



Algas marinas bentónicas de la costa noroccidental de Guerrero, México

Benthic marine algae of the west coast of Guerrero, Mexico

Luz Elena Mateo-Cid[✉] y A. Catalina Mendoza-González

Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. Carpio y Plan de Ayala, Col. Santo Tomas 11340 México, D.F.
[✉] lmateoc@ipn.mx

Resumen. Se presentan los resultados de un estudio sobre algas marinas bentónicas en 7 localidades de la costa noroccidental de Guerrero, México. Se determinó la presencia de 163 especies de algas marinas. Se identificaron 17 especies de Cyanobacteria, 93 Rhodophyta, 28 Chlorophyta y 25 de Heterokontophyta. Se citan 54 registros nuevos para el litoral de Guerrero, 2 también nuevos, *Myrionema strangulans* Greville y *Acrochaete ramosa* (N.L.Gardner) O'Kelly para la costa del Pacífico. Cada especie se acompaña de datos sobre su distribución en el área de estudio, su estado reproductivo, nivel de marea, hábitat, observaciones, epifitismo y número de herbario o de recolección. Se comparó la riqueza específica entre la estación climática de lluvias y la de secas. La división Rhodophyta dominó en términos de diversidad en relación con las 3 divisiones restantes. La ficoflora de la costa noroccidental de Guerrero es de afinidad tropical y más diversa en la época de secas.

Palabras clave: Cyanobacteria, Rhodophyta, Heterokontophyta, Chlorophyta, riqueza específica.

Abstract. We present results on the study on benthic marine algae in 7 localities from the west coast of Guerrero, Mexico. We report 163 species: 17 Cyanobacteria, 93 Rhodophyta, 28 Chlorophyta and 25 Heterokontophyta. Fifty four are new records for Guerrero; while *Myrionema strangulans* Greville and *Acrochaete ramosa* (N.L.Gardner) O'Kelly are new to the Pacific coast of Mexico. Each species includes data on its distribution, reproductive stages, tidal level, facies, epiphytism and herbarium's number. Species diversity was compared for 2 different climatic seasons. The Rhodophyta are dominant in terms of diversity in relation to the other groups. The algal flora of the northwest coast of Guerrero is tropical and the greatest diversity was found during dry seasons.

Key words: Cyanobacteria, Rhodophyta, Heterokontophyta, Chlorophyta, species diversity.

Introducción

La ubicación y fisiografía de la costa del Pacífico de México presenta características notables como la diversidad de accidentes geográficos y los parámetros climáticos. En el Pacífico, las regiones mejor conocidas ficológicamente son el golfo de California y el Pacífico de Baja California (Pedroche et al., 2005, 2008; Norris, 2010). En contraste, la región menos estudiada es la tropical, cuyo límite al norte se encuentra en la frontera entre Nayarit y Sinaloa y al sur en Puerto Madero, Chiapas (Serviere Zaragoza et al., 1993). En esta región se localiza la costa Noroccidental de Guerrero, objeto del presente estudio.

Los primeros registros de algas marinas de la costa de Guerrero se encuentran en el trabajo de Taylor (1945). Posteriormente, estos registros se enriquecieron con los trabajos de Dawson (1949, 1954, 1960, 1961a, b, 1963a, b), Chávez-Barrera (1972, 1980), León-Álvarez y González-González (1993), Mendoza-González y Mateo-Cid

(1998), López et al. (2000, 2004), Pedroche et al. (2002) y Candelaria et al. (2006), quienes mencionan 178 especies de algas marinas para la costa noroccidental de Guerrero, en especial de la bahía de Zihuatanejo, la zona mejor estudiada de esa entidad federativa. En el presente trabajo se incorpora una lista florística de 6 localidades poco estudiadas de esta región, además de Zihuatanejo, aportando nuevos registros de algas marinas bentónicas para el lugar, así como su variación estacional en las épocas de lluvias y secas.

Materiales y métodos

Las muestras ficológicas se obtuvieron mediante 14 muestreos, 7 en la estación climática de lluvias (septiembre de 1994, 1999, 2001 y 2007; octubre de 1998 y 2000; mayo de 2007) y 7 en la de secas (abril de 2008, 2009, 2010 y noviembre de 1996, 1998, 2003 y 2009). Las algas se recolectaron a mano en el nivel intermareal con ayuda de espátulas y navajas de campo, y se fijaron en formaldehído a 4% en agua de mar. El material fue procesado y

Recibido: 19 octubre 2011; aceptado: 30 julio 2012

depositado en el herbario ENCB. Para la descalcificación de taxa de la familia Corallinaceae y Liagoraceae se utilizó HNO_3 0.6 M. La determinación del material ficológico se llevó a cabo empleando los trabajos de Taylor (1945); Dawson (1953a, 1953b, 1954, 1960, 1961a, 1961b, 1962, 1963a y 1963b); Hollenberg (1961); Abbott y Hollenberg (1976); Norris y Johansen (1981); Ávila y Pedroche (2005), Cho et al. (2008), Norris (2010) y Anagnostidis y Komárek (1988). La secuencia de la lista florística sigue el orden propuesto por Pedroche et al. (2005, 2008) y Wynne (2011). La actualización nomenclatural se basó en Guiry y Guiry (2011) y Wynne (2011). Cada especie se acompaña con datos sobre distribución en el área de estudio, estado reproductivo, nivel de marea, sustrato, hábitat, epifitismo y número de herbario o de recolección.

Zona de estudio. El estado de Guerrero se localiza en la costa central mexicana del océano Pacífico, entre los $16^{\circ}18'$ y $18^{\circ}48'$ N, $98^{\circ}03'$ y $102^{\circ}12'$ O (Fig. 1). La costa del estado forma parte del Pacífico tropical mexicano (PTM), tiene una longitud de 500 km. que representan el 5.9% de línea costera total del país. Guerrero posee 3 regiones hidrológicas: Balsas, Costa Grande y Costa Chica-Río Verde, las cuencas más importantes son las del los ríos Balsas-Mezcala, Atoyac, Ixtapa y Nexpa (Perevochtchikova y García-Jiménez, 2006). El clima del área corresponde al subtipo Aw o (W) i, es decir, cálido subhúmedo con 2 periodos de lluvia separados por sequías intraestivales; las lluvias de verano son abundantes, las invernales escasas (menos del 5% del total anual). La temperatura es relativamente alta (mínima invernal de 18°C). La precipitación pluvial anual es de 1 103 mm (García, 1980). La estación de lluvias se presenta de mayo a octubre y la de secas de noviembre a abril. Las mareas son semidiurnas, con una amplitud de alrededor de 2 metros.

A continuación se describen las 7 localidades donde se obtuvo el material biológico para este estudio (Fig. 1):

Puerto Vicente Guerrero o Playa Escondida. Es una playa en la cual se encuentran escolleras y zonas con pequeños agregados de manglar y zonas arenosas con guijarros y cantos rodados. La recolección se realizó en la zona intermareal y hasta 1 metro de profundidad.

La Barrita. Playa mixta, de pendiente pronunciada, arena gruesa y formaciones rocosas en los extremos, donde existen canales de corriente y pozas intermareales. Aquí se recolectó en la zona intermareal.

Barra de Potosí. Es una playa arenosa con numerosas rocas esparcidas en una área de aproximadamente 900m; en la zona protegida se encuentra la laguna de Potosí cuyo sustrato es arenoso con restos de moluscos y pequeñas poblaciones de *Rhizophora* sp. En este margen, el material biológico se obtuvo en la zona intermareal.

Bahía de Zihuatanejo (playas Las Gatas, La Madera y La Ropa). Las Gatas está situada en el sur de la bahía de

Zihuatanejo, es de arena gruesa, limitada en uno de sus extremos por manglar y en el otro por un acantilado de roca ígnea. La Madera está protegida del efecto directo del oleaje por su posición, ya que éste se refracta al entrar a la bahía. La playa es de cantos rodados con una longitud de 75 m, limitada al oeste por una pared de rocas ígneas y al este por otra de rocas metamórficas. La Ropa, es una playa arenosa ubicada al este del puerto de Zihuatanejo, tiene a ambos lados grandes agregados rocosos expuestos al oleaje; en este sitio se recolectó material en la zona intermareal. En esta zona se recolectó en la zona intermareal y hasta 3 m de profundidad.

Isla Grande o Ixtapa. En esta localidad existe una gran cantidad de material particulado fino sobre las rocas, cabezos de coral (la mayoría fracturados), esqueletos de coral, el fondo es de cantos rodados y guijarros. En esta zona se recolectó en la zona intermareal y hasta 4 m de profundidad.

Playa Los Troncones-La Majahua. Localidad donde se realizó un recorrido de aproximadamente 2 kilómetros, encontrándose playas arenosas expuestas a fuerte oleaje con numerosos agregados rocosos, los que en ocasiones forman pozas intermareales y canales de corriente. En este lugar se recolectó en la zona intermareal y en pozas intermareales.

Las Peñitas. Playa que se encuentra en la bahía de Petacalco y está protegida del oleaje, la región litoral es mixta, encontrándose playas arenosas con acantilados y agregados rocosos, donde se forman pozas intermareales. En este lugar, el material ficológico se obtuvo en la zona intermareal expuesta.

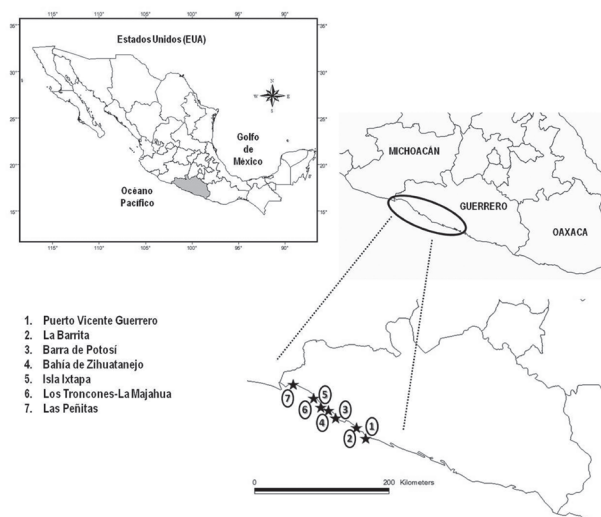


Figura 1. Área de estudio y localidades de muestreo.

Resultados

En la costa noroccidental de Guerrero, la cual es predominantemente rocosa, el total de especies de algas marinas bentónicas recolectadas fue de 163; habitan en plataformas rocosas, pozas de marea, sobre guijarros, cantos rodados, zonas de acantilados y canales de corriente. De estas especies, 17 corresponden a Cyanobacteria (10.42%), 93 a Rhodophyta (57.05%), 25 a Heterokontophyta (15.33%) y 28 a Chlorophyta (17.20%). Los datos indican que la riqueza específica está dominada por las algas rojas, organismos que son importantes por su cobertura y su diversidad en zonas tropicales y templadas; tienen un exitoso desarrollo como epizoicas, epilíticas y epifitas; sin embargo, algunas especies pasan desapercibidas por su escasa talla. En este grupo, las familias mejor representadas fueron: Corallinaceae y Ceramiaceae con 15 especies cada una y Rhodomelaceae con 12 especies (Apéndice). De las Cyanobacteria, que es un grupo con pocos registros previos, fueron localizadas 17 especies; 15 son epifitas, y aun cuando no son un grupo muy diverso y numeroso, su importancia radica en el grado de epifitismo que establecen con sus hospederos, ya que algunas llegan a tener una cobertura hasta del 80%, lo que confiere una coloración verde azul a la superficie de las algas sobre las que se desarrollan.

Para Heterokontophyta se encontraron 25 especies; la familia mejor representada fue Dictyotaceae con 9 taxa, todas de hábito epilítico. En Chlorophyta las familias más importantes fueron Cladophoraceae y Ulvaceae con 7 y 5 especies respectivamente; exceptuando 2 especies de *Rhizoclonium* que son epifitas, el resto son epilíticas. Como se aprecia en la figura 2, la mayor riqueza específica se encontró en la estación climática de secas con 146 taxa y la menor en la de lluvias con 128. En la figura 3, se observa que en las localidades 3, 4, 6 y 7 que corresponden a barra de Potosí, Zihuatanejo, Los Troncones-La Majahua y Las Peñitas, se presentó el número más alto de especies en ambas estaciones climáticas. Los Troncones-La Majahua fue la localidad con mayor riqueza específica de la costa noroccidental de Guerrero con 104 taxa en total, mientras que La Barrita fue la que el menor número de especies tuvo (39; Fig. 3), debido sobre todo a que la playa arenosa presenta una pendiente muy pronunciada, ambiente difícil de colonizar por las algas ya que al accionar el oleaje sobre la arena ésta se convierte en un material móvil y abrasivo que no permite la fijación de esporas o cigotos, por consiguiente, la flora se encontró sobre las rocas de los acantilados.

Asimismo, en este estudio se localizaron principalmente algas anuales, las que dominan en la época de secas y disminuyen en número en la época de lluvias. El epifitismo también fue un factor relevante en este estudio al encontrarse 76 taxa epifitos. Finalmente, la reproducción

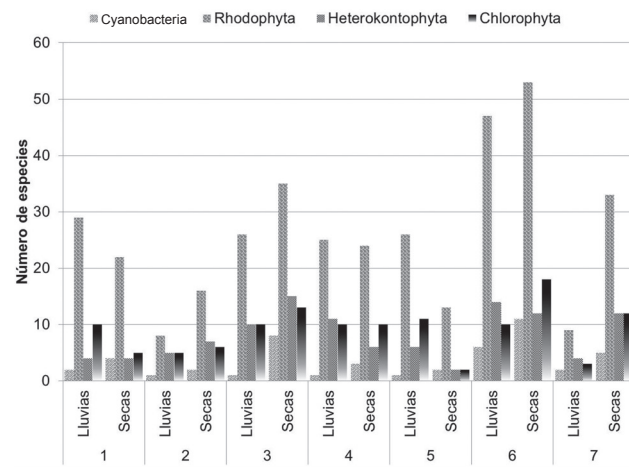


Figura 2. Número de especies por localidad y por estación climática.

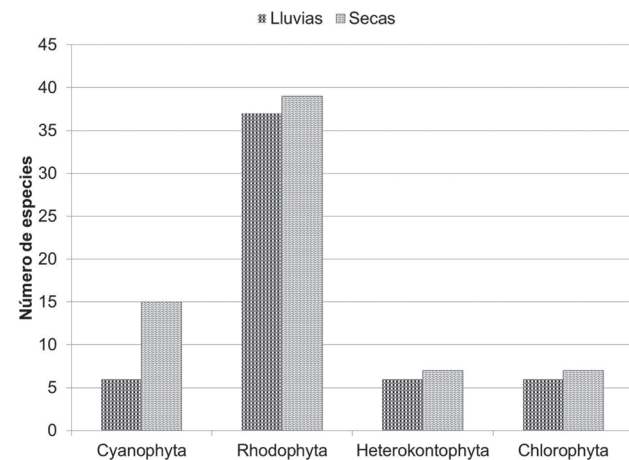


Figura 3. Número total de especies por estación climática.

que predominó en buena parte de los ejemplares ubicados en este estudio fue la asexual.

Discusión

Biogeografía. Los resultados obtenidos en el presente estudio se analizaron con los índices de Feldmann y Cheney y se compararon con los estudios de Mateo-Cid y Mendoza-González (1991, 1992, 2001) para Colima, Nayarit y Oaxaca, respectivamente; Mendoza-González y Mateo-Cid (1998) de Guerrero, Dreckmann et al. (2006) para el litoral de Chiapas y Mendoza-González et al. (2011) para la costa sur de Jalisco. Los valores que se obtuvieron con los índices de Feldmann y Cheney para los 6 estados mencionados se muestran en el Cuadro 1; se observa que la ficoflora de la costa noroccidental de Guerrero es similar a la ubicada en Colima, Jalisco y Oaxaca, estados que

Cuadro 1. Clasificación de la ficoflora con los índices de Feldmann y Cheney

| <i>Estado</i> | <i>Índice Feldmann (R/P)</i> | <i>Índice de Cheney (R+C/P)</i> |
|-------------------------|------------------------------|---------------------------------|
| Nayarit | 4.31 | 6.12 |
| Colima | 3.35 | 4.52 |
| Oaxaca | 4.31 | 5.0 |
| Costa sur de Jalisco | 3.59 | 4.63 |
| Chiapas | 3.63 | 5.63 |
| Guerrero (este estudio) | 3.72 | 4.84 |

pertenecen al Pacífico tropical de México; tales valores permiten establecer que la ficoflora de estos estados es mixta, con numerosos elementos tropicales, como *Amphiroa beauvoisii* J.V. Lamouroux, *A. misakiensis* Yendo, *Neogoniolithon trichotomum* (Heydrich) Setchell et L. Mason, *Izziella orientalis* (J. Agardh) Huisman et Schils, *Dictyota crenulata* J. Agardh, *Asteronema breviararticulata* (J. Agardh) Ouriques et Bouzon, *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye, *Chaetomorpha antennina* (Bory de Saint-Vincent) Kützinger, *Parvocaulis parvulus* (Solms-Laubach) S. Berger, U. Fettweiss, S. Gleissberg, L.B. Liddle, U. Richter, H. Sawitzky et G.C. Zuccarello y *Ulva lactuca* Linnaeus, entre otros. Sin embargo, se encontraron especies de zonas templadas, como *Jania unguolata* f. *brevior* (Yendo) Yendo y *Mesophyllum crassiusculum* (Foslie) P. Lebednik. La ficoflora de Guerrero puede describirse como mixta, debido a que un valor de la relación $R/P > 4$ se suele encontrar en regiones tropicales, mientras que uno de $R/P < 2$ corresponde con la ficoflora de regiones templado-frías. De acuerdo con Cheney (1977) los valores de la relación $(R+C)/P > 6$ se obtienen en floras tropicales, en tanto que las floras de mares templados-fríos tienen valores < 3 y como se indica en el Cuadro 1, los valores de los índices de Feldmann y Cheney para la zona de estudio fueron de 3.72 y 4.84, respectivamente. Por lo anteriormente mencionado, se establece que la ficoflora de la costa noroccidental de Guerrero es mixta.

Riqueza específica. Como se observa en el Apéndice, de las 163 especies determinadas en este estudio, 53 representan nuevos registros para el área de estudio (NRG); 11 corresponden a Cyanobacteria, grupo de organismos poco estudiados y que en general pasan desapercibidos por su hábito epífita y su tamaño. En el caso de Rhodophyta se encontraron 25 nuevos registros; 11 también son epífitas y de talla pequeña, por lo que es probable que pasen inadvertidas para los recolectores. Para Heterocontophyta y Chlorophyta se ubicaron 8 y 9 registros respectivamente. Las especies *Feldmannia simplex* (P.L. Crouan et H.M. Crouan) G. Hamel, *Hincksia mitchelliae* (Harvey) P.C. Silva, *Ectocarpus commensalis* Setchell et N.L. Gardner, *E. siliculosus* (Dillwynn) Lyngbye, *Cladophoropsis sundanensis* Reinbold y *Phyllocladion anastomosans* (Harvey)

Kraft et M. J. Wynne, entre otras, pueden clasificarse como algas anuales de acuerdo con su periodo de vida, lo que supone que a menudo sólo viven durante la estación del año que es favorable para su desarrollo. Las varias recolecciones que se realizaron en la costa noroccidental de Guerrero durante este estudio deben considerarse como uno de los motivos por los cuales estas especies pudieron registrarse.

