sinuous branches originating at different levels near the anterior margin. Vitellarium single, tubular, and sinuous. Uterus fills all available space of posterior region of the body without forming an egg reservoir. Metraterm strongly muscular, with genital pore lateral to oral sucker. Eggs 15-17 (16) [n= 10] long by 12 (12) [n= 10] wide.

Remarks. The morphometric characteristics of *D. longicolle* isolated from *T. atlanticus* (new host), *T. obesus*, and *K. pelamis* agree with those of the original description (Ishii, 1935) from specimens isolated from the gills of *K. pelamis* (= *K. vagans*), *Thunnus orientalis* Temminck and Schlegel, and *Scomber japonicus* Houttuyn from Japan and with the description of specimens isolated from the gills of *T. albacares* (= *Neothunnus macropterus*) and *T.*



Figure 3. Photomicrographs of *Didymozoon longicolle* Ishii, 1935 stained in alcoholic-acid carmine. Bar: 0.5 mm.

obesus (= *Parathunnus sibi*), from Hawaii (Yamaguti, 1970). Nikolaeva and Parukhin (1968) and Baudin-Laurencin (1971) reported *D. longicolle* as a parasite of *T. albacares* from the Gulf of Mexico. This species was also reported by Williams Jr. and Bunkley-Williams (1996) from *S. japonicus* (Massachusetts) and *T. albacares* (Gulf of Mexico). This genus was reported in Brazil by Alves and Luque (2006) from *K. pelamis* as *Didymozoom* sp. Recently, *D. longicolle* was reported in *T. alalunga* from the Balearic Sea (Mele et al., 2010). However, the prevalence of *D. longicolle* in *T. alalunga* reported by that study was higher (63.3%) than those observed in the present study (*T. atlanticus*: 8.9%; *T. obesus*: 11.4%, and *K. pelamis*: 25%) and that reported by Mladineo et al. (2008) (*T. thynnus*: 1.1%). As well, *D. longicolle* was considered by Meles et al. (2010) to be a dominant species.

The authors are grateful to the Instituto de Estudos do Mar Almirante Paulo Moreira-IEAPM and to Dr. Eliane Gonzalez Rodriguez, head of the Departamento de Oceanografia for the facilities provided for examination of the fish, to Dr. Eduardo Pimenta for giving us the opportunity to obtain the fish and to Mariana dos Santos Lopes, Laboratório de Helmintos Parasitos de Peixes, Instituto Oswaldo Cruz, for help both in the field and in the laboratory. To the editor and two anonymous reviewers for their valuable suggestions.

Literature cited

- Alves, D. R. and J. L. Luque. 2006. Ecologia das comunidades parasitárias de cinco espécies de escombrídeos (Perciformes: Scombridae) do litoral do Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira Parasitologia Veterinária* 15: 167-181.
- Arreguil, I., H. Arrizabalaga and J. M. de la Serna. 2006. Preliminary approach to the experimental design of tagging campaigns for movement rates estimation of east atlantic bluefin tuna. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT*, 59(3): 769-788.
- Arrizabalaga, H., V. L. Rodas, V. O. Zárate, E. Costas and A. González-Garcés. 2002. Study on the migrations and stock structure of albacore (*Thunnus alalunga*) from the Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea based on conventional tag release - recapture experiences. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT* 54:1479-1494.
- Baldin-Laurencin, F. 1971. Crustacés et helminthes parasites de l'albacore (*Thunnus albacares*) du Golfe de Guinée. *Documents scientifiques. Centre de Recherche Océanographiques Abidjan (ORSTOM)* 2:11-30.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M., A. Lotz and W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al., revisited. *Journal of Parasitology* 83:575-583.
- Hallie, J. P. 2005. Movements of tropical tunas from the tuna

- associated baitboat fishery of Dakar and from betyp and historical tagging operations in the Atlantic Ocean. *Collective Volume of Scientific Papers ICCAT* 57:76-99.
- Ishii, N. 1935. Studies on the family Didymozoidae Monticelli, 1888. *Japanese Journal of Zoology* 6:279-335.
- Justo, M. C. N. and A. Kohn. 2009. Trematoda, Digenea, Didymozoidae, *Coeliotrema thynni* Yamaguti, 1938: First record in Brazil with three new host records. *Check List* 5:436-438.
- Justo, M. C. N. and A. Kohn. 2005. Didymozoidae (Digenea) parasites of Scombridae (Actinopterygii) from Rio de Janeiro coast, Brazil. *Revista Brasileira de Zoociências* 7:333-338.
- Justo, M. C. N. and A. Kohn. 2010. Trematoda, Digenea, Didymozoidae, *Wedlia retrorobitalis* (Yamaguti, 1970) and *Wedlia submaxillaris* (Yamaguti, 1970): first record in South America and the Atlantic Ocean. *Check List* 6:387-389.
- Justo, M. C. N., R. Tortelly, R. C. Menezes and A. Kohn. 2008. First record in South America of *Didymosulcus palati* and *Didymosulcus philobranchiarca* (Digenea, Didymozoidae) with new host records and pathological alterations. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 103:207-210.
- Justo, M. C. N., R. Tortelly, R. C. Menezes and A. Kohn. 2009. First record in South America of *Koellikerioides internogastricus* (Digenea, Didymozoidae) with new host record and pathological alterations. *Veterinary Parasitology* 161:158-161.
- Kohn, A. and M. C. N. Justo. 2008. *Didymocystis lamotheargumedoi* n. sp. (Digenea: Didymozoidae) a parasite of three species of scombrid fishes. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 9:9S-14S.
- Kohn, A., A. L. Santos and M. D. F. Baptista-Farias. 2001. Report of *Didymocystis wedli* Ariola, 1902 (Digenea; Didymozoidae) from *Thunnus albacares* in Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96:951-954.
- Madhavi, R. and B. K. Ram, 2000. Community structure of helminth parasites of the tuna, *Euthynnus affinis*, from the Visakhapatnam coast, Bay of Bengal. *Journal Helminthology* 74:337-342.
- Mele, S., P. Merella, D. Macias, M. J. Gómez, G. Garippa and F. Alemany. 2010. Metazoan gill parasites of wild albacore *Thunnus alalunga* (Bonaterre, 1788) from the Balearic Sea (western Mediterranean) and their use as biological tags. *Fisheries Research* 102:305-310.
- Mladineo, I., J. Žilić and M. Čanković. 2008. Health survey of Atlantic Bluefin Tuna, *Thunnus thynnus* (Linnaeus, 1758), reared in Adriatic cages from 2003 to 2006. *Journal of the World Aquaculture Society* 39:281-289.
- Mladineo, I., T. Šegvić and M. Petrić. 2011. Do captive conditions favor shedding of parasites in the reared Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*)? *Parasitology International* 60:25-33.
- Munday, B.L., Y. Sawada, T. Cribb and C.J. Hayward. 2003. Diseases of tunas, *Thunnus* spp. *Journal of Fish Diseases* 26:187-206.
- Nikolaeva, V. M. 1985. Trematodes Didymozoidae fauna, distribution and biology. In *Parasitology and Pathology of Marine Organisms of the World Ocean*, NOAA, W. J. Hargis, Jr. (ed.). *Technical Report*, NMFS 25:667-672.
- Nikolaeva, V. M. and A. M. Parukhin. 1968. To the study of fish helminths in the Gulf of Mexico. In *Investigations of Central American Seas*, E. B. Jankovskaya (ed.). *Naukova Dumka*, Kiev 2:126-149.
- Pozdnyakov, S. E. 1990. [Helminths of Scombrid-like Fishes of the World's Oceans]. DVO ANSSSR, Vladivostok. 82 p. (In Russian)
- Pozdnyakov, S. E. 1996. [Trematodes suborder Didymozoata]. *Tikhookeanskii Nauchno-Issledovatel'skii Rybokhozyaistvennyi Tsentr, Vladivostok*. 319 p. (In Russian)
- Rósa, L., Reiczigel, J. and G. Majoros. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts, *Journal of Parasitology* 86:228-232.
- Williams, Jr. E. and L. Bunkley-Williams. 1996. *Parasites of offshore big game fishes of Puerto Rico and the Western Atlantic*. Antillean College Press. 382 p.
- Yamaguti, S. 1970. *The digenetic trematodes of Hawaiian fishes*. Keigaku. Publishers Co., Tokyo. 436 p.