Myrionema strangulans y *Acrochaete ramosa* representan nuevos registros para el litoral del Pacífico tropical de México (NRM); *M. strangulans* es epífita y *A. ramosa* endófito, ambas son microscópicas. Estas especies sólo se localizaron en la estación climática de secas, época en que los hospederos se encuentran en decadencia. Por otro lado, 67 especies registradas previamente en el área de estudio no se localizaron y se encuentran señaladas en el Cuadro 2. Esta situación puede deberse a cambios en los ambientes donde habitan estas algas porque actualmente la influencia humana en estas zonas es mayor, lo que conlleva la modificación del litoral, por la construcción de hoteles, marinas y puertos; conjuntamente con la eventualidad de fenómenos naturales, como los huracanes. También deben considerarse los ciclos de vida de las algas y su estacionalidad. Un punto a considerar es la posibilidad de que registros previos sean nombres mal aplicados, como es el caso de *Laurencia intricata* J.V. Lamouroux y *Gracilaria cervicornis* (Turner) J. Agardh, especies privativas del Atlántico de América; asimismo, han sido citadas varias especies de *Amphiroa*: *A. annulata* M. Lemoine, *A. crosslandii* M. Lemoine, *A. dimorpha* M. Lemoine, *A. subcylindrica* E.Y. Dawson y *A. valonioides* Yendo. En este sentido, es bien conocida la problemática que presenta este género en la delimitación de sus especies debida a su plasticidad morfológica, lo que ha derivado en la confusión de nombres y en una sobrestimación del número de especies (Riosmena-Rodríguez y Siqueiros-Beltrones, 1996). En este mismo contexto, pueden mencionarse las coralinas incrustantes como *Lithophyllum proboscideum* (Foslie) Foslie y *Lithothamnion validum* (Foslie) Foslie, entre otras, ya que en general los géneros de este grupo de organismos presentan un gran problema desde el punto de vista taxonómico por la sobreposición de características que son utilizadas

Cuadro 2. Registros anteriores de algas marinas para el litoral de Guerrero no ubicados en este estudio

| <i>Especie</i> | <i>Referencia</i> |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|
| Cyanobacteria | |
| 1. <i>Oscillatoria margaritifera</i> (Kützinger) Gomont | Chávez-Barrera (1972) |
| Rhodophyta | |
| 2. <i>Amphiroa annulata</i> M. Lemoine | Chávez-Barrera (1972) |
| 3. <i>Amphiroa crosslandii</i> M. Lemoine | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 4. <i>Amphiroa dimorpha</i> M. Lemoine | Candelaria et al. (2006) |
| 5. <i>Amphiroa subcylindrica</i> E.Y. Dawson | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 6. <i>Amphiroa valonioides</i> Yendo | López et al. (2004) |
| 7. <i>Jania adhaerens</i> J.V. Lamouroux | Mendoza-González y Mateo-Cid (1998) |
| 8. <i>Jania capillacea</i> Harvey | Chávez-Barrera (1972), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 9. <i>Jania pumila</i> J.V. Lamouroux | Chávez-Barrera (1972) |
| 10. <i>Jania rubens</i> (Linnaeus) J.V. Lamouroux | Chávez-Barrera (1972) |
| 11. <i>Lithothamnion australe</i> Foslie (como <i>Lithophyllum australe</i> (Foslie) M. Lemoine) | Chávez-Barrera (1972) |
| 12. <i>Lithophyllum hancockii</i> E.Y. Dawson | Dawson (1960), Chávez-Barrera (1972), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 13. <i>Lithophyllum imitans</i> Foslie | Chávez-Barrera (1972) |
| 14. <i>Lithophyllum proboscideum</i> (Foslie) Foslie | Dawson (1960) |
| 15. <i>Lithothamnion australe</i> Foslie | Dawson (1960) |
| 16. <i>Spongites fruticulosa</i> Kützinger (como <i>Lithothamnion fruticulosum</i> (Kützinger) Foslie) | Dawson (1960) |
| 17. <i>Lithothamnion phymatodeum</i> Foslie (como <i>Lithothamnion pacificum</i> (Foslie) Foslie) | Dawson (1960) |
| 18. <i>Lithothamnion validum</i> (Foslie) Foslie | Taylor (1945) |
| 19. <i>Haloplegma mexicanum</i> W.R. Taylor | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 20. <i>Dasya baillouviana</i> (S.G. Gmelin) Montagne (como <i>Dasya pedicellata</i> (C. Agardh) C. Agardh) | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 21. <i>Callithamnion paschale</i> Børgesen | López et al. (2004) |
| 22. <i>Centroceras clavulatum</i> (C. Agardh) Montagne | Dawson (1962), Chávez-Barrera (1972), Candelaria et al. (2006) |
| 23. <i>Ceramium mazatlanense</i> E.Y. Dawson | López et al. (2004) |
| 24. <i>Ceramium paniculatum</i> Okamura | López et al. (2004) |
| 25. <i>Ceramium vagans</i> P.C. Silva | López et al. (2004) |
| 26. <i>Alsidium pusillum</i> E. Y. Dawson | Chávez-Barrera (1972), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 27. <i>Laurencia clarionensis</i> Setchell et N.L. Gardner | López et al. (2004) |
| 28. <i>Laurencia intricata</i> J.V. Lamouroux | Taylor (1945), Chávez-Barrera (1972) |
| 29. <i>Laurencia voragina</i> W.R. Taylor | Taylor (1945), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 30. <i>Neosiphonia beaudettei</i> (Hollenberg) M. S. Kim et I.A. Abbott (como <i>Polysiphonia beaudettei</i> Hollenberg) | Hollenberg (1961) |
| 31. <i>Polysiphonia hendryi</i> N.L. Gardner | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 32. <i>Polysiphonia homoia</i> Setchell et N.L. Gardner | Salcedo-Martínez et al. (1988) |

Cuadro 2. Continúa

| <i>Especie</i> | <i>Referencia</i> |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------|
| 33 <i>Polysiphonia mollis</i> J.D. Hooker et Harvey | Chávez-Barrera (1972), López et al. (2004) |
| 34 <i>Ophidocladus simpliciusculus</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Falkenberg (como <i>Rhodosiphonia californica</i> Hollenberg) | Dawson (1963a) |
| 35 <i>Gelidium mcNabbianum</i> (E.Y. Dawson) Santelices | López et al. (2004) |
| 36 <i>Gelidium sclerophyllum</i> W.R. Taylor | Dawson (1953), Candelaria et al. (2006) |
| 37 <i>Pterocladia caloglossoides</i> (M. Howe) Santelices | López et al. (2004) |
| 38 <i>Gelidiella acerosa</i> (Forsskål) Feldmann et G.Hamel | Dawson (1953) |
| 39 <i>Wurdelemania miniata</i> (Sprengel) Feldmann et G. Hamel | Dawson (1953), Chávez-Barrera (1972), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 40 <i>Ahnfeltiopsis gigartinoidea</i> (J. Agardh) P.C. Silva et DeCew | Candelaria et al. (2006) |
| 41 <i>Peyssonnelia dawsonii</i> Denizot (como <i>Ethelia mexicana</i> E.Y. Dawson) | Dawson (1953) |
| 42 <i>Grateloupia howeii</i> Setchell et N.L.Gardner | Salcedo-Martínez et al. (1988), Mendoza-González y Mateo-Cid (1998) |
| 43 <i>Grateloupia prolongata</i> J. Agardh | López et al. (2004) |
| 44 <i>Gracilaria cervicornis</i> (Turner) J. Agardh | Chávez-Barrera (1972), Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 45 <i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine et W.F. Farnham (como <i>Gracilaria confervoides</i> (Linnaeus) Greville) | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 46 <i>Gracilaria textorii</i> (Suringar) De Toni (como <i>Gracilaria vivesii</i> M. Howe) | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 47 <i>Hypnea valentiae</i> (Turner) Montagne (como <i>Hypnea californica</i> Kylin) | Dawson (1961); Taylor (1945) |
| Heterokontophyta | |
| 48 <i>Stragularia clavata</i> (Harvey) G. Hamel | León-Álvarez y González-González (1993) |
| 49 <i>Hapalospongidion gelatinosum</i> De A.Saunders | León-Álvarez y González-González (1993), Candelaria et al. (2006) |
| 50 <i>Petroderma maculiforme</i> (Wollny) Kuckuck | León-Álvarez y González-González (1993) |
| 51 <i>Pseudolithoderma nigrum</i> Hollenberg | León-Álvarez y González-González (1993) |
| 52 <i>Ralfsia pacifica</i> Hollenberg | León-Álvarez y González-González (1993) |
| 53 <i>Dictyopteris delicatula</i> J. V. Lamouroux | López et al. (2004) |
| 54 <i>Padina conrescens</i> Thivy | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 55 <i>Colpomenia ramosa</i> W. R. Taylor | Dawson (1949) |
| 56 <i>Rosenvingea intricata</i> (J. Agardh) Børgesen | Dawson (1949) |
| Chlorophyta | |
| 57 <i>Ulva lobata</i> (Kützinger) Harvey | Taylor (1945) |
| 58 <i>Ulva californica</i> Wille | Candelaria et al. (2006) |
| 59 <i>Chaetomorpha aerea</i> (Dillwyn) Kützinger | Chávez-Barrera (1972) |
| 60 <i>Cladophora microcladiodes</i> F.S. Collins | López et al. (2000) |
| 61 <i>Phyllocladon robustum</i> (Setchell et N.L. Gardner) Leliaert et Wysor (como <i>Struveopsis robusta</i> (Setchell et N.L.Gardner) Rhyne et H.Robinson) | Chávez-Barrera (1972) |

Cuadro 2. Continúa

| <i>Especie</i> | <i>Referencia</i> |
|-------------------------------------------------------|--------------------------------|
| 62 <i>Derbesia vaucheriiformis</i> (Harvey) J. Agardh | Chávez-Barrera (1972) |
| 63 <i>Bryopsis galapagensis</i> W.R. Taylor | Chávez-Barrera (1972) |
| 64 <i>Bryopsis pennata</i> J. V. Lamouroux | Chávez-Barrera (1972) |
| 65 <i>Codium brandegeei</i> Setchell et N.L. Gardner | Salcedo-Martínez et al. (1988) |
| 66 <i>Codium picturatum</i> Pedroche et P. Silva | Pedroche et al. (2002) |
| 67 <i>Codium simulans</i> Setchell et N.L. Gardner | Chávez-Barrera (1972) |

para separar las especies de los géneros *Lithophyllum* y *Lithothamnion*.

Finalmente, existe la posibilidad de que algunas especies hayan sido excluidas por el tipo de muestreo utilizado. En conclusión y considerando los trabajos realizados previamente por Chávez-Barrera (1972, 1980), Salcedo-Martínez et al. (1988), León-Álvarez y González-González (1993), Mendoza-González y Mateo-Cid (1998), López et al. (2000, 2004), Pedroche et al. (2002) y Candelaria et al. (2006), así como el presente estudio, tenemos un total de 230 especies conocidas para la costa noroccidental de Guerrero.

Composición. Las condiciones ecológicas indudablemente tienen influencia en la biología y estructura de las algas marinas, dichas condiciones influyen en su presencia o ausencia en una estación en particular. Feldmann (1937) propuso una clasificación de tipos biológicos para las algas caracterizados por su tiempo de vida: 1) las algas anuales, que sólo viven en una estación o en la mayoría de un año y 2) algas perennes, que son capaces de vivir varios años. En este estudio se localizaron principalmente algas anuales, como es el caso de los representantes de las familias Colaconemataceae, Liagoraceae, Ceramiaceae, Rhodomeleaceae, Dasyaceae, Delesseriaceae, Acinetosporaceae, Ectocarpaceae, Dictyotaceae, Ulvaceae, Cladophoraceae y Codiaceae. En contraste, las algas perennes están representadas por las familias Corallinaceae, Hapalidiaceae, Ralfsiaceae y Sargassaceae (Apéndice).

Como puede observarse en el Apéndice, las algas anuales dominan en la época de secas y disminuyen en número en la época de lluvias. Asimismo, existe una marcada diferencia entre el número de taxa por localidades y por estación climática (Fig. 2). Así, en el conjunto de Cyanobacteria hay 10 que son exclusivas de la época de secas, como *Chamaecalyx fucicola* (Saunders) Komárek et Anagnostidis y *Mastigocoleus testarum* Lagerheim ex Bornet et Falhault, que son registros nuevos para la costa de Guerrero. Rhodophyta tiene un comportamiento similar, con 14 especies exclusivamente en secas y 11 en lluvias. Por lo que respecta

a Heterokontophyta, se hallaron 4 especies en la época de secas y 3 en la de lluvias, y finalmente, para Chlorophyta, se registraron 4 especies exclusivas para secas y sólo 1 en lluvias.

Ejemplos de especies exclusivas por estación del año son: *Trichocoleus tenerimus* (Gomont) Anagnostidis, *Cyanocystis olivacea* (Reinsch) Komárek et Anagnostidis, *Xenococcus pyriformis* Setchell et N.L. Gardner, *Jania unguata* f. *brevior*, *Ceramium monacanthum* J. Agardh, *Heterosiphonia crispella* (C. Agardh) M.J. Wynne, *Chondria repens* Børgesen, *Laurencia hancockii* E.Y. Dawson, *Grateloupia doryphora* (Montagne) M.A. Howe, *Vaucheria velutina* C. Agardh, *Ectocarpus commensalis* Setchell et N. L. Gardner, *Myrionema strangulans*, *Acrochaete ramosa* (N. L. Gardner) O'Kelly y *Cladophora albida* (Nees) Kützinger. Estos taxa están en la categoría de algas anuales. En cuanto a las perennes, las que siguen pueden nombrarse como exclusivas: *Leptophytum microsporum* (Foslie) A. Athanasiadis y W. H. Adey, *Phymatolithon lenormandii* (J. E. Areschoug) W.H. Adey, *Mesophyllum crassiusculum*, *Hydrolythum samoense* (Foslie) Keats et Y.M. Chamberlain y *Amphiroa misakiensis* Yendo.

En la figura 2 se observa que en las localidades de Barra de Potosí, Zihuatanejo, Los Troncones-La Majahua y Las Peñitas es donde se ubicó el número más alto de especies en ambas estaciones climáticas, estas 4 localidades son playas donde domina el sustrato rocoso y por ende, comparten entre ellas numerosas especies (Apéndice).

Finalmente, *Amphiroa beauvoisii*, *A. misakiensis*, *Hypnea pannosa*, *Gymnogongrus johnstonii*, *Chnoospora minima*, *Chaetomorpha antennina* y *Ulva rigida* se registraron en 6 de las 7 localidades de muestreo y en ambas estaciones climáticas. Los géneros *Amphiroa*, *Hypnea* y *Chnoospora* son algas perennes que se encuentran durante todo el año. Por lo que respecta a *Chaetomorpha*, *Gymnogongrus* y *Ulva* se ha documentado que los nutrientes y la temperatura superficial del agua tienen un papel importante en su presencia; en el caso de *Ulva*, su crecimiento se inicia en enero, alcanza su máximo desarrollo entre mayo y junio

y decae en septiembre y octubre (Pacheco-Ruiz et al., 2002, Águila-Ramírez et al., 2005).

Reproducción. El mayor número de especies en estado reproductivo se localizó en la época de secas, siendo la fase tetraspórica la que superó a las especies con células de resistencia (hormogonios, gonidangios) o de propagación vegetativa (propágulos), lo que permite considerar que probablemente la generación tetraspórica tenga una mayor supervivencia con respecto a otras generaciones y a otros mecanismos de reproducción, como la propagación vegetativa o la apomeiosis (Ardito y Gómez, 2005). La etapa reproductiva dominante en Rhodophyta fue la tetraspórica. Los resultados coinciden con los obtenidos por Mateo-Cid y Mendoza-González (1991, 1992, 2001) y Magalhães-Lucio y de Castro-Nunes y Castro (2002), quienes mencionan que la dominancia de una fase reproductiva puede estar influida por los cambios temporales de factores ambientales locales. Con respecto a Cyanobacteria, el 17.64% presentó alguna fase reproductiva asexual. En Heterokontophyta, el 96% de sus representantes se encontró en reproducción. Se observaron estructuras pluriloculares tanto en la época de lluvias como en la de secas en especies como *Asteronema breviarticulatum*, *Ectocarpus siliculosus* y *Myrionema strangulans*, en tanto que *Sargassum howellii*, *S. liebmanii* y *Padina crispata* presentaron oogonios y anteridios. En contraste, en Chlorophyta sólo el 25% de las especies presentó algún estado reproductivo, principalmente por gametangios, esto puede deberse a que las especies se encontraban en estadios juveniles y a que las etapas sexuales de estos organismos tienen un periodo de vida corto (Santelices, 1977; Littler et al., 1983).

Especies epífitas. El epifitismo puede ser considerado como una importante estrategia ecológica, con el fin de obtener un sustrato en condiciones óptimas de luz y protección adecuada para el establecimiento y desarrollo de estas especies. En adición, el epifitismo es una variable importante en el estudio de la estructura de las comunidades marinas bentónicas, puesto que al realizar un análisis detallado de las epífitas, se incrementa la riqueza específica de algas marinas registrada para determinada región (Montañés et al., 2003, Meneses y Faria, 2008).

En este estudio se observó la relevancia del epifitismo, como se muestra en la figura 4 durante todo el periodo de estudio se presentaron especies epífitas. El mayor número de epífitas se encontró en la estación climática de secas con 68 especies, observándose en este hábitat un incremento en el número de taxa de Cyanobacteria y de las familias Ectocarpaceae y Ceramiaceae las cuales alcanzan una cobertura de hasta el 90% de la superficie de sus hospederos, cuando éstos se encuentran en decadencia en esta estación climática, a diferencia de la época de lluvias en donde las poblaciones de macroalgas bentónicas se encuentran en florecimiento

y sólo se localizaron 55 epífitas. El conjunto de epífitas fueron 76 especies, de las cuales 39 se desarrollan exclusivamente sobre otras algas marinas, lo que se debe a que las epífitas se establecen en una determinada especie de alga con la que están estrechamente relacionadas por la textura de la hospedante. Además, la longevidad del hospedero debe alcanzar un tiempo determinado que permita a la epífita completar su ciclo vital (Santelices, 1977). Del total de epífitas, 15 especies corresponden a Cyanobacteria, 46 a Rhodophyta, 9 a Heterokontophyta y 6 a Chlorophyta. De acuerdo con Montañés et al. (2003), los talos laminares y flabelados como los del género *Padina*, constituyen un sustrato idóneo para el establecimiento de numerosas epífitas. En este trabajo se encontró que la mayoría de las especies epífitas filamentosas pertenecientes a la familia Ceramiaceae y Rhodomelaceae, frecuentemente se hallaron creciendo sobre *Amphiroa beauvoisii* J.V. Lamouroux, *A. misakiensis* y *Jania pacifica* J.E. Areschoug. También se encontraron numerosas epífitas sobre *Chaetomorpha antennina*, *Sargassum howellii* Setchell y *S. liebmanii* J. Agardh; en este contexto, se ha sugerido que la longevidad del huésped debe ser suficiente para permitir al epífita completar su ciclo vital y que ésta podría ser una razón de la ausencia de epífitas en las algas anuales y efímeras (Santelices, 1977). El elevado número de epífitas que se han encontrado en este estudio también se ha observado en sitios cercanos, como Manzanillo, Puerto Vallarta, la costa sur de Jalisco y Oaxaca (Mateo-Cid y Mendoza-González, 1991, 2001; Mendoza-González y Mateo-Cid, 1992; Mendoza-González et al., 2011).

El análisis y la integración de los estudios previos realizados en el área de estudio y los resultados obtenidos en este trabajo, nos permiten visualizar la importancia de realizar inventarios ficológicos en el litoral mexicano. Además, este tipo de investigaciones nos permite conocer que aún existen regiones que no están exploradas. Por lo que es necesario incrementar las exploraciones en estas regiones para recolectar material ficológico y concluir con el inventario ficológico, ya que algunas zonas no visitadas, como la de Tlacoyunque a Tierra Colorada, con cualidades para el establecimiento y desarrollo de las algas; también es importante considerar las lagunas costeras que tienen condiciones definidas y que no han sido exploradas. Además, es necesario realizar estudios poblacionales y ecológicos de grupos como las algas Coralinas, de las especies epífitas y de aquellas con interés económico.

Agradecimientos

Al Instituto Politécnico Nacional por facilitar las instalaciones y equipo necesario para el desarrollo de este estudio. Las autoras agradecen la beca otorgada por la

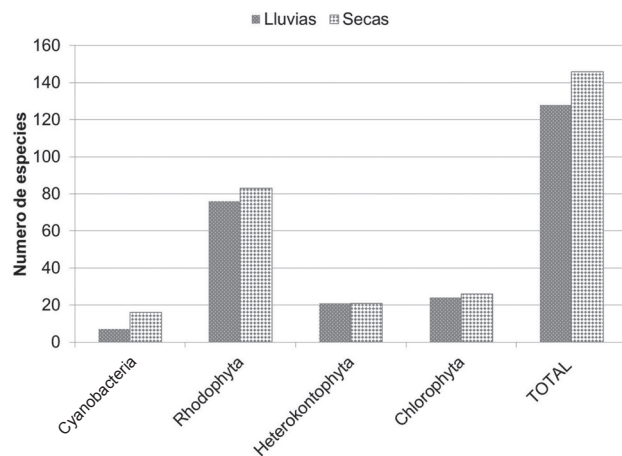


Figura 4. Total de especies epífitas por estación climática.

Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas (COFAA). La primera autora agradece al programa de Estímulos a la Investigación (EDI) los incentivos recibidos. A Deisy García López y Ulises Sandoval Rauda por el apoyo logístico.

Literatura citada

Abbott, I. A. y G. J. Hollenberg. 1976. Marine algae of California. Stanford, California. 789 p.

Águila-Ramírez, R. N., M. M. Casas-Valdez, C. J. Hernández-Guerrero y A. Marín-Álvarez. 2005. Biomasa de *Ulva* spp. (Chlorophyta) en tres localidades del malecón de La Paz, Baja California Sur, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 40:55-61.

Anagnostidis, K. y J. Komárek. 1988. Modern approach to the classification system of Cyanophytes. 3. Oscillatoriales. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement* 80:327-472.

Ardito, S. y S. Gómez. 2005. Patrón fenológico de una población de *Gelidium serrulatum* J. Agardh (Rhodophyta, Gelidiales) en la localidad de Taguao, Estado Vargas, Venezuela. *Acta Botanica Venezuelica* 28:101-111.

Ávila Ortiz, A. y F. F. Pedroche. 2005. El género *Padina* (Dictyotaceae, Phaeophyceae) en la región tropical del Pacífico mexicano. In *Monografías ficológicas*, A. Senties G. y K. Dreckmann (eds.). Universidad Autónoma Metropolitana/Universidad Autónoma de Baja California. México, D. F. p. 139-171.

Báez, J. C., R. Real, J. M. Vargas y A. Flores-Moya. 2004. Revisión crítica de los estudios sobre biogeografía de macroalgas marinas del Mediterráneo. *Acta Botánica Malacitana* 29:5-11.

Candelaria Silva, C., D. Rodríguez Vargas, N. A. López Gómez y J. González-González. 2006. Patrón de distribución de algas en un canal de corrientes. *Revista Especializada en Ciencias*

Químico-Biológicas 9:65-72.