Research note

First record of *Lissothuria antillensis* (Echinodermata: Holothuroidea) from the Gulf of Mexico

Primer registro de *Lissothuria antillensis* (Echinodermata: Holothuroidea) en el golfo de México

Julio Adrián Arriaga-Ochoa^{1,2}✉, Francisco Alonso Solis-Marin², Alfredo Laguarda-Figueras² and Vivianne Solis-Weiss³

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.

²Colección Nacional de Equinodermos "Dra. Ma. Elena Caso Muñoz", Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.

³Laboratorio de Ecología y Biodiversidad de Invertebrados Marinos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.

✉ arriagaochoa@gmail.com

Abstract. Two specimens of *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967 were collected at 2 localities from the Gulf of Mexico, Isla Verde and Tuxpan Reef, Veracruz, Mexico. This species had been reported previously only from the Caribbean Sea.

Key words: new record, Gulf of Mexico, family Psolidae, Veracruz.

Resumen. Dos ejemplares de *Lissothuria antillensis* Pawson, 1967 fueron capturados en 2 localidades del golfo de México, en Isla Verde, Veracruz y en el arrecife de Tuxpan, Veracruz, México. Esta especie ha sido registrada anteriormente sólo para el mar Caribe.

Palabras clave: nuevo registro, golfo de México, familia Psolidae, Veracruz.

Lissothuria antillensis Pawson, 1967 is one of 2 species in the genus *Lissothuria* Verrill, 1867 (Family Psolidae Forbes, 1841) known from the Caribbean Sea. The other 5 species in the genus, *L. ornata* Verrill, 1867; *L. veleronis* (Deichmann, 1941), *L. nutriens* (Clark H. L, 1901), *L. ekmani* (Deichmann, 1941), and *L. hancocki* (Deichmann, 1941), are distributed in the Pacific from the west coast of California, USA to Peru (Pawson, 1967). *Lissothuria antillensis* had only been reported from the type locality in the Caribbean Sea.

The Gulf of Mexico is a basin isolated from the Caribbean Sea by a channel of about 2 500 m depth, extending over a total area of 1 768 000 km² with areas where depth reaches approximately 3 400 m (De la Lanza, 1991). Although recent and detailed checklists of the Gulf of Mexico echinoderms have been published (see Pawson et al., 2009), recent studies in this area support the fact that a critical analysis of taxonomy

and ecological factors related to the distribution of adult Psolidae is still needed (see Arriaga-Ochoa, 2010). This is mostly due to the fact that many psolids (e.g., *Lissothuria*) are small, cryptic, and problematic species with a peculiar or restricted habitat. Even fairly common species have never been properly studied from a taxonomic viewpoint (e.g., *Psolus*). Fast coastal development is degrading ecosystems in the Gulf of Mexico, resulting in marked ecological differences among habitats. Complementary records of rare or cryptic species are therefore important to understand the distributional patterns of Psolidae in the Gulf of Mexico and along the Yucatán Peninsula.

The specimens collected were compared with the holotype and paratypes held at the Zoological Museum of Natural History, University of Copenhagen (ZMUC); material at the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, DC, USA (USNM), and the diagnosis by Pawson (1967). The specimens collected were deposited in the Colección Nacional de Equinodermos de México, Instituto de Ciencias del Mar y

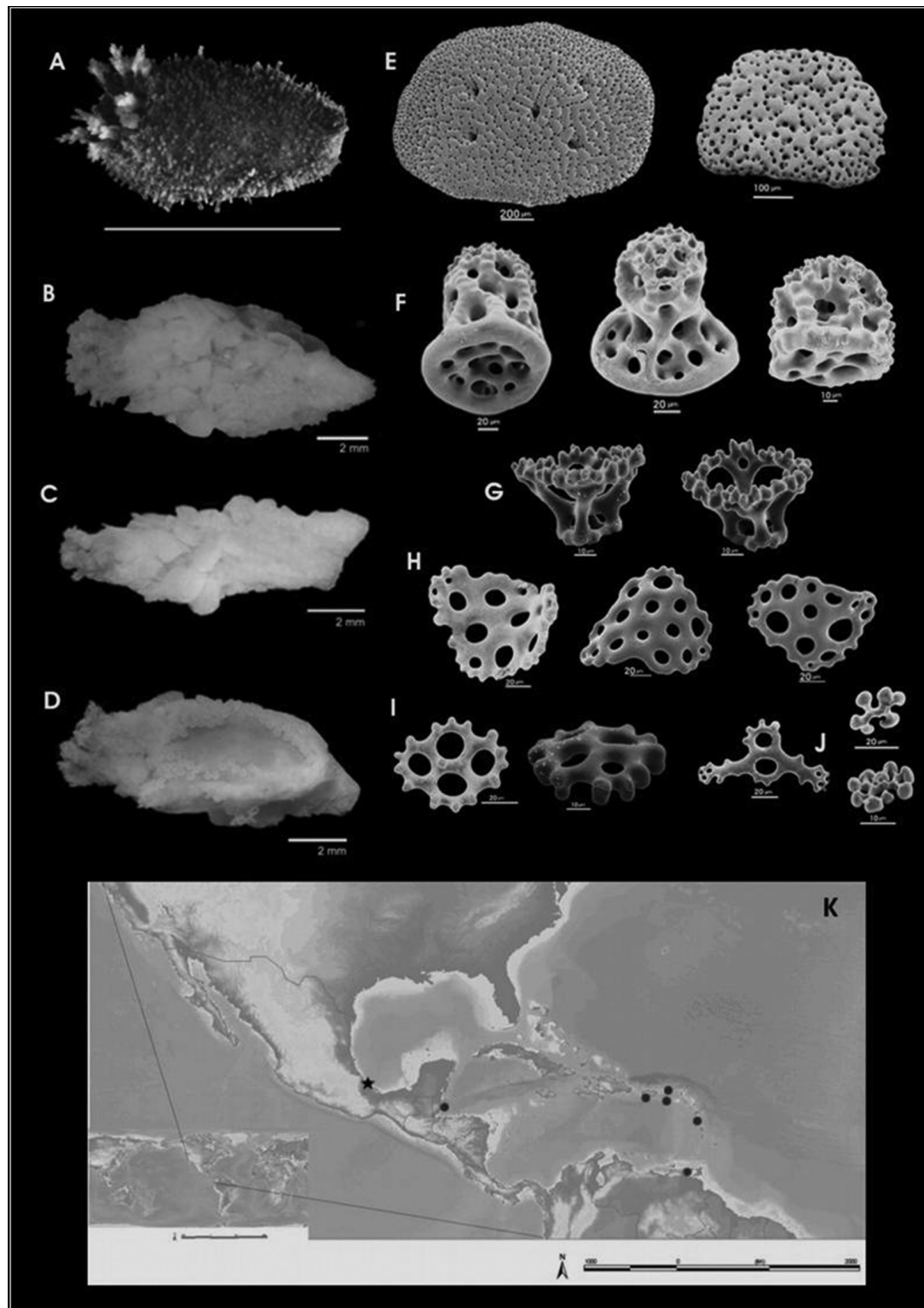


Figure 1. *Lissothuria antillensis*: (A), live specimen from Puerto Rico; (B), specimen from Tuxpan Reef, Veracruz, Mexico, Gulf of Mexico, dorsal view; (C), same, lateral view; (D), same, ventral view. Dorsal ossicles: (E), dorsal scales which form the test; (F), towers and thimble-shaped deposits; (G), cups; (H), irregular plates. Ventral ossicles: (I), knobbed plates; (J), deposits in the tentacles, support plate and rosettes; (K), distribution map of the species in the Caribbean Sea and Gulf of Mexico (★ new record).

Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (ICML-UNAM).

Systematics

Order Dendrochirotida Grube, 1840

Family Psolidae Forbes, 1841

Genus *Lissothuria* Verrill, 1867

Lissothuria antillensis Pawson, 1967 (Fig. 1)

Lissothuria antillensis Pawson, 1967: 10-12, fig. 3; Martínez, 1987: 167-168, figs. 2-3; Miller, 1985: 472; Arriaga-Ochoa, 2010, fig. 27, tab. 15-16.

Material examined. ICML UNAM 5.149.0, 1 specimen (15mm), Isla Verde, Veracruz, Mexico, Gulf of Mexico (19°12' N, 96°4' W) (2 m depth); ICML-UNAM-5.149.1, 1 specimen (14 mm), Tuxpan Reef, Veracruz, Gulf of Mexico, Mexico (21°1'44" N, 97°11' W) (0.5 m depth).

Additional material examined. ZMUC HOL-18, holotype; ZMUC HOL-296, paratypes, 2 specimens; ZMUC HOL-297, paratypes, 2 specimens. All previous records from St. Tomas Island, Virgin Island, USA, Caribbean Sea (no depth data); USNM-E53206, 2 specimens, St. Croix Island, Virgin Islands, USA; USNM 1017634, 2 specimens, Ragged Cay, Belize, North-Atlantic (16°51' N, 88°07' W) (2 m depth); E49450, 2 specimens, Portsmouth West, Dominica.

Diagnosis. Dorsal scale covering complete. Ossicles on dorsal surface are perforated plates, towers, and baskets; no hourglass-shaped deposits. Ossicles from the sole are knobbed plates and towers. Tentacles with rosettes (Pawson, 1967).

Description. Small size (10-15 mm), the length is twice the width; body elongate. Seven dorsal scales between the mouth and anus. Scales perforated to allow passage of tube feet, 4-5 holes per scale. Oral and anal valves triangular. Calcareous ring low, with radials and interradials about the same size (~ 2 mm). One Polian vesicle. No madreporite observed. Ossicles from the sole are plates and baskets. Tentacles with rosettes, perforated plates and rods.

Color. Color in life purple; observed in specimens collected in Puerto Rico (Pawson, pers. comm.); in these specimens the tentacles are dark-purple at the base and white distally.

Geographical and bathymetric distribution. Ragged Cay, Belize, North Atlantic; Bermuda (Pawson, 1985); La Parguera, Puerto Rico, USA; Guana Island, Virgin Islands, USA; St. Croix Island, Virgin Islands; Portsmouth West, Dominica, Lesser Antilles (Pawson, 1967); North Sucre, Venezuela (Martínez, 1987). Isla Verde and Tuxpan Reef, Veracruz, Mexico, Gulf of Mexico (new record). The bathymetric distribution range is from 0 to 17 m.

Remarks. Miller (1985) states that *L. antillensis* is the only psolid known to incubate young internally. The 3 development stages, embryo, pentactula and post-pentactula, can be incubated simultaneously. Martínez (1987) mentions that this species was found between layers of mussels in the north of Sucre, Venezuela at a depth of 2 m. This characteristic was not observed in the 2 specimens collected from the Gulf of Mexico. The specimen collected at Tuxpan Reef, was found among *Thalassia* fronds.

Thanks to Alicia Duran-Gonzalez for her technical support. D. Eibye-Jacobsen, Zoological Museum of Natural History, University of Copenhagen (ZMUC); Dave Pawson and Paul Greenhall, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution (USNM) for providing access to their museum material; Margarita Hermoso Salazar for collecting and donating specimens to the Mexican National Collection; Sarita Frontana Uribe for the photographs of the preserved specimen; J. E. Miller for the photograph of the live specimen. SEM pictures were taken by Yolanda Ornelas-Orozco, Laboratorio de Microscopía Electrónica de Barrido, ICML, UNAM and Scott Whittaker (SEM laboratory manager), Smithsonian's National Natural History Museum. Financial support comes from PAPIIT project IN207011-3 (DGAPA, UNAM).

Literature cited

- Arriaga-Ochoa, J. A. 2010. Análisis filogenético del género *Lissothuria* Verrill, 1867 (Dendrochirotida: Psolidae). MSc Thesis. Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 86 p.
- De la Lanza-Espino, G. 1991. Oceanografía de mares mexicanos. A. G. T. Editor, S. A. México D. F. 569 p.
- Martínez, A. 1987. Presencia del género *Lissothuria* Verrill (Holothuroidea: Echinodermata) en la costa oeste del Estado de Sucre, Venezuela. Boletín Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela 1-2:165-172.
- Miller, J. E. 1985. Viviparity in a psolid holothurian from the tropical western Atlantic. Echinodermata. In Echinodermata, B. F. Keegan and B. D. S. O'Connor (Eds.). Proceedings of the Fifth International Echinoderm Conference. Galway, 24-29 September 1984. A. A. Balkema, Rotterdam. Boston. 472 p.
- Pawson, D. L. 1967. The psolid holothurian genus *Lissothuria*. Proceedings of the United States National Museum 122:1-17.
- Pawson, D. L. 1986. Phylum Echinodermata. In Marine fauna and flora of Bermuda: a systematic Guide to the identification of marine organisms, W. Sterrer (ed.). John Wiley and Sons, New York. p. 522-541.



Nota científica

Nuevo registro de *Pterygoplichthys disjunctivus* (Actinopterygii: Loricariidae) en la desembocadura del río Coahuayana, Coahuayana, Michoacán, México

New record of *Pterygoplichthys disjunctivus* (Actinopterygii: Loricariidae) in the mouth of Coahuayana River, Coahuayana, Michoacán, Mexico

Edgar Raúl Sandoval-Huerta[✉], Xavier Madrigal-Guridi, Adrián García-Meraz, Nestor Irepani Dimas-Mora y Omar Domínguez-Domínguez

Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio "R" planta baja, Ciudad Universitaria, 58000 Morelia, Michoacán, México.

✉ edgar_sh50@hotmail.com

Resumen. En la desembocadura del río Coahuayana, al noroeste del estado de Michoacán fue registrada la presencia del plecostoma rayado, *Pterygoplichthys disjunctivus* (Loricariidae). Se describe e ilustra un ejemplar adulto de sexo indeterminado, con longitud total de 386 mm, recolectado el 4 de julio de 2010.

Palabras clave: *Pterygoplichthys*, especies invasoras, loricáridos, Michoacán.

Abstract. Vermiculated Salifin Catfish *Pterygoplichthys disjunctivus* (Loricariidae), is reported at the mouth of the river Coahuayana, northwest of the state of Michoacán, Mexico. On July 4, 2010, an adult specimen of this species was collected. The specimen measured 386 mm and sex was not determined. The specimen is described and illustrated.

Key words: *Pterygoplichthys*, invasive species, loricariids, Michoacán.

El pez armado, *Pterygoplichthys disjunctivus*, pertenece a la familia Loricariidae, la cual cuenta con el mayor número de especies dentro los Siluriformes (80 géneros y más de 700 especies). Esta familia de peces es endémica de Sudamérica (ausente en Chile), Panamá y Costa Rica (Armbruster y Page, 2006); su característica más distintiva es la coraza de placas óseas, que se extiende en 3 hileras a lo largo de toda la superficie dorsal (Nelson, 2006). Poseen una boca en forma de ventosa que utilizan para succionar materia orgánica y algas del sustrato y para adherirse, permaneciendo estables en las fuertes corrientes de los ríos donde originalmente habitan. La distribución natural de *P. disjunctivus* comprende los ríos de Sudamérica, principalmente las cuencas del Orinoco y Amazonas que fluyen por Venezuela, Brasil y Perú. Es de hábitos esencialmente nocturnos (Armbruster y Page, 1996).

En México se detectaron por primera vez en 1995 en el río Mezcala, en la cuenca del río Balsas (Guzmán y Barragán, 1997). Posteriormente, se registraron representantes del género en el estado de Tabasco en los ríos Usumacinta y Grijalva (Wakida-Kusunoki et al., 2007) y en los ríos

San Pedro y Palizada de Campeche (Wakida-Kusunoki y Amador, 2008).