Chávez-Barrera, M. L. 1972. Estudio de la flora marina de la bahía de Zihuatanejo y lugares adyacentes. *Memorias del IV Congreso Nacional de Oceanografía*, 17-19 noviembre 1972, México, D. F. Universidad Nacional Autónoma de México, Secretaría de Marina y Secretaría de Educación Pública, México, D. F. p. 265-271.

Chávez-Barrera, M. L. 1980. Distribución del género *Padina* en las costas de México. *Anales Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 23:45-51.

Cheney, D. P. 1977. A new improved ratio for comparing seaweed floras. *Journal of Phycology* 13(supplement):1-13.

Cho, T. O., M. B. Sung, M. H. Hommersand, C. A. Maggs, L. McIvor y S. Fredericq. 2008. *Gayliella* gen. nov. in the Tribe Ceramieae (Ceramiales, Rhodophyta) based on molecular and morphological evidence. *Journal of Phycology* 44:721-738.

Dawson, E. Y. 1949. Resultados preliminares de un reconocimiento de las algas marinas de la costa pacífica de México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 9:215-255.

Dawson, E. Y. 1953a. Resumen de las investigaciones recientes sobre algas marinas de la costa pacífica de México, con una sinopsis de la literatura, sinonimia y distribución de las especies descritas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 13:97-197.

Dawson, E. Y. 1953b. Marine red algae of Pacific Mexico I. Bangiales to Corallinoideae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17:1-239.

Dawson, E. Y. 1954. Marine red algae of Pacific Mexico II. Cryptonemiales. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 17:241-397.

Dawson, E. Y. 1960. Marine red algae of Pacific Mexico III. Cryptonemiales. Corallinales, subfamily Melobesioideae. *Pacific Naturalist* 281:1-125.

Dawson, E. Y. 1961a. A guide to the literature and distribution of Pacific benthic algae from Alaska to the Galapagos Islands. *Pacific Science* 15:370-461.

Dawson, E. Y. 1961b. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4. Gigartinales. *Pacific Naturalist* 2:191-341.

Dawson, E. Y. 1962. Marine red algae of Pacific México Part 7. Ceramiales; Ceramiales, Delesseriaceae. *Allan Hancock Pacific Expeditions* 26:1-27.

Dawson, E. Y. 1963a. Marine red algae of Pacific México Part 6. Rhodymeniales. *Nova Hedwigia* 5:437-476.

Dawson, E. Y. 1963b. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae. *Nova Hedwigia* 6:437-476.

Dreckmann, K. M., F. F. Pedroche y A. Senties-Granados. 1990. Lista florística de las algas marinas bentónicas de la costa norte de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 50:19-42.

Dreckmann, K. M., A. Senties, F. F. Pedroche y M. Callejas. 2006.

- Diagnostico florístico de la ficología marina bentónica en Chiapas. *Hidrobiológica* 16:147-158.
- Feldmann, J. 1937. Recherches sur la vegetation marine de la Méditerranée. La Cote des Alberes. *Revue Algologique* 10:1-339.
- García, E. 1980. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 246 p.
- Guiry, M. D y W. D. Guiry. 2011. *AlgaeBase* version 4.2. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; última consulta: 10.X.2011.
- Hollenberg, G. J. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. The genus *Polysiphonia*. *Pacific Naturalist* 2:345-375.
- León-Álvarez, D. y J. González-González. 1993. Algas costrosas del Pacífico tropical. In *Biodiversidad marina y costera de México*, S. I. Salazar Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México, D. F. p. 456-474.
- Littler, M. M., D. S. Littler y P. R. Taylor. 1983. Evolutionary strategies in a tropical barrier reef system: functional form groups of macroalgae. *Journal of Phycology* 19:229-237.
- López, N., D. Rodríguez, C. Candelaria-Silva y J. González-González. 2000. Subtidal macroalgal communities in Acapulco and Zihuatanejo, México. In *Aquatic ecosystems of Mexico. Status and scopes*, M. Munawar, S. G. Lawrence, I. F. Munawar y D. F. Malley (eds.). Backhuys, Leiden. p. 335-352.
- López, N., D. Rodríguez y C. Candelaria-Silva. 2004. Intraspecific morphological variation in turf-forming algal species. *Universidad y Ciencia. Número Especial* 1:7-15.
- Magalhães-Lucio, A. y J. M. de Castro-Nunes. 2002. Aportación al conocimiento fenológico de las rodofíceas marinas de la playa del Guarajuba (Camaçari, Bahía) Brasil. *Botanica Complutensis* 26:17-34.
- Mateo-Cid, L. E. y A. C. Mendoza-González. 1991. Algas marinas bentónicas de la costa del estado de Colima, México. *Acta Botanica Mexicana* 13:9-30.
- Mateo-Cid, L. E. y A. C. Mendoza-González. 1992. Algas marinas bentónicas de la costa sur de Nayarit, México. *Acta Botanica Mexicana* 20:13-28.
- Mateo-Cid, L. E. y A. C. Mendoza-González. 2002 [2001]. Algas marinas bentónicas de la costa de Oaxaca, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 47:11-23.
- Mendoza-González, A. C. y L. E. Mateo-Cid. 1998. Avance de un estudio sobre las macroalgas marinas de Guerrero y Oaxaca. *Ciencia y Mar* 4:15-29.
- Mendoza-González, A. C., L. E. Mateo-Cid y C. Galicia-García. 2011. Integración florística de las algas marinas de la costa sur de Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:19-49.
- Menezes-de Széchy, M. T. y A. D. Faria-de Sá. 2008. Variación sazonal do epifitismo por macroalgas em uma população de *Sargassum vulgare* C. Agardh (Phaeophyceae, Fucales) da Bahia da Ilha Grande, Rio de Janeiro. *Oecologia Brasileira* 12: 299-314.
- Montañés, M. A., J. Reyes y M. Sansón. 2003. La comunidad de epífitos de *Zonaria tournefortii* en el norte de Tenerife (Islas Canarias); análisis florístico y comentarios sobre su epifauna. *Vieraea* 31: 121-132.
- Norris, J. N. 2010. Marine algae of the northern Gulf of California: Chlorophyta and Phaeophyceae. *Smithsonian Contributions to Botany* 94:1-276.
- Norris, J. N. y H. W. Johansen. 1981. Articulated coralline algae of the Gulf of California, México. I. *Amphiroa* Lamouroux. *Smithsonian Contributions to the Marine Sciences* 9:1-29.
- Pacheco-Ruiz I., J. A. Zertuche-González, A. Chee-Barragán y E. Arroyo-Ortega. 2002. Biomass and potential commercial utilization of *Ulva lactuca* (Chlorophyta, Ulvaceae) beds along the North West coast of the Gulf of California. *Phycologia* 41:199-201.
- Pedroche, F. F., P. C. Silva y M. Chacana. 2002. El género *Codium* (Codiaceae, Chlorophyta) en el Pacífico de México. In *Monografías ficológicas*, A. Senties y K. M. Dreckmann (eds.). Universidad Autónoma Metropolitana- Iztapalapa/ Red Latinoamericana de Botánica, México, D.F. p. 11-74.
- Pedroche, F. F., P. C. Silva, L. E. Aguilar-Rosas, K. M. Dreckmann y R. Aguilar-Rosas. 2005. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. I. Chlorophycota. México, D.F. Universidad Autónoma Metropolitana/ Universidad Autónoma de Baja California/ University of California, México, D. F. 135 p.
- Pedroche, F. F., P. C. Silva, L. E. Aguilar-Rosas, K. M. Dreckmann y R. Aguilar-Rosas. 2008. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. II. Phaeophycota. México, D.F. Universidad Autónoma Metropolitana/ Universidad Autónoma de Baja California/ University of California, México, D.F. 146 p.
- Perevochtchikova, M. y F. García-Jiménez. 2006. Análisis cualitativo de la red hidrométrica actual del estado de Guerrero, México. *Investigaciones Geográficas, Universidad Nacional Autónoma de México* 61:24-37.
- Riosmena-Rodríguez, R. y D. A. Siqueiros-Beltrones. 1996. Taxonomy of the genus *Amphiroa* (Corallinales, Rhodophyta) in the southern Baja California Peninsula, Mexico. *Phycologia* 32:135-147.
- Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa y P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bentónicos, presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología* 15:73-96.
- Santelices, B. 1977. Ecología de las algas marinas bentónicas. Universidad Católica de Chile, Santiago de Chile. 384 p.

- Serviere-Zaragoza, E., J. González-González y D. Rodríguez. 1993. Ficoflora de la región de Bahía Banderas, Jalisco-Nayarit. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Centro de Investigaciones de Quintana Roo, México. p. 475-485.
- Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditions to the Galapagos Islands Allan Hancock Pacific Expeditions. 12:1-528.
- Wynne, M. J. 2011. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. *Nova Hedwigia Beiheft* 129:152 p.

Apéndice. Algas marinas bentónicas de la costa Occidental de Guerrero (clave para las abreviaturas y símbolos, al final del Apéndice).

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|---------------------------------------------------------------------------------------|-------------|------|----|---|------|------|------|---------|-------|-------|------|---------|------------------|------|----------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| CYANOBACTERIA | | | | | | | | | | | | | | | |
| Clase Cyanophyceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Oscillatoriales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Oscillatoriaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 1. <i>Blennothrixlyngbyacea</i> (Kützing) | L1 S | L1 S | S | S | L1 S | L1 S | L1 S | Hm | Hm | I | Ex | R Epi | 35 36 109 157 | | 16818 17635 18353 |
| Anagnostidis etKomárek | | | | | | | | | | | | | | | 19459 |
| 2. <i>Lyngbyaconfervoides</i> C. Agardh ex Gomont | | | | | | S | | | Hm | I | P | R | | | |
| Schizotrichaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 3. <i>Trichocoleustenerrimus</i> (Gomont) | | | | | | S | | | Ve | I | P | Epi | 72 | NRG | 17633 |
| Anagnostidis | | | | | | | | | | | | | | | |
| Pseudanabenaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 4. <i>Leptolyngbyafragilis</i> (Gomont) | | S | S | | | S | | | Ve | I | P | Epi | 90 109 147 | NRG | 15969 19432 |
| Anagnostidis et Komárek | | | | | | | | | | | | | | | |
| 5. <i>Spirulinasubsalsal</i> Örstedt ex Gomont | S | | | | | L1 S | | Ve | Ve | I | P | Epi | 35 37 39 | NRG | 18919 |
| Orden Chroococcales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Hydrococcaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 6. <i>Pleurocapsaentophysaloides</i> Setchell et N.L. Gardner | | | | | | S | S | | Ve | I | P | Epi | 39 | NRG | GRO-10-A/01 |
| Microcystaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 7. <i>Microcystiszanardinii</i> (Hauck) P.Silva | S | | L1 | | | | | Ve | Ve | I | P | Epi | 40 124 | | 19026 |
| Dermocarpellaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 8. <i>Cyanocystisolivacea</i> (Reinsch) | | | S | | | S | | | Ve | I | P | Epi | 79 109 | NRG | MC-09-A |
| Komárek et Anagnostidis | | | | | | | | | | | | | | | |
| 9. <i>Dermocarpacervata</i> (Setchell et Gardner) Pham-HoàngHô | | | | S | | L1 | S | Ve | Ve | I | P | Epi | 39 85 | | 19457 |
| 10. <i>D. cladophorae</i> (Tilden) P. Silva | | | S | | | L1 | | Ve | Ve | I | P | Epi | 55 88 | NRG | MC-09-B |
| Xenococcaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 11. <i>Myxosarcinagloeocapsoides</i> (Setchell et N. Gardner) Komárek et Anagnostidis | | | S | | | S | | | Ve | I | P | Epi | 96 98 109 | NRG | 19058 |

| Localidades | | | | | | | | | |
|-------------------------------------------------------------------------------|------|---|---|------|------|------|------|---------|----------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas |
| | | | | | | | | | Nivel |
| | | | | | | | | | Modo |
| | | | | | | | | | Hábitat |
| | | | | | | | | | Epifita de |
| | | | | | | | | | Obs. |
| | | | | | | | | | Número en ENCB |
| 12. <i>Xenococcus pyramiformis</i> Setchell et N.L. Gardner | | | | | | S | | | Ve |
| 13. <i>Xenotholoseri</i> (Hansgig) M. Gold-Morgan, G. Montejano et J. Komárek | | | S | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 35 118 |
| | | | | | | | | | MC-09-C |
| | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 66 |
| | | | | | | | | | 19456 |
| | | | | | | | | | |
| Entophysalidaceae | | | | | | | | | |
| 14. <i>Entophysalis conferta</i> (Kützing) F.E. Drouet et W.A. Daily | L1 S | | | L1 S | | L1 S | L1 S | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 35 91 |
| | | | | | | | | | 149 150 |
| | | | | | | | | | NRG |
| 15. <i>Placomaniolaceum</i> Setchell et N.L. Gardner | | | | | | L1 S | | Ve | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| | | | | | | | | | R |
| | | | | | | | | | NRG |
| | | | | | | | | | GRO-08-01 |
| | | | | | | | | | |
| Orden Nostocales | | | | | | | | | |
| Hapalosiphonaceae | | | | | | | | | |
| 16. <i>Mastigocoleus testarum</i> Lagerheim ex Bornet et Falhault | | | S | | | S | | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 35 84 |
| | | | | | | | | | NRG |
| | | | | | | | | | MC-09-L |
| | | | | | | | | | |
| Orden Synechococcales | | | | | | | | | |
| Chamaesiphonaceae | | | | | | | | | |
| 17. <i>Chamaechaetoceros</i> (Saunders) Komárek et Anagnostidis | | | S | | | S | | Go | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 36 39 |
| | | | | | | | | | NRG |
| | | | | | | | | | 18353 |
| | | | | | | | | | |
| RHODOPHYTA | | | | | | | | | |
| Clase Stylonematophyceae | | | | | | | | | |
| Orden Stylonematales | | | | | | | | | |
| Stylonemataceae | | | | | | | | | |
| 18. <i>Chroodactylonornatum</i> (C. Agardh) Basson | L1 S | | | | | L1 S | S | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 35 147 |
| | | | | | | | | | 17620 19005 |
| 19. <i>Stylonema alsidii</i> Zanardini K.M. Drew | L1 S | | | | | L1 S | S | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 87 147 |
| | | | | | | | | | 17620 19005 |
| | | | | | | | | | |
| Clase Compsopogonophyceae | | | | | | | | | |
| Orden Erythropeltidales | | | | | | | | | |
| Erythrotrichiaceae | | | | | | | | | |
| 20. <i>Erythrotrichiaceae</i> (Dillwyn) J. Agardh | L1 S | S | | L1 S | | L1 S | S | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 35 55 87 |
| | | | | | | | | | 149 157 |
| | | | | | | | | | NRG |
| 21. <i>E. porphyroides</i> N.L. Gardner | | S | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 147 |
| | | | | | | | | | 19439 |
| 22. <i>Sahlingia subintegra</i> (Rosenvinge) P. Kormann | L1 | | S | L1 | L1 S | L1 S | S | Ve | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | Epi |
| | | | | | | | | | 147 149 |
| | | | | | | | | | 17619 19487 |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|----------------------------------------------------------------------|-------------|----|---------|----|------|------|----|---------|-------|-------|------|---------|------------------|------|----------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| Clase Bangiophyceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Bangiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Bangiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 23. <i>Bangia fusco-purpurea</i> (Dillwyn) Lyngbye | | | Ll S | | | | Ve | | ♀ | I | P | Epi | 147 | | 19156 |
| Clase Florideophyceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Acrochaetales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Acrochaetiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 24. <i>Acrochaetium hancockii</i> (E.Y. Dawson) Papenfuss | | | Ll S | | | | Mn | | Mn | I | P | Epi | 35 | NRG | 18797 |
| 25. <i>A. microscopium</i> (Nägeli ex Kützinger) Nägeli | Ll S | | | | | S | Ve | | Mn | I | P | Epi | 40 55 149 150 | NRG | 15979 |
| 26. <i>A. pacificum</i> Kylin | | | Ll | S | | | Mn | | Mn | I | Ex P | Epi | 35 | | MC-09-F |
| Colaconemataceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 27. <i>Colaconemadaviesii</i> (Dillwyn) Stegenga | | | Ll S | | | | Mn | | Mn | I | P | Epi | 118 | | |
| 28. <i>C. pectinatum</i> (Kylin) J.T.Harper & G.W.Saunders | | | Ll S | | | | Mn | | Mn | I | P | Epi | 35 | NRG | 18631 |
| 29. <i>C. rhizoideum</i> (K.M.Drew) P.W.Gabrielson | | | | | | Ll S | Mn | | Mn | I | P | Epi | 147 153 157 | NRG | 19000 |
| 30. <i>C. savianum</i> (Meneghini) R. Nielsen | Ll | Ll | | Ll | | S | Mn | | Mn | I | Ex | Epi | 36 134 156 | | 18778 19454 |
| Orden Corallinales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Haplidiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 31. <i>Leptophytum microsporium</i> (Foslie) Athanasiadis et Adey | | | | S | | | | | ♂ | I | P | Epi | rm | NRG | 19444 |
| 32. <i>Melobesia membranacea</i> (Esper) Lamouroux | | | S | | | S | | | ♂♀Te | I | P | Epi | 147 | | 18742 19005 |
| 33. <i>Mesophyllum crassiusculum</i> (Foslie) Lebednik | | | | | Ll S | Ll S | Bi | | Bi | S | P | R | | | 19197 |
| 34. <i>Phymatolithon lenormandii</i> (J.E. Areschoug) W.H. Adey | Ll | | | | | | ♂ | | | I | P | R | | NRG | 19443 |

| Localidades | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------------------------------------------------------|------|------|------|------|------|------|--------|---------|---------|-------|------|---------|-----------------|------|-------------------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epífita de | Obs. | Número en ENCB |
| Corallinaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 35. <i>Amphiroa beauvoisii</i> J. V. Lamouroux | L1 S | L1 S | L1 S | L1 | L1 S | L1 S | S | Te | Te | I | Ex | R | | | 18793 18797 18919 |
| 36. <i>A. misakiensis</i> Yendo | L1 S | | L1 S | L1 | L1 | L1 S | S | Te | Te | I | Ex | R | | | 18353 18778 18801 |
| 37. <i>Hydrolithon farinosum</i> (J.V. Lamouroux) D. L. Penrose et Y.M. Chamberlain | S | | | | S | | | | Te | I | P | Epi | 94 134 | | 19416 |
| 38. <i>H. samoëense</i> (Foslie) Keats et Y.M. Chamberlain | S | | L1 | | | | | Te | Te | I | P | R | | | 18810 |
| 39. <i>Jania. pacifica</i> J. E. Areschough | L1 | | L1 S | L1 | L1 | S | | Te | Te ♂ | I | P | Epi | | | 18781 19029 |
| 40. <i>J. tenella</i> (Linnaeus) J. V. Lamouroux | L1 S | | L1 S | L1 | L1 S | L1 S | S | Te | Te | I | Ex | R Epi | 118 | | 17933 18776 18744 19026 |
| 41. <i>J. unguata</i> f. <i>brevior</i> (Yendo) Yendo | | | S | | | | | | Te | I | Ex | R | | | 15782 |
| 42. <i>Liophyllum corallinae</i> (P. Crouan et H. Crouan) Heydrich | L1 S | S | L1 S | L1 S | S | | | Te | Te | I S | P | R | Pm | | 19422 19448 19452 |
| 43. <i>L. pustulatum</i> (J.V. Lamouroux) Foslie | | L1 | | | L1 S | S | Te ♂ ♀ | Te, ♂ ♀ | Te, ♂ ♀ | I | P | Epi | 102 109 117 147 | NRG | 18708 19253 |
| 44. <i>L. strictaeforme</i> (J. E. Areschoug) Hauck | | | L1 S | L1 | | | | Te | Te | I | P | R | | | 19446 |
| 45. <i>Neogoniolithon trichotomum</i> (Heydrich) Setchell et Mason | | | S | S | L1 S | | | Te | Te | I | P | R | | | 19453 |
| 46. <i>Pneophyllum conicum</i> (E.Y. Dawson) Keats, Y.M. Chamberlain et Baba | L1 S | | | | L1 | | | Te | Te | I S | Ex P | R | | NRG | 19417 19450 19451 |
| 47. <i>P. fragile</i> Kützting | | | | | L1 | | | Te | Te | I | P | Epi | 161 | | 17231 |
| 48. <i>Spongites decipiens</i> (Foslie) Y.M. Chamberlain | L1 | | S | | | | Te ♀ | Te ♀ | Te | I | P | R | | | 19455 |
| 49. <i>S. yendoii</i> (Foslie) Y.M. Chamberlain | L1 | | | | | | ♀ | | | I | Ex | R | | NRG | 19499 |
| Orden Nemaliales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Liagoraceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 50. <i>Tricleocarpacylindrica</i> (J. Ellis et Solander) Huisman et Borowitzka | S | | | | L1 S | L1 S | L1 S | ♂ | ♂ | I S | P Ex | R | | | 18771 18921 |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|-------------------------------------------------------------------|-------------|------|----|----|----|------|--------|---------|-------|-------|-------|------------------|------------|------|---------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| 51. <i>Dermonemavirens</i> (J. Agardh) Pedrocheet Ávila Ortiz | L1 S | L1 S | L1 | L1 | | L1 S | ♀ ♂ | ♂ ♀ | I | Ex | R | | | | 168421695918147 |
| 52. <i>Izziellaorientalis</i> (J. Agardh) Huisman et Borowitza | | | | | L1 | L1 S | ♂ ♀ | ♂ ♀ | I | Ex | R | | | | 17002 17003 1701619002 |
| Orden Bonnemaisoniales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Bonnemaisoniaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 53. <i>Asparagopsistaxiformis</i> (Delile) Trevisan | | | | | | L1 S | Te | Te | I | P | R Epi | 35 | | | 18919 |
| Orden Ceramiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ceramiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 54. <i>Antithamionella breviramosa</i> (E.Y. Dawson) Wollaston | | S | L1 | | | S | Te | ♂ ♀ Te | I | P | Epi | 35 90 106 109 | | | 18815 19460 |
| 55. <i>Centrocerasgasparrinii</i> Kützting | L1 | L1 | S | S | L1 | L1 S | Te ♀ | Te | I | P | R | | NRG | | 167381697118788 |
| 56. <i>Ceramiumaffinne</i> Setchell et N. L. Gardner | | | | L1 | | S | Te | Te | I | P | Epi | 85 149 | | | 16971 |
| 57. <i>C. camouii</i> Setchell et N. L. Gardner | S | | | S | | L1 S | Te | ♂ ♀ Te | I | P | Epi | 109 147 157 | | | 17620 |
| 58. <i>C. caudatum</i> Setchell et N. L. Gardner | | | | L1 | | L1 | ♀ | | I | P | Epi | 52 116 | | | 15976 |
| 59. <i>C. clarionense</i> Setchell et N. L. Gardner | | | | | | L1 | Te | Te | I | P | Epi | 35 118 | NRG | | 19066 |
| 60. <i>C. equisetoides</i> E. Y. Dawson | | | S | | | S | | Ve | I | P | Epi | 35 90 | | | 19005 |
| 61. <i>C. hamatispinum</i> E. Y. Dawson | S | S | S | | | S | | Te | I | P | Epi | 35 107 | NRG | | 19480 19484 |
| 62. <i>C. monacanthum</i> J. Agardh | | | | S | | | | Te | I | P | Epi | 159 | NRG | | 16791 |
| 63. <i>C. procumbens</i> Setchell et N. L. Gardner | | | L1 | | | | ♂ ♀ | Te | I | P | Epi | 35 | NRG | | 16148 |
| 64. <i>C. sinicola</i> Setchell et N. L. Gardner | S | S | S | | | L1 S | ♂ ♀ Te | Te | I | P | Epi | 35 107 134 | | | 19053 |
| 65. <i>C. zacae</i> Setchell et N. L. Gardner | | | L1 | S | | | Te | ♀ Te | I | Ex | Epi | 107 | NRG | | 16838 |