En la región del bajo Balsas, particularmente en la presa Adolfo López Mateos (El Infiernillo), se ha convertido en una especie invasora, generando graves problemas a las pesquerías de la región. En 1969, con el objetivo de dar nuevas oportunidades económicas a los pobladores de la zona, se introdujeron en la presa especies de tilapia de los géneros *Oreochromis* spp. y *Tilapia* spp. Sin embargo, las especies exóticas desplazaron a las autóctonas, el equilibrio del ecosistema se alteró y la tilapia se convirtió en la pesquería de mayor porcentaje. En la actualidad, la proliferación del pez armado ha generado una reducción en la captura de tilapia (Mendoza-Alfaro et al., 2009), lo que afecta económicamente a las personas dependientes de la actividad pesquera. Se calculan pérdidas anuales de 36 millones de pesos y un costo social importante al dejar desempleadas a casi 46 mil personas (Mendoza et al., 2007). La introducción de loricáridos en presas vecinas con el objetivo de controlar algas y los continuos escapes de organismos de las granjas acuícolas presentes en el estado de Morelos, contribuyeron al origen de poblaciones de al menos 6 especies diferentes de loricáridos (Mendoza-Alfaro et al., 2009).

Se ha discutido sobre los diversos factores que han ocasionado el declive en la pesquería de la tilapia a causa de la introducción de estos peces. Se destaca que por ser una especie exótica no cuenta con depredadores naturales, lo que ha incrementado su potencial invasor. Los peces diablo, como se conoce comúnmente a los loricáridos en esta zona, causan deterioro en la calidad del agua debido a la suspensión de sedimentos provocada por sus hábitos de anidación que consisten en cavar grandes galerías (Devick, 1989; Hoover et al., 2004). Las alteraciones provocadas en el cuerpo de agua modifican la composición en la comunidad de algas (Novales-Flamarique et al., 1993; Escalera Barajas, 2005) alterando la estructura trófica del ecosistema (Power, 1990). La competencia por zonas de anidación entre tilapias y loricáridos durante la época de reproducción puede ser también un factor determinante para la exclusión de la tilapia (Mendoza et al., 2007). Por otra parte, los loricáridos se enmallan en las redes de los pescadores, lo que, debido a su coraza de placas óseas, las redes tienen que ser cortadas para poder retirarlos, dañándolas por completo y generando gastos adicionales a los pescadores (Wakida-Kusunoki et al., 2007).

En junio de 2010, durante las recolectas destinadas a catalogar la ictiofauna de la costa de Michoacán, se capturó un ejemplar que fue identificado como un loricárido, pesó 460 g y midió 30.6 cm de longitud estándar. La recolecta se realizó a 672 m de la desembocadura del río Coahuayana (18°41'5.2" N, 103°44'13.8" O), en el municipio del mismo nombre. Fue identificado como *P. disjunctivus* (Fig. 1) utilizando las claves propuestas por Weber (1992) y Armbruster y Page (2006).

El ejemplar se fijó en formalina al 10% y luego se transfirió a alcohol etílico al 70%. Se tomó una muestra de tejido de la aleta pectoral derecha con el objetivo de realizar análisis genéticos posteriormente. El ejemplar fue depositado en la Colección Ictiológica del Laboratorio de Biología Acuática de la Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, con el número de catálogo CPUM-3602. En el Cuadro 1 se presentan los datos merísticos y morfométricos que se obtuvieron.

El registro no es nuevo para el estado de Michoacán (Mendoza et al., 2007), ya que se encuentra ampliamente distribuido en la cuenca contigua del río Balsas; sin embargo, sí lo es para la cuenca del río Coahuayana, que marca la división política entre los estados de Michoacán y Colima. A pesar de la cercanía entre algunos de los tributarios del Balsas y del Coahuayana, esta especie no pudo invadir de manera natural el río Coahuayana, ya que los tributarios principales de ambas cuencas se encuentran separados por la sierra Madre del Sur (Correa y Ayala, 2003), por lo que se considera una introducción mediada por el hombre.

Las especies del género *Pterygoplichthys* son peces grandes, con largas espinas dorsales formadas por 9 o más radios (usualmente más de 10). El patrón general de coloración es café oscuro con manchas oscuras o claras, o con vermiculaciones. El abdomen está prácticamente cubierto por placas. La aleta caudal es bifurcada, con el lóbulo inferior más largo que el superior. Presenta 6 hileras de placas en la parte del abdomen.

Cuadro 1. Características morfométricas y merísticas del ejemplar de *Pterygoplichthys disjunctivus* capturado en el río Coahuayana en Michoacán

Datos morfométricos	Tamaño (mm)	Proporciones
Longitud total	386	122.93% LE
Longitud estándar (LE)	314	-----
Longitud predorsal	112	35.67% LE
Longitud cefálica (LC)	66	21.02% LE
Amplitud cleitral	46	14.65% LE
Longitud de la abertura del hocico	21	31.82% LC
Diámetro orbital	8	12.12% LC
Amplitud interorbital	39	59.09% LC
Longitud espina dorsal	72	22.93% LE
Longitud de la base de la aleta dorsal	99	31.53% LE
Longitud interdorsal	102	32.48% LE
Longitud del tórax	76	24.20% LE
Longitud espina pectoral	85	27.07% LE
Longitud abdominal	94	29.94% LE
Longitud espina pélvica	61	19.43% LE
Longitud postanal	125	39.81% LE
<i>Caracteres merísticos</i>	<i>Número</i>	
Radios en la aleta dorsal	11	
Radios en la aleta anal	4	
Radios en la aleta caudal	14	
Radios en la aleta pectoral	6	
Radios en la aleta pélvica	5	
Placas abdominales	6	
Placas en la línea lateral	30	
Placas en la región dorsal	3	
Placas en la membrana interrredial dorsal	12	
Placas en la membrana interrredial anal	2	
Placas en la membrana interrredial pectoral	1	
Placas en la membrana interrredial pélvica	2	
Placas en la aleta pectoral retraída	8	
Placas en la aleta pélvica retraída	9	
Placas en la región postanal	14	
Placas entre la base de la aleta dorsal y la aleta adiposa	6	