| Localidades | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------------------------------------------|------|---|------|------|------|------|---|---------|-------|-------|------|---------|--------------|------|-----------------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
| 66. <i>Gayliellaflaccida</i> (Harvey) T. O. Cho et L. J. McIvor | L1 S | S | L1 S | L1 | L1 | L1 S | S | ♂♀Te | ♂♀Te | I | P | R Epi | 35 40 87 116 | | 159781979018781 19455 |
| 67. <i>G. fimbriata</i> (Setchell et N. L. Gardner) T.O.Cho et S. M. Boo | | | | | | L1 S | | Te | Te♂ | I | P | Epi | 99 | | 17538 |
| 68. <i>G.taylorii</i> (E. Y. Dawson) T.O. Cho et S. M. Boo | L1 | S | | L1 S | | L1 S | S | Te♂ | Te | I | P | Epi | 35 87 118 | | 18919 |
| Wrangeliaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 69. <i>Anotrichiumtenue</i> (C. Agardh) Nägeli | | S | L1 S | L1 | L1 | L1 S | | ♂♀Te | Te | I | Ex | R Epi | 35 | | 18604 19456 |
| 70. <i>Griffithsiapacifica</i> Kylin | | | | | | L1 S | S | Te | Te | I | Ex | R | | | 17877 |
| 71. <i>Pleonosporiumglobuliferum</i> Levring | | | | | | | S | | Po | I | P | Epi | 109 | | 16972 |
| 72. <i>P. mexicanum</i> E. Y. Dawson | | | | | L1 | L1 S | S | Po | ♂♀Po | I | Ex | Epi R | 35 | | 17633 |
| 73. <i>P. rhizoideum</i> E. Y. Dawson | | | | L1 | L1 | | S | Po | Po | I | Ex | P | | | 16794 |
| Delesseriaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 74. <i>Taeniomaperpusillum</i> (J. Agardh) J. Agardh | | | L1 | L1 | | | | Te | | I | Ex | R | | NRG | 15975 16196 |
| Dasyaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 75. <i>Dasyasinicolavar.abysicola</i> (E. Y. Dawson) E. Y. Dawson | | | | | L1 S | | | Ve | Te | I | Ex | R | | | 17888 |
| 76. <i>Heterosiphoniacrispellavar. laxa</i> (Borgesen) M.J. Wynne | L1 | | | | | | | Te | | I | Ex | Epi | 87 | NRG | 15983 |
| Rhodomelaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 77. <i>Bostrychiamoritziana</i> (Sonderex Kützing) J. Agardh | | | L1 | | | | | Te | | I | P | Epi | rm | NRG | 19431 |
| 78. <i>Chondriaarcuata</i> Hollenberg | | | | L1 | | | | Te | | I | P | R | | | RH-08-A |
| 79. <i>Ch. repens</i> Borgesen | | | | | | S | | | Te | I | P | Epi | 118 | NRG | 19483 |
| 80. <i>Herposiphoniasecunda</i> f. <i>tenella</i> (C. Agardh) M.J.Wynne | S | | | | | L1 S | | Te | Te | I | P | Epi | 154 157 | | RH-09-A |
| 81. <i>H. subdisticha</i> Okamura | | S | L1 S | | | L1 S | | Te | Te♂ | I | P | Epi | 35 36 | NRG | 18788 |
| 82. <i>Laurenciahancockii</i> E. Y. Dawson | | | | | | S | | | Te | I | P | R Epi | 35 | | 17559 |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|------------------------------------------------------------------------------|-------------|----|----|----|------|------|------|---------|--------|-------|------|---------|------------|------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| 83. <i>L. lajolla</i> E. Y. Dawson | | | LI | | LI S | | | Te | ♀ Te | I | P | R | | | 15982 |
| 84. <i>Neosiphonia simplex</i> (Hollenberg) Skelton et G.R. South | | | S | | | LI S | | Te | ♂ ♀ | I | P | Epi R | 35 | pm | RH-08-C |
| 85. <i>N. sphaerocarpa</i> (Borgesen) M.S. Kim et I.K. Lee | | | S | LI | | LI | | ♂ ♀ Te | Te ♀ | I | Ex | R | | | 16971 19482 |
| 86. <i>Polysiphonia scopolorum</i> var. <i>villum</i> (J. Agardh) Hollenberg | LI S | | | | | | | Te | Te | I | P | R | | | RH-09-E |
| 87. <i>P. sertularioides</i> (Grateloup) J. Agardh | LI S | | | S | LI S | | | Te | Te ♀ ♂ | I | P | R | | | 15983 16970 |
| 88. <i>Taylorielladieturus</i> (J. Agardh) Kylin | LI S | S | S | LI | LI S | LI S | LI S | Te | Te ♀ | I | P | R | | | 16966 16969 17560 |
| Orden Gelidiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Gelidiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 89. <i>Gelidium crinale</i> (Turner) J.V. Lamouroux | | | S | | | LI S | | Te | Te | I | P | R | | | RH-10-F |
| 90. <i>G. pusillum</i> (Stackhouse) Le Jolis | | LI | LI | LI | LI S | LI S | | Te | Te | I | Ex | R | | | 15969 15970 |
| Pterocladaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 91. <i>Pterocladia caerulea</i> (Kützinger) Santelices | | | | | S | | | | Te | I | Ex | R | | | RH-09-M |
| Orden Peyssonneliales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Peyssonneliaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 92. <i>Cruoriella fissurata</i> E.Y. Dawson | LI | | | | | LI S | | Te | Te | I | Ex | R | | NRG | 18254 |
| 93. <i>Peyssonnelia hancockii</i> (E. Y. Dawson) Denizot | | | | | S | | | | Te | I | Ex | R | | NRG | RH-07-C |
| 94. <i>P. mexicana</i> E. Y. Dawson | | LI | LI | | | LI S | | Te | ♀ | I | Ex | R | | | 18655 18784 |
| 95. <i>P. orientalis</i> (Weber-van Bosse) Cormaciet G. Furnari | | | S | LI | LI S | LI S | | Te | Te | I | Ex | R | | | 18798 18786 |
| Orden Hildenbrandiales | | | | | | | | | | | | | | | |

| Localidades | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------------------------------------|------|----|------|----|------|------|------|---------|-------|-------|------|---------|------------|------|-------------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epífita de | Obs. | Número en ENCB |
| 96. <i>Hildenbrandiarubra</i> (Sommerfelt) Meneghini | | | | | | Ll | | Te | | I | Ex | R | | | 19472 |
| Orden Gigartinales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cystocloniaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 97. <i>Hypnea johnstonii</i> Setchell et N. L. Gardner | | | S | | | Ll S | Ll S | Te S | Te | I | Ex | R | | | 19058 |
| 98. <i>H. pannosa</i> J. Agardh | Ll S | | Ll S | Ll | Ll S | Ll S | S | Te | Te | I | Ex | R | | | 159711684517536 |
| 99. <i>H. spinella</i> (C. Agardh) Kützinger | Ll | | Ll S | Ll | Ll | Ll S | Ll S | Te | Te | I | Ex | R | | | 15972 16844 17538 |
| Phylloporaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 100. <i>Gymnogongrus crustiforme</i> E. Y. Dawson | Ll | | | | | | | ♀ | | I | Ex | R | | | RH-00-A |
| 101. <i>G. johnstonii</i> (Setchell et N. L. Gardner) E. Y. Dawson | Ll S | S | Ll S | Ll | Ll | Ll S | S | ♀ | ♀ | I | Ex | R | | | 16960 16961 16963 |
| Orden Gracilariiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Gracilariaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 102. <i>Gracilariacrispata</i> Setchell et N. L. Gardner | | Ll | | | | Ll S | S | Te ♀ | Te ♀ | I | P | R | | | 16182 |
| 103. <i>G. pachydermatica</i> Setchell et N. L. Gardner | | | | | | Ll S | S | Te ♀ | ♀ Te | I | Ex | R | NRG | | 19435 19436 |
| Orden Halymeniales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Halymeniaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 104. <i>Grateloupiadoryphora</i> (Montagne) M. Howe | | | | | | S | S | | Te ♀ | I | Ex | R | NRG | | RH-10-G |
| 105. <i>G. flicina</i> (J. V. Lamouroux) C. Agardh. | | | Ll | | | S | | ♀ | Te | I | Ex | R | | | 1769719478 |
| 106. <i>G. huertana</i> Mateo-Cid, Mendoza-González et Gavio | S | | | Ll | Ll S | Ll S | | Te | Te | I | Ex | R | | | 16839 1684017497 |
| 107. <i>G. versicolor</i> (J. Agardh) J. Agardh | S | S | Ll | Ll | | | | Te ♀ | Te | I | Ex | R | | | 1676016838 |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|-------------------------------------------------------------------------------|-------------|------|---------|---------|----|------|------|-------|-------|------|---------|------------|-----------|------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | |
| 108. <i>Champiaparvula</i> (C. Agardh) Harvey | | | | Ll S | | | Ve | Te | I | P | Epi | 35 | | 15974 |
| Lomentariaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| 109. <i>Ceratodictyon variabile</i> (J. Agardh) R.E. Norris | Ll | Ll | | Ll S | | Ll S | Ll S | Te | I | P | R | | | 1597316972 19470 |
| Rhodymeniaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| 110. <i>Halichrysis irregularis</i> (Kützinger) A.J.K. Millar | | | S | | | Ll S | Te | Te | I | Ex | R | | pm NRG | 18999 |
| HETEROCONTOPHYTA | | | | | | | | | | | | | | |
| Clase Xanthophyceae | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Vaucheriales | | | | | | | | | | | | | | |
| 111. <i>Vaucheria velutina</i> C. Agardh | | | | Ll | | | ♀ ♂ | | I | P | Epi | rm | | 15984 |
| Clase Phaeophyceae | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Dictyotales | | | | | | | | | | | | | | |
| Dictyotaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| 112. <i>Dictyota crenulata</i> J. Agardh | | | Ll S | | | Ll S | Ll S | ♀ ♂ | I | P | R | | | 19461 19485 |
| 113. <i>D. dichotoma</i> (Hudson) J.V. Lamouroux | | | Ll S | Ll | | | Ve | Esp | I | P | R | | | PH-10-H |
| 114. <i>D. friabilis</i> Setchell | | | S | Ll S | | | Ve | Esp | I | Ex | Epi R | 38 | NRG | 16928 19479 |
| 115. <i>D. implexa</i> (Desfontaines) J. V. Lamouroux | | | Ll | S | Ll | | Esp | Esp | I | P | R | | NRG | 16937 |
| 116. <i>Lobophora variegata</i> (J. V. Lamouroux) Womersley ex E. C. Oliveira | | | Ll S | | | Ll S | Esp | ♀ | I | Ex | R | | | 16955 |
| 117. <i>Padinacrispata</i> Thivy | | Ll S | | Ll | Ll | Ll S | Esp | Esp | I | P | R | | | 169401850018956 |
| 118. <i>P. durvillae</i> Bory de Saint Vincent | | S | Ll S | | | Ll S | Esp | Esp | I | P | R | | | 19066 19466 |

| Localidades | | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------------------------------------------------|------|------|----|----|----|------|---|---------|-------|-------|------|---------|----------------|------|----------------------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
| 119. <i>P. mexicana</i> E. Y. Dawson | | Ll | Ll | Ll | Ll | | | Esp | Esp | I | Ex | R | | | 16933 16956 19489 |
| 120. <i>Spatoglossum howellii</i> Setchell et N. L. Gardner | | S | | S | | Ll S | S | Ve | Esp | I | Ex | R | | NRG | 19081 19463 19464 |
| Orden Ralfsiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ralfsiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 121. <i>Ralfsia confusa</i> Hollenberg | | | | | | Ll | | Un | | I | P | R | | pm | 19474 |
| 122. <i>R. hancockii</i> E.Y. Dawson | | S | S | | Ll | Ll S | | Un | Un | I | Ex | R | pm | | 18806 |
| Orden Sphacelariales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Sphacelariaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 123. <i>Sphacelariarigidula</i> Kützing | Ll | | S | | | | | Pp | Pp | I | P | R Epi | 134 | | 19053 |
| 124. <i>S. tribuloides</i> Meneghini | | | | Ll | | Ll | | Pp | | I | P | R | | | 18456 |
| Orden Scytothamiales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Scytothamnaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 125. <i>Asteronema breviariculatum</i> (J. Agardh) Ouriques et Bouzon | Ll S | Ll S | Ll | Ll | | Ll S | | Plu | Plu | I | Ex P | R Epi | 133 | | 16836 17545 17641 17642 |
| Orden Ectocarpales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Acinetosporaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 126. <i>Feldmanniaparadoxa</i> var. <i>cylindrica</i> (Saunders) Kim et Lee | | | S | | | S | S | | Plu | I | P | Epi | 110 156 157 | NRG | 18999 |
| 127. <i>Hincksiamitchelliae</i> (Harvey) P.C. Silva | | | | Ll | | | | Plu | | I | P | R | | NRG | 16831 |
| Chordariaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 128. <i>Hecatonemastrebionematoides</i> (Setchell et N.L. Gardner) Loiseaux | | | S | | | Ll | | Plu | Plu | I | P | Epi | 51 118 135 | NRG | 19059 |
| 129. <i>Myrionemastrangulans</i> Greville | | | S | | | | | | Plu | I | P | R Epi | 118 | NRM | 19066 |
| Ectocarpaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 130. <i>Ectocarpus commensalis</i> Setchell et N. L. Gardner | | | | | S | | | | Plu | I | P | Epi | 121 | NRG | 16830 |
| 131. <i>E. flagelliformis</i> Kützing | | S | | | | | S | | Plu | I | Ex | R | | NRG | PH-07-D |
| 132. <i>E. siliculosus</i> (Dillwynn) Lyngbye | Ll S | Ll | Ll | | | Ll S | S | Plu | Plu | I | P | R Epi | 99 | NRG | 15986 17542 18872 |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epífita de | Obs. | Número en ENCB |
|-----------------------------------------------------------------------|-------------|------|------|----|------|------|------|---------|-------|-------|------|---------|-------------------------|------|----------------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| Orden Scytosiphonales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Chnoosporaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 133. <i>Chnoospora minima</i> (Hering) Papenfuss | L1 S | L1 S | L1 S | L1 | L1 S | L1 S | L1 S | L1 | Ve | I | Ex | R | | | 168241682517713 17714 |
| Orden Fucales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Sargassaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 134. <i>Sargassum howellii</i> Setchell | S | | L1 S | L1 | L1 | L1 S | L1 S | ♀♂ | ♀♂ | I | Ex | R | | | 1690717600 19053 |
| 135. <i>S. liebmanii</i> J. Agardh | | | L1 S | L1 | L1 | L1 S | L1 S | ♀♂ | ♀♂ | I | Ex | R | | | 1690817530 |
| CHLOROPHYTA | | | | | | | | | | | | | | | |
| Clase Ulvophyceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden Phaeophilales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Phaeophilaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 136. <i>Phaeophiladendroides</i> (P.L. Crouan et H.M. Crouan) Batters | | L1 S | S | | | L1 S | L1 S | S | Ve | I | P | Epi | 66 72 118 149 156 | NRG | 16886 19006 19454 19484 |
| Orden Ulvales | | | | | | | | | | | | | | | |
| Ulvaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 137. <i>Ulvacompressa</i> Linnaeus | L1 | | L1 | L1 | L1 | | L1 | Ve | Ve | I | P | R | | | 1619517605 17606 |
| 138. <i>U. flexuosa</i> Wulfen | L1 S | L1 | L1 | S | L1 S | | | Ve | Ve | I | Ex | R | | | 15992 |
| 139. <i>U. intestinalis</i> Linnaeus | | | | | L1 | L1 S | | Ve | Ve | I | Ex | R | | | 19065 |
| 140. <i>U. lactuca</i> Linnaeus | | S | | | | S | S | Ve | Ve | I | Ex | R | | | 18873 |
| 141. <i>U. rigida</i> C. Agardh | L1 S | L1 S | L1 | L1 | L1 | L1 S | S | Ve | Ve | I | Ex | R | | NRG | 16190 16996 18079 |
| Ulvellaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 142. <i>Acrochaeteramosa</i> (N.L. Gardner) O'Kelly | | | | | S | | | | Esp | I | P | End | 97 | NRM | 19058 |
| 143. <i>A. viridis</i> (Reinke) R. Nielsen | | | S | | S | S | | | Ve | I | P | Epi | 97 144 | NRG | 19058 |

| Localidades | | | | | | | | | |
|--------------------------------------------------------------------|------|------|------|----|----|------|----|---------|----------------|
| Grupo/Especie | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Lluvias | Secas |
| | | | | | | | | | Nivel |
| | | | | | | | | | Modo |
| | | | | | | | | | Hábitat |
| | | | | | | | | | Epifita de |
| | | | | | | | | | Obs. |
| | | | | | | | | | Número en ENCB |
| Orden Cladophorales | | | | | | | | | |
| Boodleaceae | | | | | | | | | |
| 144. <i>Boodleacomposita</i> (Harvey) F.Brand | | | Ll | S | | S | | Sv | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | R |
| | | | | | | | | | NRG |
| 16000 16817 | | | | | | | | | |
| 16973 19486 | | | | | | | | | |
| 145. Cladophoropsis undanensis Reibold | | | | | | | | | |
| 146. <i>Phyllodictyon anastomosans</i> (Harvey) Kraft et M.J.Wynne | | | Ll | | | | | Sv | Sv |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | R |
| | | | | | | | | | NRG |
| GRO-99-59 01 | | | | | | | | | |
| Cladophoraceae | | | | | | | | | |
| 147. <i>Chaetomorpha antennina</i> (Bory de Saint Vincent) Kützing | Ll S | S | Ll | Ll | Ll | Ll S | Ll | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | R |
| 16898 17620 | | | | | | | | | |
| 19005 | | | | | | | | | |
| 15993 | | | | | | | | | |
| 148. Cladophora albidula (Nees) Kützing | | | | | | | | | |
| 149. <i>Cl. prolifera</i> Kützing | | | | S | | S | S | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 17624 | | | | | | | | | |
| 150. Cl. sericea (Hudson) Kützing | | | | | | | | | |
| | | | | Ll | | S | Ll | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 16886 19487 | | | | | | | | | |
| 151. Cl. vagabunda (Linnaeus) van den Hoek | | | | | | | | | |
| | | | | Ll | | | | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| 17623 | | | | | | | | | |
| 152. Rhizoclonium africanum Kützing | | | | | | | | | |
| | Ll S | | | | | S | S | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | R Epi |
| 147 | | | | | | | | | |
| 153. Rh. riparium (Roth) Harvey | | | | | | | | | |
| | Ll | | Ll S | | | | | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 17625 19427 | | | | | | | | | |
| Orden Bryopsidales | | | | | | | | | |
| Bryopsidaceae | | | | | | | | | |
| 154. <i>Bryopsis hypnoides</i> J. V. Lamouroux | Ll | | S | Ll | | | | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| | | | | | | | | | R Epi |
| 16818 | | | | | | | | | |
| 155. B. pennatavar. minor J. Agardh | | | | | | | | | |
| | Ll | | Ll | | | Ll S | | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 15994 15995 | | | | | | | | | |
| 19471 | | | | | | | | | |
| Codiaceae | | | | | | | | | |
| 156. <i>Codium giraffa</i> P. C. Silva | | Ll S | S | Ll | Ll | S | S | Gm | Gm |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 159871799019006 | | | | | | | | | |
| 157. C. isabetae W. R. Taylor | | | | | | | | | |
| | | | | | | Ll S | Ll | Gm | Gm |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | Ex |
| 17631 19000 | | | | | | | | | |
| Caulerpaceae | | | | | | | | | |
| 158. <i>Caulerpa peltata</i> J. V. Lamouroux | | | | S | Ll | Ll S | | Ve | Ve |
| | | | | | | | | | I |
| | | | | | | | | | P |
| 16872 17585 | | | | | | | | | |
| | | | | | | | | | pm |