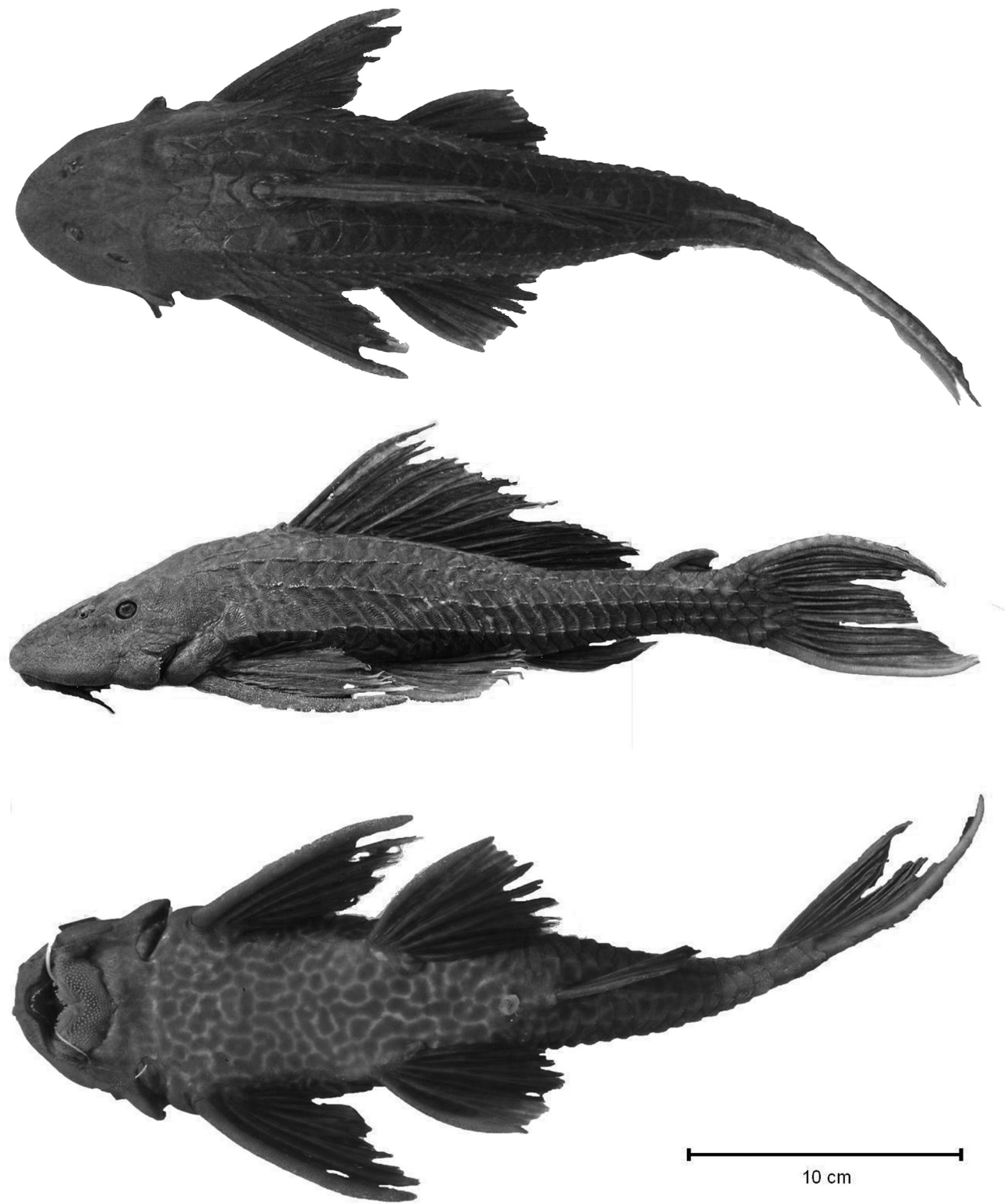


Figura 1. Vistas dorsal, lateral y ventral de *Pterygoplichtys disjunctivus* (CPUM-3502, 386 mm LT), capturado en el río Coahuayana (Michoacán, México).

El problema que la introducción y proliferación de loricáridos ha causado en otros cuerpos de agua del país deja en claro que *P. disjunctivus* es una especie que amenaza con deteriorar la pesquería en la región y que ocasionaría alteraciones en la interacción entre las especies de peces nativos del ecosistema.

La captura de un sólo ejemplar, a pesar del esfuerzo de recolección, hace pensar que esta especie llegó recientemente a la cuenca y que su población aún es baja, por lo que se sugiere aumentar el esfuerzo de recolección y entrevistar a los pescadores en busca de más registros de la especie en la región; sería conveniente, a la vez, realizar reuniones informativas con ellos para la eliminación de todos los ejemplares que sean capturados, ya que una vez que se establezca una población estable en la cuenca, su erradicación será prácticamente inviable, como ha sucedido en la cuenca del río Balsas y en el Grijalva (Wakida-Kusunoki et al., 2007; Mendoza-Alfaro et al., 2009).

Agradecemos a todas las personas que colaboraron en las jornadas de campo en el proyecto Ictiofauna de la Costa de Michoacán. El financiamiento se obtuvo del proyecto CONABIO HJ021 y de la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana, en su convocatoria a proyectos de investigación 2010.

Literatura citada

- Armbruster, J. W. y L. M. Page. 1996. Redescription of *Aphanotomus* (Teleostei: Loricariidae) with description of one new species, *A. ammophilus*, from the Rio Orinoco basin. *Copeia* 1996:379-389.
- Armbruster, J. W. y L. M. Page. 2006. Redescription of *Pterygoplichthys punctatus* and description of a new species of *Pterygoplichthys* (Siluriformes: Loricariidae). *Neotropical Ichthyology* 4:401-409.
- Correa, G. P. y M. Ayala. 2003. Hidrografía e hidrología. Geografía física. In *Atlas geográfico del estado de Michoacán*, G. P. Correa y M. Ayala (director y coordinador). El Colegio de Michoacán/ SEEM/U.M.S.N.H./EDISSA, S.A. de C.V. México, D. F. p. 42-46.
- Devick, W. S. 1989. Disturbance and fluctuations in the Wahiawa reservoir ecosystem. Project F-14-R-13, Job4, study I. Hawaii Department of Land and Natural Resources, Division of Aquatic Resources, Honolulu. 30 p.
- Escalera-Barajas, K. 2005. Impacto socio-económico del pleco en la presa "El Infiernillo". Tesis, Instituto Tecnológico de Jiquilpan, Michoacán. 56 p.
- Guzmán A., F. y S. J. Barragán. 1997. Presencia de bagres sudamericanos (Osteichthyes: Loricariidae) en el río Mezcala, Guerrero, México. *Vertebrata Mexicana* 3:1-4.
- Hoover, J. J., K. J. Killgore y A. F. Cofrancesco. 2004. Suckermouth catfishes: threats to aquatic ecosystems of the United States? *Aquatic Nuisance Species Research Program Bulletin* 4:1-10.
- Mendoza, R., S. Contreras-Balderas, C. Ramírez, P. Koleff, P. Álvarez y V. Aguilar. 2007. Los peces diablo, especies invasoras de alto impacto. *Biodiversitas* 70:1-5.
- Mendoza-Alfaro, R., B. Cudmore, R. Orr, J. Fisher, S. Contreras-Balderas, W. Courtney, P. Koleff Osorio, N. Mandrak, P. Álvarez Torres, M. Arroyo Damián, C. Escalera Gallardo, A. Guevara, G. Greene, D. Lee, A. Orbe-Mendoza, C. Ramírez Martínez y O. Strabidis. 2009. Trinational risk assessment guidelines for aquatic alien invasive species. test cases for the snakeheads (Channidae) and armored catfishes (Loricariidae) in North American inland waters. Commission for Environmental Cooperation, Montreal. 98 p.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*, fourth edition. Wiley, Hoboken, New Jersey. 601 p.
- Novalés-Flamarique, I., S. Griesbach, M. Parent, A. Cattaneo y R. H. Peters. 1993. Fish foraging behavior changes plankton-nutrient relations in laboratory microcosms. *Limnology and Oceanography* 38:290-298.
- Power, M. E. 1990. Resource Enhancement by indirect effects of grazers: Armored catfish, algae, and sediment. *Ecology* 71:897-904.
- Wakida-Kusunoki, A. T., R. Ruiz-Carus y E. Amador del Ángel. 2007. Amazon sailfin catfish, *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) (Loricariidae) another exotic species established in Southeastern Mexico. *The Southwestern Naturalist* 52:141-144.
- Wakida-Kusunoki, A. T. y E. Amador del Ángel. 2008. Nuevos registros de los plecos *Pterygoplichthys pardalis* (Castelnau, 1855) y *P. disjunctivus* (Weber, 1991) (Siluriformes: Loricariidae) en el sureste de México. *Hidrobiológica* 18:251-256.
- Weber, C. 1992. Révision du genre *Pterygoplichthys* sensu lato (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie Herpétologie* 19:1-36.



Research note

New records of the lollipop catshark *Cephalurus cephalus* (Scyliorhinidae) from the Gulf of California, Mexico

Nuevos registros del tiburón renacuajo *Cephalurus cephalus* (Scyliorhinidae) en el golfo de California, México

Hugo Aguirre-Villaseñor^{1✉} and Carolina Salas-Singh²

¹Instituto Nacional de Pesca, Centro Regional de Investigación Pesquera-Mazatlán, Calzada Sábalo-Cerritos s/n. Apartado postal 1177, 82010, Mazatlán, Sinaloa, México.

²Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Joel Montes Camarena S/N. Apartado postal 811, 82040 Mazatlán, Sinaloa, México

✉ haguirre@ola.icmyl.unam.mx

Abstract. On February 11th 2007, 13 neonates and 4 adults of *Cephalurus cephalus* were collected using a benthic sledge, during one oceanographic cruise (Talud X, St. 12) in the mid Gulf of California, Mexico (28°01'36" N, 111°51'50" W). The lollipop catsharks were caught at a depth of 464 to 486 m and at a temperature of 9.4°C, and where hypoxic (0.14 ml/l) conditions prevail. The total length (TL) of one female (221 mm) and one male (184 mm) was shorter than the known estimated sexual maturation size (240 mm and 190 mm, respectively). The TL of 10 neonates (70-96 mm) was shorter than the known estimated size at birth (100 mm), the new record was documented on a female (70 mm). Until now, the presence of neonates of *C. cephalus* during the winter season has not been reported in the literature; this suggests that the hatching season extends at least from winter to summer.

Key words: *Cephalurus cephalus*, Gulf of California, neonates, size at birth, winter.

Resumen. El 11 de febrero de 2007, se recolectaron 13 neonatos y 4 adultos de *Cephalurus cephalus*, utilizando un trineo bentónico, durante una campaña oceanográfica (Talud X, St. 12) en la porción central del golfo de California, México (28°01'36" N, 111°51'50" O). Los tiburones renacuajo se capturaron en un intervalo de profundidad de 464 a 486 m, a una temperatura de 9.4°C, y donde prevalecen condiciones hipóxicas (0.14 ml/l). La longitud total (LT) de una hembra (221 mm) y un macho (184 mm) fueron menores que la LT estimada de madurez conocida (240 mm y 190 mm, respectivamente). La LT de 10 neonatos (70-96 mm) fue menor que la LT estimada de nacimiento conocida (100 mm), el nuevo record 70 mm LT se registró en una hembra. Hasta ahora, la presencia de neonatos de *C. cephalus* durante el invierno no había sido reportada, esto sugiere que al menos la estación de alumbramiento va desde el invierno hasta el verano.

Palabras clave: *Cephalurus cephalus*, golfo de California, neonatos, talla de nacimiento, invierno.

The lollipop catshark, *Cephalurus cephalus* (Gilbert, 1892) is a little-known species of deep sea catshark, family Scyliorhinidae, and the only described member of its genus. **This benthic species occurs around the outer continental shelf and upper continental slope at depths of 155-937 m; it is a bathydemersal species found in the tropical eastern Pacific from Baja California to northern Chile.** Studies on its biology are scarce, and information available is mostly restricted to its taxonomy and distribution (Compagno, 1984; Sáez and Pequeño, 2010) and some notes

on its biology (Castro-Aguirre, 1981; Balart et al., 2000). During the winter season, the presence of neonates larger than the estimated size at birth (total length: 100 mm) has not been reported in the literature. Balart et al. (2000) suggested that hatching occurs in early summer. Reproduction is aplacental viviparous, with females retaining egg cases internally 2 at a time until they hatch (Compagno, 1984).

On February 11th 2007, during the launch of the Talud project, 13 neonates and 4 adults of *C. cephalus* were caught from the oceanography vessel "B/O El Puma" of the Universidad Nacional Autónoma de México. The epibenthic sledge was operated at depths of 464 to 486 m in the Gulf of California (TALUD X, St. 12, 28°01'36" N,

111°51'50" W). The fishing operation lasted 30 min, at a ship speed of 2 knots. Sampling depth was estimated with an analogical Edo Western echo sounder. Temperature and oxygen concentrations were measured approximately 10 m above the bottom level with a CTD. Specimens were fixed with a 4% formaldehyde sea water solution for at least 1 week, washed with tap water, preserved in 70% ethanol, and identified in the laboratory. *Cephalurus cephalus* can be readily identified by its tadpole-like shape with a greatly expanded, rounded head and narrow body (Fig. 1). The

guides of Springer (1979) and Compagno (1984) were used for identification. Total length (TL, mm) was recorded.

The lollipop catsharks were caught at a depth range of 464 to 486 m and at a temperature of 9.4°C, and where hypoxic (0.14 ml/l) conditions prevailed. In the south-eastern Gulf of California, epibenthic dissolved oxygen concentration is always <0.5ml/l and occasionally <0.1 ml/l, limiting the occurrence of macroinvertebrate species that cannot tolerate severe hypoxic conditions (Hendrickx 2001, 2003). However, for *C. cephalus* this does not repre-



Figure. 1. Specimens of the lollipop catshark *Cephalurus cephalus* caught in the Gulf of California (Talud X, St. 12). a), dorsal view of a female 221 mm TL. b), ventral view of a female neonate 107 mm TL. Bar= 100 mm.

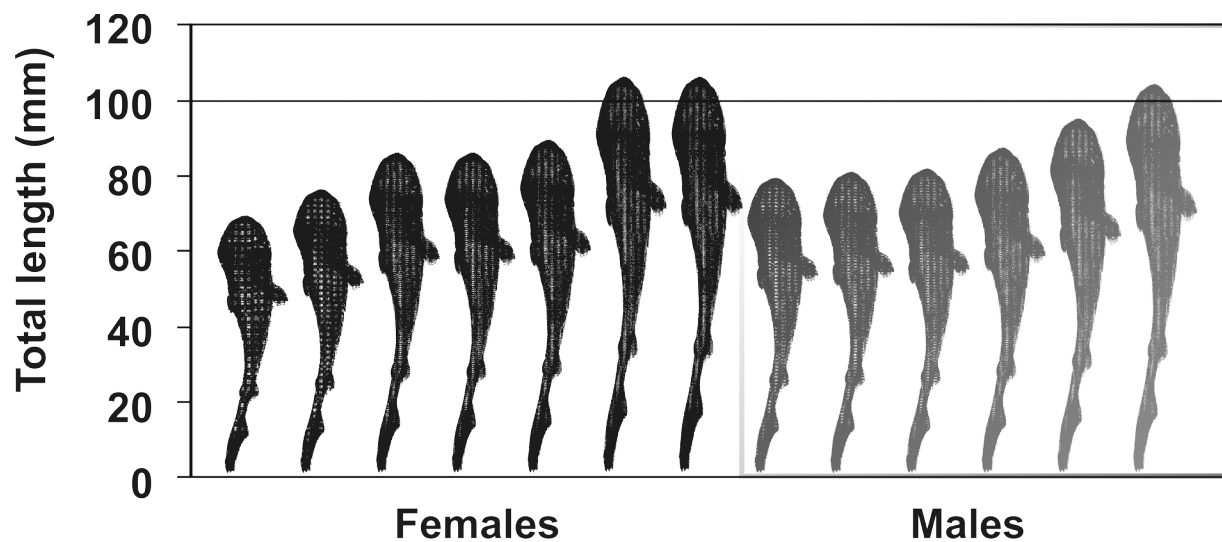


Figure. 2. Total length (mm) of *Cephalurus cephalus* neonates separated by sex. The estimated size at birth (100 mm TL) proposed by Compagno (1984) was indicated.

sent a barrier for dispersion from the mid-shelf into deeper waters (depth range 155 to 937 m), because the large head houses expanded gills that are thought to be an adaptation for hypoxic conditions (Compagno, 1984).

Of the 17 specimens, 2 were adult females, 2 were adult males, 7 were neonate females, and 6 were neonate males. The overall female-to-male sex ratio was 1:1; for adults it was 1:1 and for neonates it was 1:0.9. Balart et al. (2000) also found a sex ratio close to 1:1 for 19 embryos collected in the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico.

Adult females were 221 and 243 mm TL, both females had mature oocytes in their ovaries; however, there were no egg cases retained in the oviducts, the first female was shorter (240 mm) than the total length at first maturity (TLM) reported by Compagno (1984). Adult males were 184 and 257 mm, and the first was shorter than 190 mm (TLM) (Compagno, 1984). Neonates ranged from 70 to 107 mm TL, the 7 females measured 70, 77, 87, 88, 90, 107, and 107 mm TL and the 6 males measured 75, 82, 83, 88, 96, and 106 mm TL (Fig. 2). The TL of 10 neonates (70 to 96 mm) were shorter than the known estimated size at birth (100 mm TL).

None of 13 neonates had an egg yolk (Fig. 1b), which is an indication that they were captured after parturition. On February 1972, one pregnant female from the Gulf of California was recorded; it had 2 embryos (32 mm TL) in its uterus with a large egg yolk (Castro-Aguirre, 1981). Balart et al. (2000), based on diameter of the oocytes, suggested that hatching occurs in early summer. However, the occurrence of neonates ranging from 70 to 107 mm TL in the winter suggests that *C. cephalus* does not have a defined breeding season, and hatching occurs at least from winter to summer.