Apéndice. Continúa.

| Grupo/Especie | Localidades | | | | | | | Lluvias | Secas | Nivel | Modo | Hábitat | Epifita de | Obs. | Número en ENCB |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------|-------|---|-------|-------|-------|----|---------|-------|-------|------|---------|------------|------|-------------------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | | | | | | | | |
| 159. <i>C. sertularioides</i> (S. Gmelin) M. Howe | | L I S | S | L I S | L I | L I S | S | Ve | Ve | I | Ex | Ar | | | 16875 18377 19001 |
| Derbesiaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 160. <i>Derbesia marina</i> (Lyngbye) Solier | L I S | | S | | L I | | Gm | Gm | I | P | | R Epi | 85 116 | | 15997 15998 19490 |
| Halimedaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 161. <i>Halimeda discoidea</i> Decaisne | L I | | | | L I | L I S | Ve | Ve | I Sub | Ex P | | R | | | 17231 18774 19121 |
| Udoteaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 162. <i>Chlorodesmismihildebrandtii</i> A. Gepp et E. S. Gepp | | | S | | L I S | S | Ve | Ve | I | P | | Ar | | | 16002 16761 19462 |
| Polyphysaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 163. <i>Parvocaulisparvulus</i> (Solms-Laubach) S. Berger, U. Fettweiss, S. Gleissberg, L. B. Liddle, U. Richter, H. Sawitsky et G. C. Zuccarello | | | | L I | | | Gm | Gm | I | P | | R | | | 18850 |
| Polyphysaceae | | | | | | | | | | | | | | | |
| 163. <i>Parvocaulisparvulus</i> (Solms-Laubach) S. Berger, U. Fettweiss, S. Gleissberg, L. B. Liddle, U. Richter, H. Sawitsky et G. C. Zuccarello | | | | L I | | | Gm | Gm | I | P | | R | | | 18850 |



A modification to the SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) method provides phylogenetic insights within *Ceratozamia* (Zamiaceae)

Una modificación al método SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) aporta entendimiento filogenético en *Ceratozamia* (Zamiaceae)

Dolores González¹✉ and Andrew P. Vovides²

¹Laboratorio de Sistemática Molecular, Departamento de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C. Km. 2.5 Antigua Carretera a Coatepec 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

²Laboratorio de Biología Evolutiva de Cycadales, Departamento de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A.C. Km. 2.5 Antigua Carretera a Coatepec 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ dolores.gonzalez@inecol.edu.mx

Abstract. Phylogenetic relationships among closely related plant species are still problematic. DNA intergenic regions often are insufficiently variable to provide desired resolution or support. In this study, a modification to the Sequence Characterized Amplified Region (SCAR) method was used to find polymorphic loci for phylogenetic analyses within *Ceratozamia*. RAPD markers were first used to detect variation in 5 species. Then, equal length fragments found in 2 or more species were excised from the gel, purified and digested with frequent cutter restriction enzymes for isolating both ends, which have the same primer site. Digested fragments were sequenced with the RAPD primer. Variable sequences were used to design specific primers for amplifying and sequencing in all species for phylogenetic analyses. Our results confirmed the previously known high genome sequence resemblance within this genus that contrasts with its high morphological variation. Only 7 parsimony informative characters were found with this approach. Nonetheless, the Digested-SCAR (D-SCAR) method provided some phylogenetic insights. Four main clades consistent with distribution ranges of the species were detected. The approach presented here was effective to solve some relationships within the genus and can potentially be implemented in other organisms to find polymorphic loci for phylogenetic studies at any taxonomic level.

Key words: phylogeny, cycads, D-SCAR, molecular markers, RAPD, restriction enzymes, polymorphic loci, parsimony.

Resumen. Las relaciones filogenéticas entre especies de plantas cercanamente relacionadas es aún problemático. Las regiones intergénicas del ADN son a menudo insuficientemente variables para proveer los niveles de resolución y soporte deseados. En este estudio, se usó una modificación al método Sequence Characterized Amplified Region (SCAR) para encontrar loci polimórficos para análisis filogenéticos en *Ceratozamia*. Primero se usaron marcadores RAPD para detectar variación en 5 especies; luego, se cortaron del gel los fragmentos de la misma longitud en 2 o más especies, se purificaron y se digirieron con enzimas de restricción de corte frecuente para aislar las 2 terminaciones que tienen el mismo sitio del oligo. Los fragmentos digeridos se secuenciaron con el oligo usado para los RAPD. Las secuencias variables se usaron para diseñar oligos específicos para amplificar y secuenciar todas las especies para los análisis filogenéticos. Nuestros resultados confirmaron la elevada semejanza del genoma, previamente detectada dentro de este género, que contrasta con su elevada variación morfológica. Sólo 7 caracteres parsimoniosamente informativos se encontraron con esta estrategia. No obstante, el método SCAR-digerido (D-SCAR) aportó entendimiento filogenético adicional. Se detectaron 4 clados principales que son consistentes con el intervalo de distribución de las especies. La estrategia presentada en este trabajo fue efectiva para resolver algunas relaciones dentro del género y potencialmente puede implementarse en otros organismos para encontrar loci polimórficos para estudios filogenéticos a cualquier nivel taxonómico.

Palabras clave: filogenia, cícadas, D-SCAR, marcadores moleculares, RAPD, enzimas de restricción, loci polimórficos, parsimonia.

Introduction

DNA sequence data have played a central role in modern taxonomic studies during the last 2 decades.

This has also provided a seemingly endless number of characters to be used in phylogenetic studies and have allowed comparisons across divergent groups where difficulty in establishing morphological homologies has been encountered. Characters for DNA based analyses have been obtained from all three-plant genomes. Nonetheless,

Recibido: 31 agosto 2011; aceptado: 14 mayo 2012

these data have mostly helped to resolve phylogenetic relationships in higher taxonomic ranks (Soltis and Soltis, 1998) because usually, closely related species have not accumulated a large amount of molecular differences to facilitate phylogenetic resolution. Non-coding regions have been presumed to be more useful at low taxonomic ranks because they are less functionally constrained and have a higher mutation rate, thereby potentially providing more phylogenetically informative characters per unit of sequencing effort (Small et al., 1998). Non-coding regions from chloroplast DNA (cpDNA) and spacers of the nuclear ribosomal DNA (nrDNA) have been, by far, the sequences of choice for phylogenetic studies at the species level (Shaw et al., 2005). However, these sequences are often insufficiently variable to provide desired levels of resolution or support (e.g. Potter et al., 2000; Ekenäs et al., 2007; Kyoda and Setoguchi, 2010). This was the case in a recent study using sequences of non-coding regions from cpDNA and nrDNA (*trnL-F* and ITS) to explore phylogenetic relationships in the Mexican genus *Ceratozamia* Brongn (Zamiaceae, Cycadales). Our results revealed a very low number of informative characters, compared with the number of nucleotides sequenced (González and Vovides, 2002). Low sequence variation for these markers has also been found in studies performed in our laboratory with species of *Dioon* Lindley (Zamiaceae; González et al., 2008) and *Tillandsia* L., (Bromeliaceae; Chew et al., 2010). Surprisingly, the scarce variation detected in non-coding regions contrast with the remarkable morphological variation found among species within each of these genera (Horres et al., 2000; Bogler and Francisco-Ortega, 2004; Barfuss et al., 2005).

The genus *Ceratozamia* to date comprises 22 species, 20 named and 2 new species not formally named yet. However, the number of species is approximate because new species accounts are being published (Pérez-Farrera et al., 2007; Vovides et al., 2008a, 2008b), and there are other *Ceratozamia* populations under investigation that may also be described as new species or undergo nomenclatural changes. This group of cycads presents remarkable morphological variation both within and between species. For example, some *Ceratozamia* species are arborescent with stems up to one meter tall, often leaning or curved and rarely branching. Others are semi-hypogeous and often branching (Norstog and Nicholls, 1997). Leaflet width also varies drastically within the various species of *Ceratozamia*. For instance, variation goes from 3 to 5 mm in *C. norstogii* and *C. zaragozae*, to as much as 90-160 mm in *C. euryphyllidia* (Whitelock, 2004a). Despite this broad morphological variation, species have an extremely stable chromosome number $2n=16$ and karyotype generally $12m + 2sm + 2t$ (Vovides, 1983; Moretti, 1990).

There are several sequence-based methods that have been proposed for phylogenetic inference among closely related species such as amplified fragment length polymorphism (AFLP) and to a lesser extent inter-simple sequence repeat (ISSR), and random amplification of polymorphic DNA (RAPD, Simmons et al., 2007). The AFLP method is based on the selective amplification of genomic restriction fragments by PCR (Vos et al., 1995). The ISSR method involves amplification with a single primer composed of a short microsatellite sequence anchored at the 3' or 5' end by 2 to 4 arbitrary nucleotides (Zietkiewicz et al., 1994). The RAPD method uses a short primer (usually 10 bases) to amplify anonymous stretches of DNA (Williams et al., 1990). However, characters for phylogenetic analyses obtained with these methods have been questioned. For instance, RAPD are quick and easy, but notoriously difficult to replicate, AFLP and RAPD potentially generate co-migrating non-homologous fragments (e.g. Rieseberg, 1996), and presence/absence characters for each allele treat all absences as homologous to one another. Band absence may be caused by a number of different factors such as loss of a primer-annealing site, insertions or deletions in the fragment between the 2 primer sites, or even experimental error. Consequently, it may be unlikely that the absence of bands in 2 individuals arose from an identical ancestral mutation. Therefore, the use of shared band absences for phylogenetic reconstruction may overestimate the relatedness among species.

Recently, a strategy involving the Sequence Characterized Amplified Region (SCAR; Paran and Michelmore, 1993) methodology was proposed to identify DNA sequence loci for species level phylogeny reconstruction (Bailey et al., 2004). These authors assessed variation from a number of non-coding cpDNA sequences and low copy number nuclear gene introns prior to embarking on the SCAR based studies. However, problems encountered for each of these genes prompted them to investigate the RAPD and SCAR based strategy for identifying potentially useful loci. In their paper they described very nicely the pros and cons of this strategy (Bailey et al., 2004; Hughes et al., 2006). Unfortunately, it involves a laborious part of cloning random amplified polymorphic DNA fragments (RAPD) prior to sequencing. The cloning step requires cutting and purifying RAPD fragments, digestion of fragments and vector with restriction enzymes, ligation of fragments and vector, transformation of competent cells, screening transformants for inserts and sequencing inserts for designing specific primers. Therefore, finding an easier and faster method for identifying polymorphic loci would be significant to circumvent the cloning step. Here, the Digested SCAR method (D-SCAR) is described to detect variable loci

suitable for phylogenetic analyses that could be helpful for phylogenetic studies in recently diverged, infra-specific taxa or closely related species, such as in *Ceratozamia*.

Materials and methods

Taxon sampling and digested SCAR. Twenty-three exemplars of *Ceratozamia* representing 19 described species (2 with duplicate) and 1 recently named (with duplicate) were included in this study (Osborne et al., 2006; Vovides et al., 2012; Table 1). We did not include 2 recently described species from Southern Mexico, *C. vovidesii* and *C. chimalapensis* (Pérez-Farrera et al., 2007; Vovides et al., 2008b), due to unavailability of material at the time this research was performed. Genomic DNA of all taxa was extracted from field-documented live plants held at the National Mexican Cycad Collection at the Clavijero Botanic Garden (Instituto de Ecología, Xalapa) according González and Vovides (2002).

Prior to amplification, DNA was purified with Sephadex G50 (Sigma-Aldrich). To detect variable loci within *Ceratozamia* we used the Digested SCAR method

(González, 2010). Six commercially available RAPD primers from kit "B" (OPB-5; OPB-7; OPB-10; OPB-13; OPB-15 and OPB-17), from Operon Technologies (Alameda, CA) were first used to explore genetic variation in 5 species of *Ceratozamia*. Approximately 0.01 µg of purified DNA was amplified by the polymerase chain reaction (PCR). Target DNA sequences were amplified by PCR in a MyCycler (Bio Rad, USA) Thermal Cycler. Reactions conditions for PCR amplification were performed in a 25 µl mixture containing 50 mM KCl, 10 mM Tris-HCl (pH 8.3), 1.5 mM MgCl₂, 200 µM of each of the 4 deoxynucleoside triphosphates, 5 pmol of primer, 10-50 ng of template and 2.5 units of *Taq* polymerase. The cycle parameters were: an initial cycle of denaturation at 94° C for 2.5 min, annealing at 37° C for 1 min and extension at 72° C for 2 min. This initial cycle was followed by 44 cycles consisting of denaturation at 94° C for 1 min, annealing at 37° C for 1 min, extension at 72° C for 2 min and a final extension for 7 min at 72° C.

Band visualization and purification. Amplification products were resolved by electrophoresis on 1.2% agarose gels. Gels were run in 1 X TBE buffer at 60 volts for 3 h

Table 1. List of specimens used for cladistic analysis. Genbank accession numbers for internal transcribed spacer (ITS 1 and 2), *trnL*-F cpDNA non-coding region and D-SCAR. Voucher information includes herbarium where exemplars are deposited (parentheses). - = not sequenced

| Exemplar species | Collection locality | Voucher | Genbank Accession Numbers | | |
|-----------------------------------|---------------------|-----------------|---------------------------|----------------|----------|
| | | | ITS | <i>trnL</i> -F | D-SCAR |
| <i>Ceratozamia kuesteriana</i> | Tamaulipas | 83-465.17 (XAL) | AF407285 | AF407316 | FJ235894 |
| <i>C. hildae</i> | San Luis Potosí | 77-197.2 (XAL) | AF407284 | AF407315 | FJ235893 |
| <i>C. zaragozae</i> | San Luis Potosí | 79-127.05 (XAL) | AF407302 | - | FJ235906 |
| <i>C. euryphyllidia</i> | Veracruz | 86-318 (XAL) | AF407282 | AF407313 | FJ235892 |
| <i>C. morettii</i> | Veracruz | 76-014 (XAL) | AF407293 | AF407324 | FJ235900 |
| <i>C. brevifrons</i> (1) | Veracruz | 76-038 (XAL) | AF407290 | AF407321 | FJ235898 |
| <i>C. mexicana</i> | Veracruz | 76-019 (XAL) | AF407288 | AF407319 | FJ235897 |
| <i>C. microstobila</i> | San Luis Potosí | 78-407 (XAL) | AF407291 | AF407322 | FJ235899 |
| <i>C. sabatoii</i> | Hidalgo | 91-041 (XAL) | AF407295 | AF407326 | FJ235902 |
| <i>C. decumbens</i> | Veracruz | 82-439.01 (XAL) | AF407287 | AF407318 | FJ235896 |
| <i>C. afinis fuscoviridis</i> (1) | Querétaro | 99-045.01 (XAL) | AF407297 | AF407328 | FJ235903 |
| <i>C. afinis fuscoviridis</i> (2) | Querétaro | 99-049.01 (XAL) | AF407308 | - | FJ235911 |
| <i>C. becerrae</i> | Tabasco | 85-011.01 (XAL) | AF407280 | AF407311 | FJ235891 |
| <i>C. miqueliana</i> | Veracruz | 81-853.01 (XAL) | AF407305 | - | FJ235908 |
| <i>C. alvarezii</i> | Chiapas | 96-012.01 (XAL) | AF407279 | AF407310 | FJ235890 |
| <i>C. matudae</i> | Chiapas | 86-098.01 (XAL) | AF407286 | AF407317 | FJ235895 |
| <i>C. norstogii</i> (1) | Chiapas | 93-010.01 (XAL) | AF407294 | AF407325 | FJ235901 |
| <i>C. norstogii</i> (2) | Chiapas | 96-063.07 (XAL) | AF407299 | AF407330 | FJ235904 |
| <i>C. mirandae</i> | Chiapas | 98-091.03 (XAL) | AF407306 | - | FJ235909 |
| <i>C. zoquorum</i> | Chiapas | 97-016.01 (XAL) | AF407309 | - | FJ235912 |
| <i>C. whitelockiana</i> | Oaxaca | 00-028 (XAL) | AF407301 | - | FJ235905 |
| <i>C. mixeorum</i> | Oaxaca | 00-027 (XAL) | AF407307 | - | FJ235910 |
| <i>C. brevifrons</i> (2) | Veracruz | 98-043.05 (XAL) | AF407304 | - | FJ235907 |
| <i>Zamia herrerae</i> | Chiapas | 85-012.02 (XAL) | AF407292 | AF407323 | - |

and stained with ethidium bromide. Bands were visualized with UV. PCR products between 500 to 800 bp present in at least 2 out of those 5 species were excised from the gel and purified with Wizard SV gel and PCR-clean up system (Promega, USA). Faint bands were re-amplified in order to obtain enough DNA for digestion.

Digestion, sequencing and alignment of the RAPD products. To circumvent the cloning step required by the usual SCAR method, RAPD products were digested with frequent-cutter restriction enzymes to isolate the 2 ends that have the same primer site and cannot be sequenced in the same reaction. This modification resulted in an easier and faster protocol for identifying polymorphic loci. The amplification products were digested with the restriction enzymes *Alu* I, *Rsa* I, *Bst* OI and *Taq* I according manufacturers instructions (Promega, USA). Digested products were electrophoresed in a 1.2% agarose gel for 2.5 hours at 60 volts and stained with ethidium bromide. Bands were observed with UV light and distinct digested fragments were removed from the gel, then purified and sequenced with the RAPD primer. Digestion of the RAPD fragments with restriction enzymes allowed separating both 5' ends, which contain the same primer site (González, 2010).

Sequence reaction was performed with the Big Dye Terminator v 3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems, Foster City USA) using the RAPD primer OPB-7. Although this primer is only 10 bp long, annealing temperature for sequencing was standard. Cycle conditions were: an initial denaturation at 95° C for 3 min, followed by 30 cycles consisting of denaturation at 95° C for 20 seg, annealing at 50° C for 20 seg, extension at 60° C for 3 min. Electrophoresis was performed in a 310 Genetic Analyzer sequencing system (ABI PRISM, Foster City USA) in our Institutional facilities. Alignment was performed using the Clustal V program (Higgins et al., 1992) within the Megalign software package (Lasergene DNASTAR Inc) with a penalty of 10 for introducing gaps and a penalty of 5 for the length of the gaps. The aligned products were used to design 2 specific primers for amplifying and sequencing all *Ceratozamia* spp., called CAV500-F (5'-ACCCGCTGTCTGGACCAGAGCACCCAGC-3') and CAV500-R (5'-GGTGACGCAGGGAAGTGAGAGCGCTAGG-3'). The cycle conditions for amplification with these primers were: an initial cycle of denaturation at 95° C for 5 min, followed by 30 cycles consisting of denaturation at 95° C for 1 min, annealing at 67° C for 1 min, extension at 72° C for 2 min and a final extension for 7 min at 72° C. Sequencing reactions were performed as described above. Sequences were easily aligned.

Sequence analyses. The aligned data set included the D-SCAR nucleotide sequences from 23 exemplars of

Ceratozamia (data set 1). Base frequencies and pairwise uncorrected sequence distances for this data set were obtained using the program PAUP* version 4.0b8 (Swofford, 2001). Distances were calculated with all characters included. We used the BLAST-based Expect value (E) to describe the probability due to chance that a sequence match exists between our data and the GenBank sequence database (Altschul et al., 1997; http://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi?PROGRAM=blastn&BLAST_P R O G R A M S = m e g a B l a s t & P A G E _ T Y P E = B l a s t S e a r c h & S H O W _ D E F A U L T S = o n & L I N K _ L O C = b l a s t h o m e).