Three new size records were reported here: newborns measure about 70 mm TL, sexual maturation is reached at a length of 184 mm for males, and 221 mm for females. The new records are associated with search artifacts such as infrequent capture, low or non-existent commercial value, and the existence of local reports with limited dissemination, as occurs in other deep sea chondrichthyan fishes (Aguirre et al., 2002; Ruiz-Campos et al., 2010).

We wish to thank M. Hendrickx, director of these projects and 2 anonymous reviewers for their useful comments on the manuscript. Thanks to C. Ramírez for the facilitation of the bibliographic references and G. Ramírez for his help with editing the manuscript. The authors thank the

Academic staff, crew, and students who participated on the Talud cruises aboard the R/V "El Puma". This study was supported by grants from CONACyT 31805-N and PAPIIT IN217306-3.

Literature cited

- Aguirre, H., J. Madrid and J. A. Virgen. 2002. Presence of *Echinorhinus cookei* Pietschmann, 1928 (Pisces: Squalidae, Echinorhinidae) off central Pacific Mexico. *Journal of Fish Biology* 61:1403-1409.
- Balart, E. F., J. González-García and C. Villavicencio-Garayzar. 2000. Notes on the biology of *Cephalurus cephalus* and *Parmaturus xaniurus* (Chondrichthyes: Scyliorhinidae) from the west coast of Baja California Sur, México. *Fishery Bulletin* 98:219-221.
- Castro-Aguirre, J. L. 1981. Especies de la Familia Scyliorhinidae (Elasmobranchii, Galeoidea), de la Costa Occidental de México, con especial referencia a *Cephalurus cephalus* (Gilbert). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 24:71-93.
- Compagno, L. J. V. 1984. *Sharks of the World: An Annotated and Illustrated Catalogue of Shark Species Known to Date*. Rome: Food and Agricultural Organization. p. 305-306.
- Hendrickx, M. E. 2001. Occurrence of a continental slope decapod crustacean community along the edge of the minimum oxygen zone in the south eastern Gulf of California, Mexico. *Belgian Journal of Zoology* 131 (Supplement 2):95-109.
- Hendrickx, M. E. 2003. Size and abundance of deep water shrimps on the continental slope of the SE Gulf of California, Mexico. *In Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans*. 2, M. E. Hendrickx (ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. p. 227-234.
- Ruiz-Campos, G., J. L. Castro-Aguirre, E. F. Balart, L. Campos-Dávila and R. Vélez-Marín. 2010. New specimens and records of chondrichthyan fishes (Vertebrata: Chondrichthyes) off the Mexican Pacific coast. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:363-371.
- Sáez, S. and G. Pequeño, 2010. Claves para el reconocimiento taxonómico dentario en taxa del Superorden Squalomorphi de Chile (Chondrichthyes: Elasmobranchii). *Latin American Journal of Aquatic Research* 38:474-484.
- Springer, S. 1979. A revision of the catsharks, family Scyliorhinidae. NOAA Technical Report. National Marine Fisheries Service Circular 422:1-152.



Research note

Aggressive coyote behavior toward a human being at Volcán Barva, Costa Rica

Comportamiento agresivo del coyote hacia los seres humanos en el Volcán Barva, Costa Rica

Ivan Literák¹✉, Johana Polášková² and Martina Literáková³

¹Department of Biology and Wildlife Diseases, Faculty of Veterinary Hygiene and Ecology, University of Veterinary and Pharmaceutical Sciences, Palackého 1–3, 612 42 Brno, Czech Republic.

²BH Control, Kollárova 3, 73601 Havířov–Podlesí, Czech Republic.

³Kartouzská 8, 612 00 Brno, Czech Republic.

✉ literaki@vfu.cz

Abstract. Coyotes occur in Costa Rica and their population is increasing. In August 2010, the first author visited Braulio Carrillo National Park and approached 3 coyotes. The unusual coyote behavior was analyzed using unique photographs and is ascribed primarily to maternal aggression that was possibly combined with fear-induced and territorial aggressions. As coyotes continue to adapt to suburban environments, and as their populations expand throughout Central America, coyote interactions with humans can be expected more often to occur in this region.

Key words: attack, carnivore, Central America, man.

Resumen. La población de coyotes Costa Rica va en aumento. En agosto de 2010, el primer autor visitó el Parque Nacional Braulio Carrillo y se acercó a 3 coyotes. Su comportamiento inusual fue analizado mediante fotografías únicas y atribuido principalmente a la agresión maternal, posiblemente en combinación con el miedo y la agresión inducida por la agresión territorial. Teniendo en cuenta la adaptación continua de los coyotes en ambientes suburbanos y el aumento de su población en Centroamérica, se pueden esperar casos frecuentes de interacción entre coyotes y seres humanos en esta región.

Palabras clave: ataque, carnívoro, América Central, hombre.

Coyotes (*Canis latrans*) are found throughout the continental United States and Alaska, almost all of Canada, south through Mexico and into Central America. They continue to expand their distribution and occupy most areas between 70° N and 8° N (Gese and Bekoff, 2004). Coyote attacks on humans and pets in North America, once thought to be rare, have increased in frequency over the past 15 years (Timm et al., 2004). Although coyotes are not abundant in Costa Rica, their population is increasing (Gese and Bekoff, 2004).

On 9 August 2010, the first author visited Braulio Carrillo National Park (NP), Sector Volcán Barva, Costa Rica. The entrance is at the altitude 2 600 m asl and about 3 km distant from the nearest village of Sacramento. There is a ranger station close to the entrance, and beyond it the protected mountain forest begins. On the opposite side, in front of the entrance, an abandoned cattle farm without domestic animals borders the park (10°07' N, 84°07' W).

At 2:00 p.m., he sighted 3 coyotes lying near the lake within the former pasture some 300 m in distance from the entrance to Braulio Carrillo NP. The coyotes were lying and sleeping a few meters from one another (Figs. 1a, 1b). He began to approach the coyotes. Most likely, the noise of his camera woke the first coyote (Fig. 1c), which sat up (Fig. 1d) and after a while stood up and took a few steps toward him (Fig. 1e). Then it looked at him, turned, and moved close to the lake and slowly away. It stopped for a moment at the edge of the pasture and again looked at him (Fig. 1f), then it continued into the bushes. In the meantime, the 2 other coyotes woke up, again sitting up at first, then standing up and looking at him (Figs. 1g, 1h). After about a minute, what was presumably the first coyote again appeared, but on the opposite site. It ran up to the 2 coyotes standing in the meadow in front of the man and made contact with them. It licked their faces and wagged its tail. The 2 coyotes reciprocated this contact behavior in relation to the first one. Shortly after this reception, one coyote turned to face the man. Its ears were turned downward, the hair on its back was erect, and the tail was

retracted downward. The 2 other coyotes stood alongside the first, one on the left, the second to its right (Fig. 2a). Both coyotes on the wings held their ears erect and their physiognomies were quite different from that of the coyote in the middle of this formation. Suddenly, they began approaching very directly toward the man. They were opening their mouths but without making any vocal sound (Figs. 2b, 2c). When they came to within a distance of about 8 m from the author, he stepped out from behind the tree where he was hiding, stood erect, raised his arms beside him, and shouted loudly at the approaching animals. They stopped, turned together, and then slowly left the meadow. One coyote stopped again for a moment before following the others into the forest (Fig. 2d). All 3 coyotes were of similar size, were fully grown, and manifested no apparent health problems. The human-coyote interaction lasted for about 5 min.

The direct observation and photographs were analyzed. Figures 1a and 1b: the coyotes have chosen a calm, safe and pleasant place for their mid-day rest and sleep. The pack of 3 coyotes is thought to consist of a mated pair and their grown-up offspring. Figures 1c–1f: the man approaches the coyotes and photographs from a spot nearest to the young coyote. In waking up, this young coyote most likely reacts in a way corresponding to its perceiving an unknown impulse, the nature of which it wants to assess. The coyote sharpens its attention and silently, cautiously determines that the unknown object has indicated interested in it. The coyote approaches the man, and, perceiving nothing particularly dangerous, does not warn the pack. But it is not entirely certain, and it moves into the brush to observe the man from another position and in a more hidden place. This coyote does not substantially resolve the situation with respect to the pack as it is young and inexperienced and that it does not know quite what to do, therefore waits in hiding to see what will happen. In the following photographs, this coyote is always at the back and/or to the side. Its expression is one of curiosity and neutrality. The tail of this supposedly young coyote is thinner than are those of the other coyotes, and it has no distinctive mane of hair.