Phylogenetic analyses. Due to scarce phylogenetic informative characters in data set 1 (see Results), phylogenetic analyses were performed including non-coding regions from cpDNA and nrDNA (ITS and *trnL-F*) from previous studies (González and Vovides, 2002, data set 2). Phylogenetic analyses were conducted using maximum parsimony (MP [PAUP*, ver. 4.0b8 Swofford, 2001]) and maximum likelihood (ML; GARLI v. 0.951 [Zwickl, 2006]). *Zamia herrerae* was selected as the outgroup (González and Vovides, 2002). The D-SCARE nucleotide sequences for this taxon were coded as missing data (?) because the designed primers for *Ceratozamia* did not amplify for species belonging to different genera of cycads. For MP analyses we executed branch and bound searches with furthest addition of sequences. Bayesian posterior probabilities (BP) for clades were estimated using MrBayes v. 3.1.2 [(e.g. Ronquist and Huelsenbeck, 2003)]. The program jModelTest v. 0.1.1 (Guindon and Gascuel, 2003; Felsenstein, 2005; Posadas, 2008) was used to determine the best-fitted substitution model in ML and BP analyses. The Akaike information criterion was used to evaluate the fit of competing models. ML analyses were performed with model parameters fixed according values obtained with jModelTest. Searches consisted of 100 replicas to ensure that results were consistent. Each BP analysis comprised 2 independent 500 000 generation runs, with 4 chains (1 cold and 3 hot) each, until we reached an average standard deviation of split frequencies of 0.011. We sampled trees every 100th generation and discarded initial samples applying a "burnin" value of 1 250 generations before calculating the majority consensus tree and posterior probabilities for each clade. Branch support was also evaluated by bootstrap and jackknife analyses with PAUP*, ver. 4.0b8 (Swofford, 2001). Bootstrap was based on 500 heuristic replicates with TBR searches and MaxTrees set to 10 000. Jackknife analysis was based on 1 000 replicates and 10 iterations of random addition per replicate with 35% of characters deleted followed by TBR searches. All aligned positions were given equal weight. MP analyses were performed considering only informative

characters (data matrix is available from the corresponding author). We used the following categories for bootstrap and jackknife support: <50% unsupported, 50%-70% weakly supported, 71%-85% moderately supported, 86%-100% highly supported. To quantify gain or loss of resolution between tree from data set 2 and the tree generated without the D-SCARE sequences, we used the normalized consensus fork index (nCFI; Colles, 1980). The nCFI measures tree disagreement as a function of the number of uncertain relationships (polytomies) in consensus trees having its maximum at complete congruence. All analyses were performed including gaps as "missing" data.

Results

Digested SCAR. From the 6 RAPD primers used in this study to find genetic variation in 5 species of *Ceratozamia* only primers OPB-7 and OPB-10 produced a few polymorphic bands. PCR products obtained, ranged in size from 240 to 800 bp. One sharp band of about 700 bp occurring in 2 species was selected for digestion from the assay with the primer OPB-7, and one faint band of about 600 bp existing in 3 species with the primer OPB-10. None of the 4 restriction enzymes tested digested the band produced with primer OPB-10. However, enzymes *Rsa* I and *Bst* OI produced clear digested fragments in the 700 bp band obtained with primer OPB-7. After sequencing both fragments digested with *Bst* OI only that of approximately 500 bp produced unambiguous sequence data indicating that the fragment very likely had 2 restriction sites, one of them close to the priming site of the 200 bp fragment that generated one small fragment not visible in the gel that prevented the annealing step in the sequencing reaction. After aligning the sequences of the 500 bp fragments for the 2 species of *Ceratozamia*, we selected 2 regions close to the 5' end of each DNA strand to design the primers CAV500-F and CAV500-R for amplifying all species. These newly designed primers amplified successfully all the species of *Ceratozamia* in this study.

Sequence analyses data set 1. Unambiguous alignments were obtained for the D-SCAR fragment. Alignment consisted of 20 species of *Ceratozamia* represented with 23 exemplars and 477 nucleotide positions (table 1). From the 477 characters, 470 (98.5%) were uninformative and 7 (1.5%) were parsimony informative. Although we confirmed with this novel strategy that genetic variation is remarkably low in this plant lineage, the sequenced fragment displayed greater levels of variation (1.5%) than those found in a non-coding cpDNA region previously studied for this group (0.2%; González and Vovides, 2002).

The resulting empirical nucleotide frequencies were A= 0.2387; C= 0.3229; G= 0.1711; T= 0.2671 with an

evident higher amount of cytosines. Distances values between species were low. They ranged from 0 for several species of *Ceratozamia* to 0.04635 between *C. matudae* and *C. kuesteriana*. The BLAST search of the sequence data obtained for this D-SCAR fragment resulted in no significant similarity when the search was optimized for highly similar sequences (megablast). When the search was optimized for somewhat similar sequences (blastn) the maximum score of identity was found only with a sequence of the house mouse (*Mus musculus* L.) BAC (clone RP24-86O15), from chromosome 9.

Sequence analyses data set 2. Since there were only 7 informative characters in data set 1, our phylogenetic analyses also included ITS and *trnL*-F sequences from our previous studies (data set 2). We were interested to examine if these 7 extra nucleotide positions from the D-SCAR fragment added resolution and/or supported our previous hypothesis of phylogenetic relationships in *Ceratozamia* (González and Vovides, 2002). Final alignment of this data set consisted of 2727 nucleotide positions (1219 from ITS; 1031 from *trnL*-F; 477 from D-SCAR), and only 47 parsimony informative characters. From those, 37 were from the ITS, 3 from the *trnL*-F, and 7 from the D-SCAR fragment. The best-fit model of sequence evolution selected with the Akaike Information Criterion (AIC) for data set 2 was TIM3ef+G. Nucleotide frequencies and substitution rates values were as follows: "Lset base=equal nst=6 rmat=(1.9307 3.1438 1.0000 1.9307 3.8618 1.0000) rates=gamma shape=0.5050 ncat=4 pinvar=0". ML analyses with these model parameters resulted in a loglikelihood (-ln) score of -5991.93.

Phylogenetic results with data set 2. Parsimony analysis of data set 2 yielded 66 trees of 76 steps (CI= 0.7105; RI= 0.8281; RC= 0.5884), these values are lower than those found with the combined ITS and *trnL*-F data set alone (CI= 0.7541; RI= 0.8684; RC= 0.6549), indicating that the 7 additional informative characters from the D-SCAR fragment sequenced increased the levels of homoplasy. Visual inspection of trees produced with data set 2 showed an increase of resolution. The nCFI for sequence data 2 was 0.440 while nCFI for data set without D-SCAR sequences was 0.373. The higher value indicates a gain of resolution in consensus trees from data set 2 as a function of the number of fully resolved nodes in the trees (Fig. 1).

Phylogenetic analyses with data set 2 supported 4 main clades similar to those found in previous analyses within *Ceratozamia* (González and Vovides, 2002), but with 2 additional resolved monophyletic groups. One unsupported group formed by *C. microstobila* and *C. afinis fuscoviridis* (exemplar 1), and another moderately supported formed by *C. becerrae* and *C. miqueliana*. Three clades (A, B, C) were moderately supported and one (D) was highly

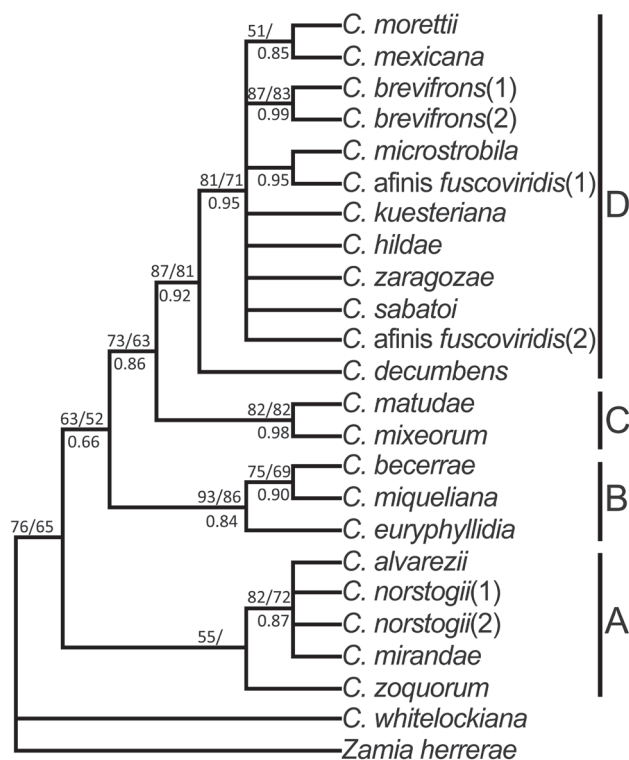


Figure 1. Phylogenetic relationships within *Ceratozamia*. Strict consensus of 66 equally most parsimonious trees (CI= 0.7105; RI= 0.8281; RC= 0.5884), derived from data matrix 2 (ITS + *trnL-F* + D-SCAR). Numbers above branches are jackknife and bootstrap estimates. Numbers below are bayesian posterior probabilities. In some clades there is no jackknife, bootstrap or BP support.

supported (Fig. 1). Clade A was sister to clades B, C and D with moderate support. Clade A included *C. zoquorum*, *C. mirandae*, *C. norstogii* (1 and 2) and *C. alvarezii*. Clade B grouped *C. euryphyllidia*, *C. miqueliana* and *C. becerrae*. Clade C grouped *C. mixeorum* and *C. matudae*. Clade D comprised 12 exemplars of *Ceratozamia* with high values of jackknife, bootstrap and BP (87/81/0.95). Clade A corresponds to the *C. norstogii* complex (Stevenson, 1982; Pérez-Farrera et al., 2004) and clade B to the *C. miqueliana* complex (Whitlock, 2004a, 2004b). In clade D, *C. decumbens* is sister to a large clade grouping 11 exemplars (Fig. 1), which contains the unresolved species of the *C. kuesteriana* and *C. latifolia* species complexes as defined by Vovides et al. (2004a). Within this large clade only the relationships between *C. mexicana* and *C. morettii*; both exemplars of *C. brevifrons*, and *C. microstobila* and *C. afinis fuscoviridis* (exemplar 1) were resolved. However, only the clade with the 2 exemplars of *C. brevifrons* was well supported (jackknife/bootstrap/BP= 87/83/0.99). The addition of 7 informative characters from

the D-SCAR fragment sequenced resulted in 2 new clades that were not revealed in previous analyses. One nested within clade D (*C. microstobila* and *C. afinis fuscoviridis* exemplar 1) with no support, and other within clade B (*C. becerrae* and *C. miqueliana*) with a jackknife/bootstrap/BP support of 75/69/0.90. Topology of ML analysis (not shown) is similar to that of the MP, but with 2 additional branches resolved in clade D as follows: (*C. kuesteriana* [(*C. microstobila*, *C. afinis fuscoviridis* exemplar 1), *C. sabatoi*, *C. afinis fuscoviridis* exemplar 2, *C. hildae*]). However, only clade formed by *C. microstobila*, *C. afinis fuscoviridis* (1), *C. sabatoi*, *C. afinis fuscoviridis* (2) and *C. hildae* showed a BP support of 0.62.

Discussion

Sequence analysis. Studies based on common intergenic nuclear and chloroplast sequences reveal low level of molecular differentiation within the genus in contrast with its morphological variation. For example, no *Ceratozamia* species differed in nrDNA sequence by more than 2.5%, and in cpDNA sequence by more than 0.8%, whereas leaf morphology traits vary enormously in most species. Therefore, sequence divergence for these regions make it difficult to reconstruct the phylogeny of *Ceratozamia* particularly in terminal branches (Fig. 1). Nonetheless, tree consensus fork index was higher than without D-SCAR sequences, indicating tree topological agreement. Still, there was an increase in resolution entailing gain of evidence for testing homology hypotheses.

Phylogenetic relationships in *Ceratozamia*. The present phylogenetic analysis of chloroplast and nuclear DNA spacers and a novel DNA segment show the main clades recognized previously within *Ceratozamia*. Although not fully resolved, clades within *Ceratozamia* are consistent with distribution ranges of the species included in each clade (González and Vovides, 2002). Clades A, B and C contain species distributed in southern and southeastern Mexico, as well as around and south of the Neovolcanic mountain range of Pliocene-Quaternary (Pleistocene) age. Clade D comprises a group of species that occurs in localities north and northeast of the Neovolcanic range. This is in agreement with the findings of Marshall and Liebherr (2000) whom identified 2 biogeographic assemblages for endemic species, one to the north, and another to the south of the Neovolcanic range. However, the grouping found within *Ceratozamia* does not quite reflect the taxonomic relationships proposed by Stevenson et al. (1986) or Whitlock (2004a, 2004b) based on observations on plant size; leaflet width; emergent leaf color or megastrobilus morphology, since both wide and narrow leaflet species are represented within the major

clades. However, we can say that generally the species north of the Neovolcanic mountain range tend to have smaller trunks, often branching and bearing smaller cones than those occurring south of this range, although there are exceptions to this such as *C. brevifrons* and *C. mexicana*. There is also altitudinal variation correlated with climate and habitat, not attributed to plasticity. Generally narrow leaflet species of this genus occur in more xeric habitats (higher altitude habitats cf. *C. zaragozae* at 1 800 m.a.s.l. and *C. norstogii* at 1 100 m.a.s.l.) whereas those with wide leaflets are mostly found in the more humid or mesic habitats (cf. *C. euryphyllidia* and *C. zoquorum* at below 500 m altitude in tropical evergreen forest *sensu* Stevenson et al., 1986). After growing several individuals of these species under uniform greenhouse conditions at the botanic garden over a period of years, no appreciable differences have been observed in leaf and leaflet morphology (data not shown).

Seven additional characters from the D-SCAR fragment resolved relationships not previously detected within the *C. miqueliana* complex *sensu* Vovides et al. (2004a) in clade B. *Ceratozamia euryphyllidia* was found to be sister to *C. miqueliana*, and to *C. becerrae*. *C. euryphyllidia* is perhaps the most distinctive species in the genus (Stevenson et al., 1986). The unique morphological characters are the conspicuous leaves (up to 3 m long) and the highly obovate translucent leaflets with undulate margins. *Ceratozamia miqueliana*, although similar in leaflet shape, differs significantly in the smaller size of its leaves and leaflets, but lacks the undulate margins of *C. euryphyllidia* (Stevenson et al., 1986). Neither the present analysis nor the previous (González and Vovides, 2002), resolve relationships among species within the *C. norstogii* complex (*C. mirandae*, *C. norstogii*, and *C. alvarezii*) in clade A or relationships in most species in clade D.

The small number of mutations giving rise to the 4 clades shown in figure 1 could be partially explained by the considerable long life cycle in *Ceratozamia* and its reduced number of generations, as proposed by González and Vovides (2002). Generation times (from seed germination to reproductive stages) under optimal cultivation conditions span at least 15 years, and this period can be safely doubled for conditions in the wild. Therefore, only about 300 generations of a putative *Ceratozamia* species would have occurred since the end of the Pleistocene 10 thousands years ago, suggesting that most extant *Ceratozamia* species have a very recent origin. This is in agreement with recent diversification in the cycads lineage as proposed by Nagalingum et al. (2011). Another suggestion is that a severe bottleneck in the genus may have caused the drop in the level of variation or that morphological variation in some species is only a

phenotypical expression of environmental conditions as pointed out by Stevenson et al. (1986). However, this has been ruled out since adult species in question grown under uniform conditions in the Botanic Garden do not change phenotypically, especially in leaflet shape (see Pérez-Farrera et al., 2001; Vovides et al., 2004b, 2008b). It has been observed that some species appear morphologically identical in their seedling and juvenile stages and pinnae, but this similarity is soon outgrown with age (Dyer, 1882-1886). Previous studies have shown that morphology exhibits a correlation with habitat (Stevenson et al., 1986). Our phylogenetic studies suggest that the biogeography and high morphological variation of this genus may be explained by vicariance through orogenesis followed by incipient speciation.

Utility of the digested SCAR method. D-SCAR sequence data identified variable DNA regions through a RAPD based system, and helped us to improve phylogenetic relationships within *Ceratozamia*. Since this method initially uses RAPD markers, short primers are employed to amplify anonymous stretches of DNA. Therefore, a universal set of primers of arbitrary nucleotide sequence can be applied for potentially developing many loci in a group of interest. Moreover, the random amplification of regions across plant genomes eliminates the restriction of working with known gene regions too often insufficiently variable. Bailey et al. (2004) discussed in detail the pros and cons of using the SCAR approach to find polymorphic loci for phylogenetic studies. Some advantages are that most loci sampled are nuclear encoded and bi-parental inherited; no prior sequence information is necessary and universal RAPD primers can be used for the initial amplification and screening. Some disadvantages are increased potential for DNA contamination-related problems, difficulties amplifying more divergent taxa, and the lack of universally applicable primers (Bailey et al., 2004).

The D-SCAR approach presented here remains as an option for avoiding cloning the RAPD fragments. The almost complete absence of genetic variability within *Ceratozamia* prevented us to improve substantially the phylogenetic relationships within the genus. Nonetheless, the method allowed us to compare in an easier method, variable DNA fragments for a closely related plant species and is comparable to the use of any other DNA sequence region in phylogeny reconstruction (Bailey et al., 2004). Sequence variation from the D-SCAR method was 1.5% compared with the 0.2% from a non-coding cpDNA region. Nevertheless, the D-SCAR method had a weakness in this particular study. Along with the potential strengths of being able to find variable loci within *Ceratozamia*, the cost per mutation seems relatively high given the

amount of informative characters present within the genus. Notwithstanding, our results highlighted the usefulness of the D-SCAR method, especially for phylogenetic studies in closely related species with low sequence variation. The resulted low E value in the blastn search indicated this was a novel segment of DNA not previously sequenced, which opened up the opportunity to evaluate new DNA markers for phylogenetic studies in *Ceratozamia*. Currently we are also testing the utility of applying this technique to find genetic variation within populations of the Mexican plant species *Beaucarnea recurvata* Lem., with promising results.

Rapid advances in DNA sequencing are currently leading an era that will revolutionize all biological disciplines. Massively parallel sequencing (MPS, often called next-generation sequencing) is now being implemented in plant systematics studies and other comparative approaches (e.g. Shadt et al., 2010; Orlando, et al., 2011; Egan et al., 2012; Steele et al., 2012). Systematists may soon no longer need to choose between more taxa or more characters because the increasing accessibility and affordability of this technology for obtaining DNA sequences (Straub et al., 2012). However, it is important to recognize the current limitations of MPS. Sequencing prices have fallen considerably in the world's genome centers that provide such services; however for smaller research groups, along with the substantial investment in infrastructure, data management and analysis, time, and personnel, costs are still prohibitive. Moreover, there are limits in read length, error rates, and assembly algorithm issues, all of which remain a challenge (Morozova and Marra, 2008; Kircher and Kelso, 2010; Egan et al., 2012). Therefore, the D-SCAR approach presented here will remain as a viable option for the near future to expediently find variable DNA loci for phylogenetic studies in closely related, recently diverged or infra-specific taxa for any organism. This strategy can also be easily implemented for developing species-specific molecular markers with the purpose of DNA barcode identification.

Acknowledgments

This work was supported by a grant from CONACYT-SEMARNAT-2002-C01-0183. The authors also thank the Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero for access to the National Mexican Cycad collection where living material was obtained for DNA extraction, to Victor Luna for assistance in collecting this material and to Cristina Bárcenas for technical assistance at the beginning of this research. We also thank two anonymous reviewers for their comments to improve the manuscript.

Literature cited

- Altschul, S. F., T. L. Madde, A. A. Schäffer, J. Zhang, Z. Zhang, W. Miller and D. J. Lipman. 1997. Gapped BLAST and PSI-BLAST: a new generation of protein database search programs. *Nucleic Acids Research* 25:3389-3402.
- Bailey, C. D., C. E. Hughes and S. A. Harris. 2004. Using RAPDs to identify DNA sequence loci for species level phylogeny reconstruction: an example from *Leucaena* (Fabaceae). *Systematic Botany* 29:4-14.
- Barfuss, M., R. Samuel, W. Till and T. F. Stuessy. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92:337-351.
- Bogler, D. J. and J. Francisco-Ortega. 2004. Molecular systematic studies in cycads: Evidence from *trnL* intron and ITS2 rDNA sequences. *Botanical Review* 70:260-273.
- Chew, T., E. D. Luna and D. González. 2010. Phylogenetic relationships of the pseudobulbous *Tillandsia* species (Bromeliaceae) inferred from cladistic analyses of the ITS 2, 5.8S ribosomal RNA gene, and ETS sequences. *Systematic Botany* 35:86-95.
- Colless, D. H. 1980. Congruence between morphometric and allozyme data for *Menidia* species: a reappraisal. *Systematic Zoology* 29:288-299.
- Dyer, W. 1882-1886. Cycadaceae. *Biologia Centrali-Americana* 3:190-195.
- Egan, A. N., J. Schlueter and D. M. Spooner. 2012. Applications of next-generation sequencing in plant biology. *American Journal of Botany* 99:175-185.
- Ekenäs, C., B. G. Baldwin and K. A. Andreassen. 2007. A molecular phylogenetic study of *Arnica* (Asteraceae) low chloroplast DNA variation and problematic subgeneric classification. *Systematic Botany* 32:917-928.
- Felsenstein, J. 2005. PHYLIP (Phylogeny Inference Package) version 3.6. Distributed by the author. Department of Genome Sciences. University of Washington, Seattle.
- González, D. and A. P. Vovides. 2002. Low intralinear divergence in *Ceratozamia* (Zamiaceae) detected with nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA *trnL*-F non-coding region. *Systematic Botany* 27:654-661.
- González, D., A. P. Vovides and C. Bárcenas. 2008. Phylogenetic relationships of the Neotropical genus *Dioon* (Cycadales, Zamiaceae) based on nuclear and chloroplast DNA sequence data. *Systematic Botany* 33:229-236.
- González, D. 2010. Optimización al método SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) que favorece el aislamiento de loci polimórficos para estudios filogenéticos en taxa cercanamente relacionados. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:183-185.
- Guindon, S. and O. Gascuel. 2003. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-

- likelihood. *Systematic Biology* 52:696-704.
- Higgins, D. G., A. J. Bleasby and R. Fuchs. 1992. CLUSTAL V: Improved software for multiple sequence alignment. *CABIOS* 8:189-191.
- Horres, R., G. Zizka, G. Khal and K. Weising. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of the chloroplast genome. *Plant Biology* 2:306-315.
- Hughes, C. E., R. J. Eastwood and C. D. Bailey. 2006. From famine to feast? Selecting nuclear DNA sequence loci for plant species-level phylogeny reconstruction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 361:211-225.
- Kircher, M. and J. Kelso. 2010. High-throughput DNA sequencing-concepts and limitations. *Bioessays* 32:524-536.
- Kyoda, S. and H. Setoguchi. 2010. Phylogeography of *Cycas revoluta* Thunb. (Cycadaceae) on the Ryukyu Islands very low genetic diversity and geographical structure. *Plant Systematics and Evolution* 288:177-189.
- Marshall, C. J. and J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Moretti, A. 1990. Karyotypic data on north and central American *Zamiaceae*, (Cycadales) and their phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 77:1016-1029.
- Morozova, O. and M. A. Marra. 2008. Applications of next-generation sequencing technologies in functional genomics. *Genomics* 92:255-264.
- Norstog, K. J. and T. J. Nicholls. 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press, Ithaca, New York. 363 p.
- Nagalingum, N. S., C. R. Marshall, T. B. Quental, H. S. Rai, D. P. Little and S. Mathews. 2011. Recent synchronous radiation of a living fossil. *Science* 334:796-799.
- Osborne, R., D. W. M. Stevenson and A. P. Vovides. 2006. What is *Ceratozamia fuscoviridis*? *Delpinoa* 48:5-10.
- Paran, I. and R. W. Michelmore. 1993. Development of reliable PCR based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. *Theoretical and Applied Genetics* 85:985-993.
- Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides and C. Iglesias. 2001. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 137:77-80.
- Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides, L. Hernández-Sandoval, D. González and M. Martínez. 2004. A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (Zamiaceae). In *Cycad classification: concepts and recommendations*, T. Walter and R. Osborne (eds.). Cabi Publisher, Cambridge, Massachusetts. p. 127-136.
- Pérez-Farrera, M. A., J. González-Astorga and S. Avendaño. 2007. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from the Sierra Madre de Chiapas, Mexico, with comments on species relationships. *Botanical Journal of the Linnean Society* 153:393-404.
- Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*. 25:1253-1256.
- Potter, D., J. J. Luby and R. E. Harrison. 2000. Phylogenetic relationships among species of *Fragaria* (Rosaceae) inferred from non-coding nuclear and chloroplast DNA sequences. *Systematic Botany* 25:337-348.
- Rieseberg, L. 1996. Homology among RAPD fragments in interspecific comparisons. *Molecular Ecology* 5:99-105.
- Ronquist, F. and J. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* 19:1572-1574.
- Shaw, J., E. B. Lickey, J. T. Beck, S. B. Farmer, W. Liu, J. Miller, K. C. Siripun, C. T. Winder, E. E. Schilling and R. L. Small. 2005. The tortoise and the hare II relative utility of 21 noncoding chloroplast DNA sequences for phylogenetic analysis. *American Journal of Botany* 92:142-166.
- Simmons, M. P., L.-B. Zhang, C. T. Webb and K. Müller. 2007. A penalty of using anonymous dominant markers (AFLPs, ISSRs and RAPDs) for phylogenetic inference. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42:528-542.
- Small, R. L., J. A. Ryburn, R. C. Cronn, T. Seelanan and J. F. Wendel. 1998. The tortoise and the hare choosing between noncoding plastome and nuclear *Adh* sequences for phylogeny reconstruction in a recently diverged plant group. *American Journal of Botany* 85:1301-1315.
- Soltis, D. E. and P. S. Soltis. 1998. Choosing an approach and an appropriate gene for phylogenetic analysis. In *Molecular systematics of plants II*, D. E. Soltis, P. S. Soltis and J. F. Doyle (eds.). Kluwer Academic Publishers, New York. p. 1-42.
- Steele, P. R., K. L. Hertweck, D. Mayfield, M. R. McKain, J. Leebens-Mack and J. C. Pires. 2012. Quality and quantity of data recovered from massively parallel sequencing: examples in Asparagales and Poaceae. *American Journal of Botany* 99:330-348.
- Stevenson, D. 1982. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. *Brittonia* 34:181-184.
- Stevenson, D., S. Sabato and M. Vázquez-Torres. 1986. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. *Brittonia* 38:17-26.
- Straub, S. C. K., M. Parks, K. Weitemier, M. Fishbein, R. C. Cronn and A. Liston. 2012. Navigating the tip of the genomic iceberg: next-generation sequencing for plant systematics. *American Journal of Botany* 99:349-364.
- Swofford, D. L. 2001. PAUP* Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods), version 4.0b8. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Vos, P., R. Hogers, M. Bleeker, M. Reijans, T. van de Lee, M. Hornes, A. Frijters, J. Pot, J. Poleman, M. Kuiper and M. Zabeau. 1995. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research* 23:4407-4414.
- Vovides, A. P. 1983. Systematic studies on the Mexican *Zamiaceae* I. Chromosome numbers and karyotypes. *American Journal*

- of Botany 70:1002-1006.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González and S. Avendaño. 2004a. Relationships and phylogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In *Cycad classification: concepts and recommendations*, T. Walter and R. Osborne (eds.). Cabi Publisher, Cambridge, Massachusetts. p. 109-125.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, B. Schutzman, C. Iglesias, L. Hernandez-Sandoval and M. Martínez. 2004b. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Tabasco and Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 146:123-128.
- Vovides, A. P., S. Avendaño, M. A. Pérez-Farrera and J. González-Astorga. 2008a. A new species of *Ceratozamia* (Cycadales, Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. *Novon* 18:109-114.
- Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, J. González-Astorga and C. Iglesias. 2008b. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Oaxaca, Mexico with comments on habitat and relationships. *Botanical Journal of the Linnean Society* 157:169-175.
- Vovides, A. P., S. Avendaño, M. A. Pérez-Farrera and D. W. M. Stevenson. 2012. What is *Ceratozamia brevifrons* (Zamiaceae)? *Brittonia* 64:35-42.
- Whitelock, L. M. 2004a. Classification concepts in *Ceratozamia* (Zamiaceae). In *Cycad classification: concepts and recommendations*, T. Walter and R. Osborne (eds.). Cabi Publisher, Cambridge, Massachusetts. p. 95-108.
- Whitelock, L. M. 2004b. Range and variation in the genus *Ceratozamia* (Zamiaceae). *Botanical Review* 70:235-239.
- Williams, J. G. K., A. R. Kubelik, K. J. Livak, J. A. Rafalski and S. V. Tingey. 1990. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18:6531-6535.
- Zietkiewicz, E., A. Rafalski and D. Labuda. 1994. Genome fingerprinting by Simple Sequence Repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. *Genomics* 20:176-183.
- Zwickl, D. 2006. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. Ph. D. dissertation. The University of Texas at Austin. Austin, Texas. 115 p.



Discrepancia taxonómica y riqueza de corales zooxantelados del Pacífico oriental durante el Cenozoico

Taxonomic distinctness and richness of eastern Pacific zooxanthellate corals during the Cenozoic

Héctor Reyes-Bonilla¹, Ramón Andrés López-Pérez^{2✉} y Alonso Mohedano¹

¹Departamento Académico de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur, Apartado postal 19-B, 23080 La Paz, Baja California Sur, México.

²Instituto de Recursos, Universidad del Mar, Campus Puerto Ángel, Apartado postal 47, 70902 Puerto Ángel, Oaxaca, México.

✉ alopez@angel.umar.mx

Resumen. La fauna de corales zooxantelados del Pacífico oriental ha sufrido cambios ocasionados por extinciones, especiación e inmigración desde varias provincias zoogeográficas. Aquí se analizan los cambios en la riqueza y en la discrepancia taxonómica y su varianza ($\Delta+$ y $\Lambda+$, indicadores de la biodiversidad que cuantifican la longitud del árbol taxonómico), para los corales del oeste de las Américas durante el Cenozoico, a partir de un análisis de la presencia temporal de 148 especies, en intervalos de un millón de años. La discrepancia taxonómica fue muy estable durante el Cenozoico (alrededor de 44-50 unidades), mientras que la riqueza fluctuó de 42 especies en el Eoceno, hasta 3 en el Mioceno; esto indica que $\Delta+$ no se afectó con las oscilaciones en el número de especies. Por otro lado, la riqueza y la varianza de la discrepancia taxonómica se comportan de manera inversa, dado que en intervalos temporales con alto número de especies, éstas pertenecieron a grupos taxonómicamente afines. Finalmente, la comparación de $\Delta+$ y $\Lambda+$ indicó que los índices se asocian negativamente. Así, es posible que la redundancia ecológica sea alta y menor la tolerancia a cambios ambientales cuando es mayor la discrepancia taxonómica, dado que las especies están arregladas en un reducido número de géneros o familias.

Palabras clave: Scleractinia, extinción, arrecifes de coral, diversidad biológica, fósil, Cenozoico.

Abstract. The zooxanthellate coral fauna of the eastern Pacific has changed due to mass extinctions, speciation and immigration from several zoogeographic provinces. In this study we analyze changes in richness and taxonomic distinctness and variance ($\Delta+$ y $\Lambda+$, biodiversity indicators that quantify the length of the taxonomic tree of the species) for stony corals of western America during the Cenozoic, on the basis of an analysis of the temporal occurrence of 148 species, arranged in one-million year intervals. Taxonomic distinctness was very stable during the Cenozoic (around 44-50 units), while species richness fluctuated from 42 species in the Eocene to 3 in the Miocene; this indicates that $\Delta+$ was not affected by oscillations in species richness. On the other hand, richness and taxonomic distinctness variance behave inversely, due to the fact that in times with high species number, they belonged to similar higher taxonomic groups. Finally, a comparison of $\Delta+$ and $\Lambda+$ showed that they are negatively associated. Thus, it is feasible that there might be higher ecological redundancy and less tolerance to environmental change in time periods with high taxonomic distinctness, as the species are arranged in a reduced number of genera and families.

Key words: Scleractinia, extinction, coral reefs, biological diversity, fossil, Cenozoic.

Introducción

La región del Pacífico oriental tropical es una de las más pobres del mundo en lo referente a la diversidad de corales zooxantelados, debido a que las condiciones ambientales de la costa oeste del continente americano no son idóneas para el desarrollo de escleractinios (Glynn y Ault, 2000); el litoral presenta amplias zonas arenosas, alta productividad fitoplanctónica, aguas frías, gran acidez, y una angosta franja de plataforma continental somera, lo

cual dificulta el crecimiento de los arrecifes. No obstante, la fauna coralina ha recibido gran atención de los zoogeógrafos por estar constituida fundamentalmente de especies no nativas, colonizadoras desde el Pacífico central y occidental (Glynn, 2001; López-Pérez, 2005), lo que posibilita encontrar una mezcla de corales endémicos descendientes de faunas del océano Atlántico junto con especies que han evolucionado en el Pacífico de manera independiente desde el cierre del mar de Tethys, hace 37-24 millones de años (Veron, 1995).

La historia de los corales del Pacífico oriental en el Cenozoico está relativamente bien caracterizada (Colgan,

Recibido: 20 mayo 2011; aceptado: 09 marzo 2012

1990; López-Pérez, 2005, 2008; López-Pérez y Budd 2009) y ha pasado por 3 fases desde la perspectiva de afinidad biogeográfica de sus faunas. Entre el Paleoceno y el Oligoceno presentaba alta riqueza, los arrecifes ocupaban zonas de alta latitud (hasta el sur de Canadá) y estaba formada en gran medida por especies e incluso géneros endémicos (Durham, 1947). Para el Mioceno y el Plioceno temprano, las faunas cambian y pasan a parecerse a las que ocupan la región del Atlántico occidental, ya que en ese entonces la comunicación interoceánica estaba totalmente abierta; no obstante, la riqueza siguió siendo menor en la costa del Pacífico por la presencia de zonas de surgencia a lo largo de la costa (Colgan, 1990). Finalmente, hace aproximadamente 3.2 millones de años se cierra el Portal de Bolívar y las faunas del Pacífico americano quedan aisladas del Atlántico (Veron, 1995). Ese evento produjo un aumento en la tasa de extinción local, casos de especiación (por ejemplo, el surgimiento de *Porites sverdrupi* Durham, 1947; López-Pérez y Budd, 2009) y un fuerte enriquecimiento faunístico por colonización a larga distancia, originado por el cambio en dirección y velocidad de las corrientes en el océano Pacífico y el consecuente incremento en el transporte larval (Grigg y Hey, 1992). Así, para el Pleistoceno medio (*ca.* 0.3 ma) existían poblaciones de especies de afinidad indo pacífica en la costa oeste de México (López-Pérez, 2008; López-Pérez y Budd, 2009) y en la actualidad, el proceso de colonización ha continuado, siendo especialmente intenso el transporte de larvas en los años donde se presenta el fenómeno de Oscilación Sureña El Niño (Glynn, 2001).

Los patrones macroevolutivos de las faunas coralinas han sido estudiados extensivamente para la región del mar Caribe (Budd, 2000; Johnson et al., 2008; Budd y Pandolfi, 2010) y a una escala mundial para la interfase Cretácico-Terciario (Kiessling y Baron-Szabo, 2004; Baron-Szabo, 2008; Pandolfi, 2011), pero aún hay pocos datos sobre el tema para el Pacífico oriental. Al respecto, López-Pérez y Reyes-Bonilla (2000), López-Pérez (2005) y López-Pérez y Budd (2009) indicaron que la tasa de extinción ha sido superior a la de originación en gran parte del Cenozoico, razón por la cual la riqueza de especies ha ido en decremento durante los últimos millones de años. Con el fin de aportar nuevos datos respecto a la dinámica evolutiva de los corales del Pacífico oriental, en el presente trabajo se revisaron los cambios y patrones temporales de la riqueza de especies durante el Cenozoico y se analizó la respuesta de parte de la discrepancia taxonómica de las comunidades coralinas ($\Delta+$; un componente de la biodiversidad ligado a la distancia taxonómica promedio entre especies) y de su variabilidad ($\Delta+$). La hipótesis de trabajo fue que las notables fluctuaciones registradas en la diversidad de escleractinios durante el Cenozoico se han visto también

reflejadas en indicadores que cuantifican distintas expresiones de la biodiversidad.

Materiales y métodos

Para el presente estudio se construyó una base de datos de 148 especies de corales zooxantelados fósiles y recientes, distribuidos en el Pacífico oriental tropical (entre Alaska y Chile) durante los últimos 65 millones de años. La información se generó a partir de la revisión de ejemplares depositados en las siguientes instituciones: Paleontology Repository, Department of Geoscience, University of Iowa; National Museum of Natural History, Smithsonian Institution; Natural History Museum of Los Angeles County; Yale Peabody Museum; Santa Barbara Museum of Natural History; University of California Museum of Paleontology; Museo de Historia Natural de la Universidad Autónoma de Baja California Sur. También se incorporaron registros de ejemplares recolectados en el golfo de California por el segundo autor (Mioceno tardío-Reciente) y determinados mediante taxonomía tradicional y geométrica (López-Pérez, 2008, 2012), además de datos obtenidos de literatura primaria (López-Pérez, 2005). Los nombres válidos y las sinonimias se establecieron siguiendo los criterios de Vaughan (1917), Foster (1986, 1987), Budd (1991), Budd y Johnson (1999), Reyes-Bonilla (2002), López-Pérez (2012), Reyes-Bonilla et al. (2005), López-Pérez y Budd (2009). La edad relativa y/o absoluta de los afloramientos fósiles se determinó mediante revisiones bibliográficas, relaciones estratigráficas y razones isotópicas de uranio y torio (López-Pérez 2008, López-Pérez y Budd 2009). La duración temporal de cada especie se determinó en función de la edad mínima y máxima de cada afloramiento; por ejemplo, la edad para la Formación Carmen y Marquer, donde se colectaron *Porites panamensis* Verrill, 1866, *Pocillopora capitata* Verrill, 1864, *Favia maitreyiae* López-Pérez, 2012, *Porites carrizensis* Vaughan, 1917 y *Dichocoenia merriami* (Vaughan, 1900) es de ~ 3.1-1.8 m.a. (véase López-Pérez, 2008) y por ello, la duración de cada especie se considera de 3 periodos de 1 millón de años (Apéndice 1). Si bien esta aproximación tiende a sobreestimar la duración temporal de los taxa, es preferible a otras de su tipo (*i.e.*, asignar la duración de los taxa a la parte media del intervalo de edad del afloramiento de su presencia), sobre todo cuando no se puede afirmar que la verdadera edad del afloramiento se encuentra restringida a ese intervalo temporal (Johnson, 2001). Finalmente, cabe mencionar que aún cuando se ha avanzado en el conocimiento sobre la taxonomía y la determinación de la edad de los taxa coralinos que han habitado en el Pacífico oriental tropical durante el Cenozoico y particularmente de aquellos recolectados en

el golfo de California (Johnson et al., 2007; López-Pérez, 2008; López-Pérez y Budd, 2009) y Chiapas (Budd, 2000), la situación respecto a los ejemplares recolectados en los estados de Washington y California (Estados Unidos de América) con una edad entre Paleoceno y Oligoceno, merecen un estudio mucho más detallado.

A partir de la base de datos se calculó la discrepancia taxonómica para cada intervalo de tiempo, usando el índice $\Delta+$ de Warwick y Clarke (1995). Este indicador evalúa la distancia taxonómica promedio (definida a través de un árbol de clasificación Linneana) entre pares de especies elegidas al azar en una asociación y es análogo a los de diversidad filogenética (Schweiger et al., 2008), por lo que ha sido considerado como un estimador más preciso de la biodiversidad *sensu lato* que los medidores ecológicos tradicionales (Magurran, 2004). El índice posee, entre otras, las virtudes de no sufrir sesgos por la riqueza específica o por el esfuerzo de muestreo (Warwick y Clarke, 1998); éste representa una gran ventaja para el trabajo paleontológico, donde es difícil controlar el tamaño de muestra. Además, a manera de complemento se calculó el índice de variación de la discrepancia taxonómica ($\Delta+$), el cual es análogo a una “varianza taxonómica” y define la equidad en la estructura del árbol taxonómico, es decir, la homogeneidad en la representación relativa de grupos supraespecíficos en la fauna (Clarke y Warwick, 2001). La forma de respuesta del indicador es tal que, en el caso de igual riqueza, alcanza cifras más bajas cuando la mayoría de especies en la colección de datos pertenece al mismo grupo taxonómico mayor (género o familia en este caso) y toma valores elevados mientras mejor distribuida esté la riqueza entre grupos (Warwick y Clarke, 2001). Una vez con los valores de $\Delta+$, Δ y la riqueza específica de corales se evaluó la relación entre estos 3 indicadores a lo largo del tiempo (millones de años), mediante el coeficiente de correlación por rangos de Spearman (Zar, 2009). Este procedimiento se llevó a cabo dada la falta de normalidad de los datos de riqueza y discrepancia taxonómica y sólo se aplicó a los intervalos de tiempo donde se registró al menos una especie (56 de 65 totales), ya que la nula riqueza conocida actualmente para esos lapsos pudiera ser en realidad un artefacto que no indica la extinción total de la fauna coralina arrecifal en la región, sino la carencia de afloramientos representativos durante el intervalo de tiempo.

Resultados

La figura 1 muestra que la riqueza de especies de coral ha tenido fuertes fluctuaciones en el Cenozoico, con los mayores valores en intervalos de tiempo distribuidos en el Reciente (42 especies), Oligoceno (24-27 m.a.; 37 especies) y Eoceno (41-45 m.a.; 32 especies); en contraste, los

más bajos se presentaron al principio de esta era, entre los 64-55 m.a. (Paleoceno-Eoceno; 3 especies), así como en la transición Eoceno-Oligoceno (32 m.a.) y el Mioceno (14-11 m.a.), donde sólo se tiene registro de una especie. Esos últimos eventos resultan de una serie de extinciones regionales que ocurrieron en las mismas épocas (Eoceno ~ 40 m.a.; Oligoceno-Mioceno, 23-24 m.a.; finales del Mioceno, 7-6 m.a). Finalmente, cabe señalar que en 9 intervalos (7-10, 22 y 36-39 m.a.), no existen formaciones donde se hallan registrado especies de corales zooxantelados en la costa oeste de las Américas, lo que no significa que la diversidad haya sido de cero; simplemente aún se carece de datos al respecto.

En claro contraste con los hallazgos descritos, la discrepancia taxonómica ($\Delta+$) ha sido muy estable y permanece entre las 38 y 49 unidades, aunque hace 23 m.a. (Oligoceno-Mioceno) se presentó un valor mínimo de 33.3 unidades como resultado de una extinción coralina que sólo dejó 4 especies de 2 géneros (*Siderastrea* y *Eusmilia*; véase López-Pérez, 2005; Fig. 1). Este es el único caso que se vio claramente reflejado tanto en la riqueza como en $\Delta+$. Finalmente, la tendencia de la variación de la discrepancia taxonómica no coincidió con la de los índices de biodiversidad anteriores (Fig. 2), ya que las cifras más altas ($\Delta+ > 140$) se presentaron en el Eoceno (55-64 m.a.), Oligoceno (a los 23 m.a.) y en el Reciente, mientras que el resto del Cenozoico el indicador varió entre 25 y 93 unidades. Además, a los 23 m.a. y entre 11-14 m.a. (todo durante el Mioceno), el índice tomó valores de cero porque en los afloramientos fósiles sólo se ha registrado una especie y por ende, no existe varianza en los datos (Clarke y Warwick, 2001).