Figures 1g–1h: the 2 coyotes have been disturbed and find that their offspring is missing. They notice the man and recognize him to be dangerous. They survey the vicinity of their resting spot. It is clear, based on the position of their ears, that they are listening closely for any sound that can help them to analyze the situation. The coyote at left appears tense, stunned, distrustful or annoyed (well visible closer up in Fig. 1g). We suspect this coyote to be the mother and that she is anxious about her absent offspring.

She is contemplating whether to attack the man for being too close to the pack. The coyote at right seems not to be so emotionally agitated, but he also is analyzing the situation. He is cautious, but already is approaching the man and staring directly at him (Fig. 1h).

Figures 2a–2d: the young coyote returns, immediately licks its parents, and shows them in this way that it is back and alright. The parents welcome it in the same way. Nevertheless, the mother remains nervous, apprehensive for her offspring, and fearful about having a man in close proximity. She initiates an attack, but the male who is possibly the father tries to calm his mate by a number of signals: the protruding tongue (visible in Fig. 2a), the specific position of the ears, the body posture, and partial closing of his eyes. Moreover, he intercepts her trajectory of motion. The young coyote observes the situation and seems curious. The female (at left in Figures 2b and 2c) has had to be held back. She does not like to accept the male's decision to not continue in an attack and to choose withdrawal and flight. They find the presence of an adult man to be a disturbing element and assess, however, that it would be better for them to avoid a direct conflict and to leave the place. The offspring remains all the time at the back of the pack, and its submissive position makes clear that it accepts the father's leadership and strategy.

Motives for coyotes to attack humans could be hunger, protection of dens, or certain movements (in particular escape behavior) that elicit attack by coyotes (Timm et al., 2004). Attacks by animals are manifestations of aggressive behavior. The following categories of aggression can be distinguished: social- or dominance-related aggression among animals, territorial aggression, pain-induced aggression, fear-induced aggression, maternal aggression, and predatory aggression (Haupt, 2011). We suppose previously described attacks of coyotes on humans (Timm et al., 2004) may be categorized as resulting from predatory aggression. The coyote attack described herein was quite different, and we ascribe it primarily to maternal aggression that was possibly combined with territorial and fear-induced aggressions. The 3 coyotes or at least 1 (possibly the mother) probably had initiated the attack due to the fact that the critical distance for escape between her and the others and the first author had been invaded. As coyotes continue to adapt to suburban environments, and as their populations further expand and increase throughout Central America, coyote interactions with humans can be expected more often to occur in this region, including in Costa Rica.

Ivan Literák was funded by the Grant Agency of the Academy of Sciences of the Czech Republic Grant No. IAA601690901.



Figure 1. a, coyotes lying a few meters from one another. b, a coyote sleeping. c, a coyote who has just awoken. d, a coyote sitting. e, a coyote slowly approaching the photographer. f, a coyote stopped at the edge of the pasture and looking at the photographer. g, detail of the second coyote looking at the photographer. h, detail of the third coyote looking at the photographer.

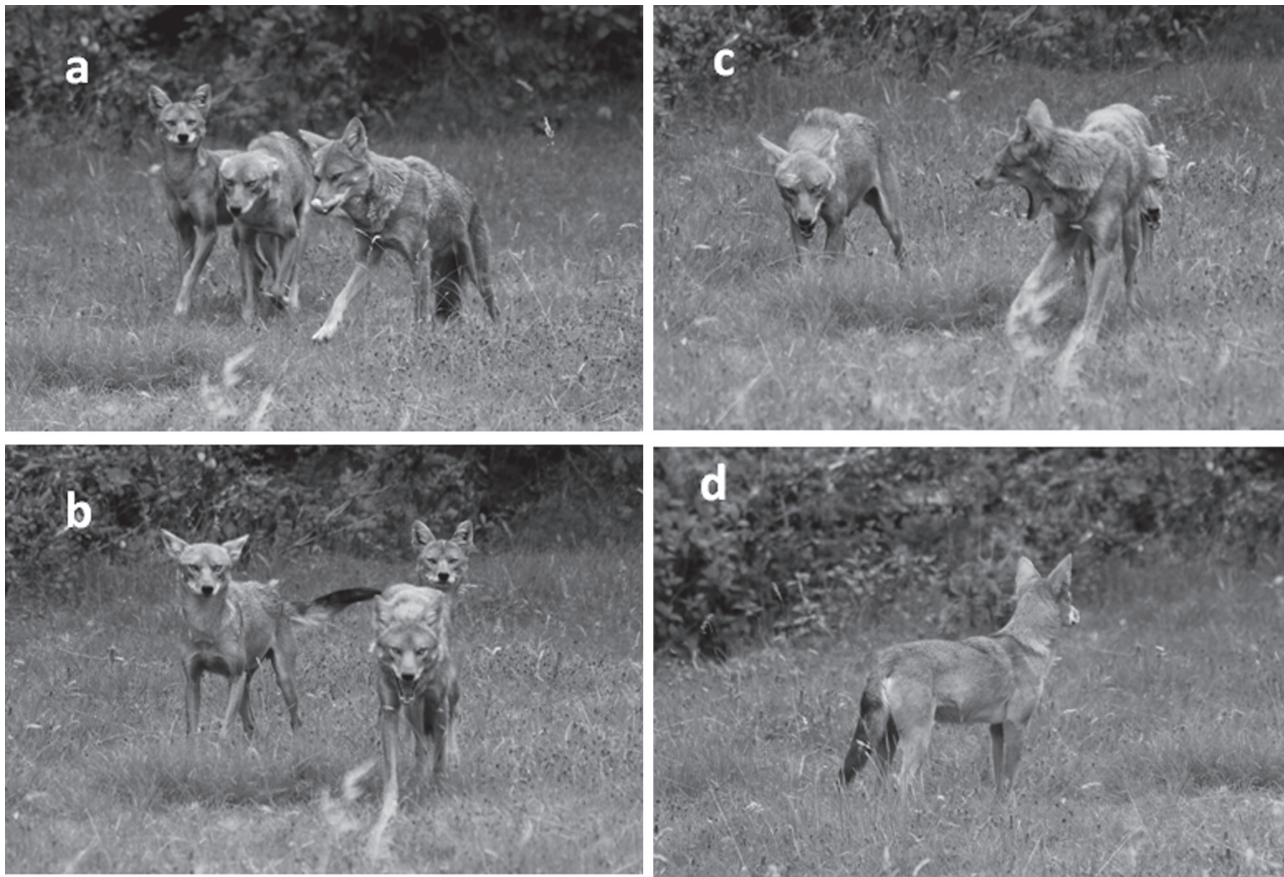


Figure 2. a, the entire coyote pack. The middle animal has its ears turned downward and the hair on its back is erect. The other 2 coyotes have ears erect. b, coyotes approaching the photographer. c, the coyotes continue to approach the photographer. They are opening their mouths, but without making any vocal sound. d, one coyote stopped for a moment before following the others into the forest.

Literature cited

- Gese, E. M. and M. Bekoff. 2004. Coyote *Canis latrans* Say, 1823. In *Canids: foxes, wolves, jackals and dogs. Status survey and conservation action plan*, C. Sillero-Zubiri, M. Hoffmann and D. W. Macdonald (eds.). IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, United Kingdom. p. 81-86.
- Houpt, K. A. 2011. *Domestic animal behavior for veterinarians and animal scientists*. 5th ed. Wiley-Blackwell, Ames, Iowa. 393 p.
- Timm, R. M., R. O. Baker, J. R. Bennett and C. G. Coolahan. 2004. Coyote attacks: an increasing suburban problem. In *Proceedings of the 21st Vertebrate Pest Conference*, R. M. Timm and W. P. Gorenzel (eds.). University of California, Davis. p. 47-57.