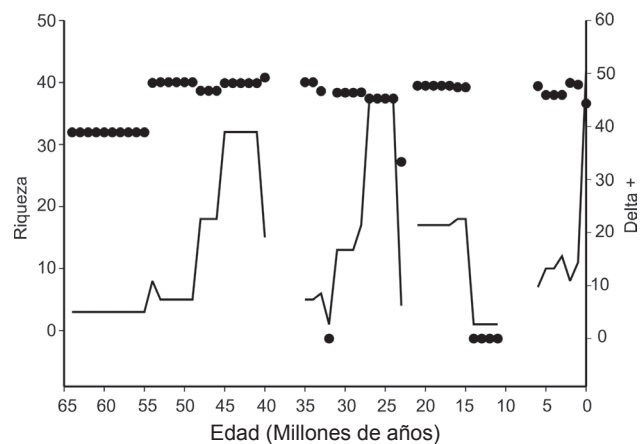


Figura 1. Variación de la riqueza de especies y discrepancia taxonómica ($\Delta+$) de los corales zooxantelados del Pacífico americano durante el Cenozoico. Línea= riqueza de especies, puntos= discrepancia taxonómica ($\Delta+$). Obsérvese la diferencia de escala para cada índice.

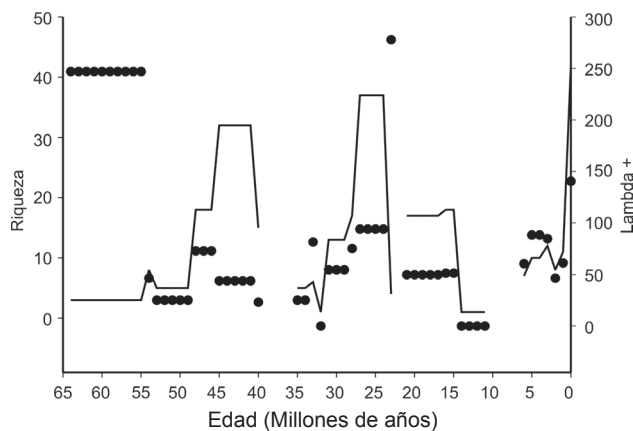


Figura 2. Variación de la riqueza de especies y la variación de la discrepancia taxonómica ($\Delta+$) de los corales zooxantelados del Pacífico americano durante el Cenozoico. Línea= riqueza de especies, puntos= variación en la discrepancia taxonómica ($\Delta+$). Obsérvese la diferencia de escala para cada índice.

Al revisar las relaciones entre índices, la figura 1 muestra que la riqueza de especies ha disminuido sensiblemente a lo largo del Cenozoico (Spearman $r = -0.561$, $n = 51$, $p < 0.001$), además de que al principio y al final de este periodo se comportó de manera similar a la discrepancia taxonómica (es decir, intervalos de tiempo con bajo número de especies presentaron la menor longitud promedio del árbol taxonómico y a la inversa). Sin embargo, el análisis de correlación entre la riqueza y la discrepancia taxonómica señaló que dicha relación no es estadísticamente consistente (Spearman $r = 0.255$, $n = 51$, $p = 0.070$), lo que evidencia la independencia en la respuesta de los indicadores de biodiversidad citados. En contraste, $\Delta+$ y la riqueza están ligados de forma negativa (Spearman $r = -0.282$, $n = 51$, $p = 0.044$, Fig. 2), lo que apunta que intervalos de tiempo con mayor número de especies presentaron un arreglo menos homogéneo en su distribución dentro de taxa mayores. Así, puede decirse que en tiempos de alta diversidad de corales zooxantelados en el Pacífico oriental, las especies tienden a pertenecer a los mismos grupos taxonómicos superiores.

Por otra parte, la comparación de los valores de $\Delta+$ y el tiempo geológico (Spearman $r = -0.173$, $n = 51$, $p = 0.225$, Fig. 1) pone de manifiesto una conexión negativa aunque no significativa entre ambos. En el caso de $\Delta+$, este indicador era más alto a principios del Cenozoico y su valor también ha ido disminuyendo, pero de nuevo la relación no es estadísticamente confiable (Spearman $r = 0.159$, $n = 51$, $p = 0.263$, Fig. 2). Finalmente, ambos índices están fuertemente asociados entre sí y se comportan de forma inversa (Spearman $r = -0.981$, $n = 51$, $p < 0.0001$), indicando que en

aquellos periodos cuando la discrepancia taxonómica ($\Delta+$) es mayor, las especies de los ensamblajes tienden a formar parte de los mismos grupos mayores (géneros o familias).

Recapitulando, los resultados del estudio indican que: a) la riqueza de especies de corales zooxantelados en el Pacífico oriental ha fluctuado notablemente durante el Cenozoico; b) la discrepancia taxonómica ($\Delta+$) ha sido relativamente invariable en el tiempo y sus valores están desacoplados de las modificaciones en la riqueza específica y c) la variación de la discrepancia taxonómica ($\Delta+$) disminuye tanto con la riqueza como con $\Delta+$, lo que marca una tendencia hacia la mayor presencia de especies emparentadas (pertenecientes al mismo grupo taxonómico mayor) cuando la diversidad ha sido mayor.

Discusión

El presente estudio muestra que la riqueza específica de corales zooxantelados del Pacífico oriental ha sufrido variaciones importantes a lo largo del tiempo geológico y tiene una tendencia neta a disminuir hacia el presente (Fig. 1), lo que ya antes López-Pérez (2005) había registrado. También se había observado a escala de géneros desde Durham (1947) y con datos más recientes por Colgan (1990) y por Grigg y Hey (1992). Dichos autores han indicado que esos cambios resultaron de una serie de eventos de extinción en el Eoceno, Oligoceno-Mioceno y Mioceno-Plioceno; además, por el alto endemismo que ocurrió en el Eoceno y un pulso de colonización desde el Pacífico central en el Reciente. A pesar de que las fluctuaciones están claramente definidas en términos de riqueza, no se han visto reflejadas en el índice de discrepancia taxonómica (el cual se ha mantenido relativamente equilibrado en el tiempo; Fig. 1), y ambos muestran desfases en su comportamiento, en especial durante los últimos 30 millones de años. Para explicar estos patrones se requiere revisar el significado ecológico del indicador de diversidad taxonómica empleado.

Clarke y Warwick (1998) observaron que para que el nivel de $\Delta+$ sea persistente, no debe haber modificaciones importantes en la proporción del número de taxa relativo a su nivel inmediato superior (especies en cada género; géneros por familia, etc.). Al revisar la situación de los corales arrecifales del Pacífico en el Cenozoico (Fig. 3) se advierte que la relación especies/géneros y géneros/familias fluctúa de 1.0 a 2.0, con apenas algunos valores atípicos superiores a 2.0 entre los 23 y 27 m.a. y en el Reciente (Fig. 3). En función de ese comportamiento puede sugerirse que la constancia en la relación de la riqueza entre distintos niveles de la jerarquía taxonómica ha dado lugar a que la longitud media del árbol taxonómico de los corales no varíe mucho, y consecuentemente a que $\Delta+$ haya sido relativamente estable

durante el Cenozoico e independiente del número de especies presentes y de la edad geológica.

Bajo otra perspectiva, se ha visto que la discrepancia taxonómica responde de manera muy parecida a la diversidad filogenética (Schweiger et al., 2008) y ambas son marcadores eficientes de la variedad de funciones ecológicas de una comunidad, en la lógica de que mientras más separadas filética y taxonómicamente estén las especies, su morfología, sus características biológicas y sus nichos ecológicos diferirán en mayor medida (Rogers et al., 1999). Esta propiedad de $\Delta+$ tiene gran relevancia para el análisis macroevolutivo de la fauna de escleractinios, pues si se considera que los valores del indicador variaron muy poco en el Pacífico oriental, ello sugiere que este grupo ha mantenido un ámbito relativamente constante de desempeño funcional durante el Cenozoico, aún en momentos particularmente álgidos y de crisis biológica (Fig. 1). Los resultados del índice contrastan con lo observado para las asociaciones de los mares Caribe y Atlántico occidental, donde las extinciones de corales arrecifales han sido selectivas durante los últimos 65 m.a. y han afectado la funcionalidad de esos ecosistemas (Budd, 2000). La relación entre $\Lambda+$ y la riqueza de especies demostró que ambos varían significativamente y de forma inversa (Fig. 2), lo que implica que en épocas cuando se registra alto número de corales zooxantelados en el Pacífico oriental, la región ha estado dominada por elementos taxonómicamente más emparentados, es decir, pertenecientes a los mismos géneros o familias (Warwick y Clarke, 2001). Este comportamiento puede observarse incluso en las comunidades recientes del oeste de las Américas (Reyes-Bonilla, 2002), ya que aunque se tiene una de las más altas riquezas registradas históricamente, el elenco está dominado por los géneros *Pocillopora*

(Familia Pocilloporidae; 9 especies), *Porites* (Poritidae; 9 especies) y *Pavona* (Agariciidae; 7 especies). De manera análoga, durante el otro pico de diversidad, a mediados del Eoceno (41 a 45 m.a.), López-Pérez (2005) indicó que el 35% de la fauna regional la constituyeron especies pertenecientes a los géneros *Astreopora*, (familia Acroporidae) *Madracis* (Pocilloporidae) y *Haimesiastrea* (Columastreidae). Que durante intervalos de tiempo particularmente diversos para la fauna de corales, los taxa pertenezcan a un pequeño número de grupos supraespecíficos, puede deberse a las condiciones ambientales prevalecientes durante los últimos 65 m.a. en la costa oeste del continente americano que no han sido las óptimas para el grupo (Veron, 1995; Glynn y Ault, 2000). Así, el entorno debe ejercer mecanismos activos de selección de especies que han favorecido sólo a aquellas que han contado con las características necesarias para colonizar, asentarse y construir las relativamente modestas estructuras arrecifales que se han desarrollado a lo largo del Cenozoico. Finalmente, aun cuando $\Delta+$ y $\Lambda+$ son calculados a partir del mismo grupo de datos, no existe ninguna correlación intrínseca entre ambos debido a que los índices rescatan información independiente (Warwick y Clarke, 1998), aunque no es raro que los dos presenten tendencias estadísticamente significativas (Clarke y Warwick, 2001). La fuerte relación negativa que se observó durante el presente estudio es producto del citado incremento relativo en el número de taxa supraespecíficos (valores altos de $\Delta+$) acoplado a un incremento de elementos emparentados taxonómicamente (valores reducidos de $\Lambda+$).

Las investigaciones realizadas en comunidades marinas y dulceacuícolas actuales han mostrado que los valores bajos de discrepancia taxonómica y de su variación ($\Delta+$ y $\Lambda+$) son una respuesta común a distintos grados de disturbio (Graham et al., 2006; Campbell y Novelo-Gutiérrez, 2007) y en muchas ocasiones, implican reducción en el número de grupos funcionales de una comunidad (Warwick y Clarke, 2001; Euler y Svensson, 2001). En este sentido, la relación inversa entre $\Lambda+$ y la riqueza pueden tomarse como señal de que las comunidades ricas en escleractinios en el Pacífico oriental durante los últimos 65 m.a. tienden a ser dominadas por especies pertenecientes a un reducido número de grupos funcionales y pudieron tener altos niveles de redundancia ecológica (Clarke y Warwick, 1998). Es interesante denotar que aun cuando en el Reciente se tienen 42 especies en la región, se ha hecho patente la vulnerabilidad de los corales a fenómenos como el calentamiento del mar, derivado de la Oscilación Sureña de El Niño (Glynn, 2001), en parte resultante de la semejanza en el tipo de zooxantelas presente en las especies del mismo género (Baker, 2003), es decir, de una amplitud limitada en el nicho ecológico.

En conclusión, el índice de discrepancia taxonómica ($\Delta+$) de los corales zooxantelados del Pacífico orien-

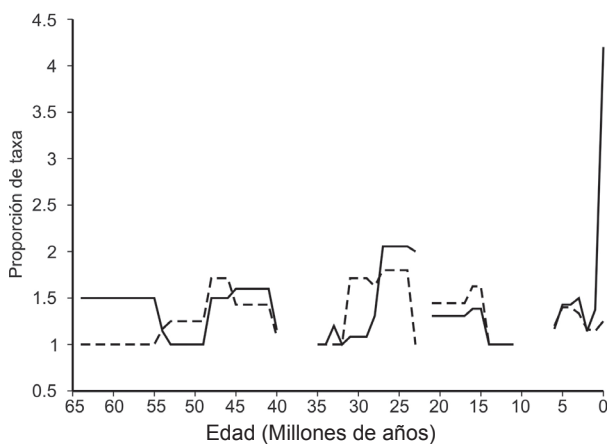


Figura 3. Proporción de especies por género y géneros por familia para corales zooxantelados en el Pacífico oriental durante el Cenozoico. Línea= especies/género, línea punteada= géneros/familia.

tal mostró notable estabilidad a lo largo del Cenozoico y no pareció verse afectado por los eventos masivos de extinción y originación, como ocurrió con la riqueza de especies. Por otra parte, la riqueza y la variación de la discrepancia taxonómica (Δ^+) se comportaron de manera inversa debido a que en épocas geológicas cuando hubo alta riqueza se caracterizan por comunidades con especies taxonómicamente afines, que podría ser indicativo de una redundancia ecológica alta en los ecosistemas arrecifales de la región estudiada y una resistencia potencialmente menor a cambios ambientales en las épocas de mayor variedad específica.

Agradecimientos

Este trabajo se desarrolló con el apoyo de SEP-PRO-MEP (proyecto UABCS 003-2004, asignado al primer autor) y con fondos de la Universidad de Iowa, Sociedad Geológica de América, el Fondo Max y Lorraine Littlefield y mediante una beca de estudios de doctorado (CONACYT 110226) asignados al segundo autor. Se agradecen los comentarios para mejorar el contenido del estudio por parte de Gerardo Barba (UABCS, Museo de Historia Natural) y de los revisores anónimos.

Literatura citada

- Baker, A. C. 2003. Flexibility and specificity in coral-algal symbiosis: diversity, ecology and biogeography of *Symbiodinium*. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:661-689.
- Baron-Szabo, R. C. 2008. Corals of the K/T-boundary: scleractinian corals of the suborders Dendrophylliina, Caryophylliina, Fungiina, Microsolenina, and Stylinina. *Zootaxa* 1952:1-244.
- Budd, A. F. 1991. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic, 11. The Family Faviidae (Anthozoa: Scleractinia). Part I. The Genera *Montastraea* and *Solenastrea*. *Bulletins of American Paleontology* 101:5-83.
- Budd, A. F. 2000. Diversity and extinction in the Cenozoic history of Caribbean reefs. *Coral Reefs* 19:25-35.
- Budd, A. F. y K. G. Johnson 1999. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic. 19. The Family Faviidae (Anthozoa: Scleractinia), pt. II. The genera *Caulastrea*, *Favia*, *Diploria*, *Thysanus*, *Hadrophyllia*, *Manicina* and *Colpophyllia*. *Bulletins of American Paleontology* 356:1-83.
- Budd, A. F. y J. M. Pandolfi. 2010. Evolutionary novelty is concentrated at the edge of coral species distributions. *Science* 328:1558-1561.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1998. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113:278-289.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216:265-278.
- Campbell, B. W. y R. Novelo-Gutiérrez. 2007. Reduction in odonate phylogenetic diversity associated with dam impoundment is revealed using taxonomic distinctness. *Fundamental and Applied Limnology* 168:83-92.
- Colgan, M. W. 1990. El Niño and the history of Eastern Pacific reef building. In *Global ecological consequences of the 1982-83 El Niño Southern Oscillation*, P. W. Glynn (ed.). Elsevier, Amsterdam. p. 183-232.
- Durham, J. W. 1947. Corals from the Gulf of California and the North Pacific Coast of America. *Geological Society of America Memoir* 20:1-68.
- Euler, F. V. y S. Svensson. 2001. Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. *Oecologia* 129:304-311.
- Foster, A. B. 1986. Neogene paleontology in the Northern Dominican Republic. 3. The family Poritidae (Anthozoa: Scleractinia). *Bulletins of American Paleontology* 90:45-123.
- Foster, A. B. 1987. Neogene Paleontology in the Northern Dominican Republic. 4. The genus *Stephanocenia* (Anthozoa: Scleractinia: Astrocoeniidae). *Bulletins of American Paleontology* 93:5-22.
- Glynn, P. W. 2001. Eastern Pacific coral reef ecosystems. In *Coastal marine ecosystems of Latin America*, U. Seeliger y B. Kjerfve (eds.). Springer, Berlin. p. 281-305.
- Glynn, P. W. y J. S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far Eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs* 19:1-23.
- Graham, N. A. J., S. K. Wilson, S. Jennings, N. V. C. Polunin, J. P. Bijoux y J. Robinson. 2006. Dynamic fragility of oceanic coral reef ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103:8425-8429.
- Grigg, R. W. y R. Hey. 1992. Paleooceanography of the tropical eastern Pacific. *Science* 255:172-178.
- Johnson, K. G. 2001. Middle Miocene recovery of Caribbean reef corals: new data from the Tamana Formation, Trinidad. *Journal of Paleontology* 75:513-526.
- Johnson, K. G., J. B. C. Jackson y A. F. Budd. 2008. Caribbean reef development was independent of coral diversity over 28 million years. *Science* 319:1521-1523.
- Johnson, M. E., R. A. López-Pérez, C. R. Ransom y J. Ledesma-Vázquez. 2007. Late Pleistocene coral-reef development on Isla Coronados, Gulf of California. *Ciencias Marinas* 33:1-16.
- Kiessling, W. y R. C. Baron-Szabo. 2004. Extinction and recovery patterns of scleractinian corals at the Cretaceous-Tertiary boundary. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 204:195-223.
- López-Pérez, R. A. 2005. The Cenozoic hermatypic corals in the eastern Pacific: history of research. *Earth-Science Reviews* 72:67-87.

- López-Pérez, R. A. 2008. Fossil corals from the Gulf of California, Mexico: still a depauperate fauna but it bears more species than previously thought. *Proceedings of the California Academy of Science series* 4 59:515-531.
- López-Pérez, R. A. 2012. Late Miocene to Pleistocene reef corals in the Gulf of California. *Bulletins of American Paleontology* 382:1-78.
- López-Pérez, R. A. y A. F. Budd. 2009. Coral diversification in the Gulf of California during Late Miocene to Pleistocene. *In Atlas of coastal ecosystems in the Gulf of California: past and present*, M. E. Johnson y J. Ledesma-Vasquez (eds.). University of Arizona Press, Tucson. p. 58-71.
- López-Pérez, R. A. y H. Reyes-Bonilla. 2000. Los corales constructores de arrecifes en el Pacífico mexicano. Una historia de 65 millones de años. *Ciencia* 51:4-12.
- Magurran, A. E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Cambridge, Massachusetts. 256 p.
- Pandolfi, J. M. 2011. The paleoecology of coral reefs. *In Coral reefs: an ecosystem in transition*, Z. Dubinski y N. Stambler (eds.). Springer, Berlin. p. 13-24.
- Reyes-Bonilla, H. 2002. Checklist of valid names and synonyms of stony corals (Anthozoa: Scleractinia) from the Eastern Pacific. *Journal of Natural History* 36:1-13.
- Reyes-Bonilla, H., L. E. Calderón-Aguilera, G. Cruz-Piñón, P. Medina-Rosas, R. A. López-Pérez, M. D. Herrero-Pérezrul, G. E. Leyte-Morales, A. L. Cupul-Magaña y J. D. Carriquiry-Beltrán. 2005. Atlas de los corales pétreos (Anthozoa: Scleractinia) del Pacífico mexicano. Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada, CONABIO/ CONACYT/ Universidad de Guadalajara/ Centro Universitario de la Costa, Universidad del Mar, Guadalajara, Jalisco. 128 p.
- Rogers, S. I., K. R. Clarke y J. D. Reynolds. 1999. The taxonomic distinctness of coastal bottom-dwelling fish communities of the north-east Atlantic. *Journal of Animal Ecology* 68:769-782.
- Schweiger, O., S. Klotz, W. Durka y I. Kuhn. 2008. A comparative test of phylogenetic diversity indices. *Oecologia* 157:485-495.
- Vaughan, T. W. 1917. The coral reef fauna of Carrizo Creek, Imperial County, California, and its significance. *United States Geological Survey Professional Paper* 98:355-386.
- Veron, J. E. N., 1995. *Corals in space and time*. Comstock, Cornell, Ithaca. 332 p.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series* 129:301-305.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35:523-531.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 39:207-231.
- Zar, J. H. 2009. *Biostatistical analysis*, quinta edición. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 960 p.



Registros de sanguijuelas de Costa Rica y clave para la identificación de las especies con redescrición de *Cylicobdella costaricae*

Records of leeches from Costa Rica and taxonomic key for species identification with a redescription of *Cylicobdella costaricae*

Alejandro Ocegüera-Figueroa^{1,2✉} y Bernald Pacheco-Chaves³

¹Laboratorio de Helminología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tercer circuito s/n, Ciudad Universitaria, Copilco, Coyoacán. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.

²Laboratorio de Genética Evolutiva, Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Valencia, España.

³Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, 11501-2060, San José, Costa Rica.

✉ aoceguera@amnh.org

Resumen. En contraste con los enormes esfuerzos realizados por caracterizar la fauna y flora de Costa Rica, con excepción de algunos registros aislados, muy poco se sabe sobre las sanguijuelas (Annelida: Clitellata) en este país. En este trabajo, presentamos la redescrición de una especie terrestre muy poco conocida: *Cylicobdella costaricae*, caracterizando su morfología externa e interna; esta última se mantenía completamente desconocida hasta la fecha. Adicionalmente, presentamos la primera lista de especies de sanguijuelas para Costa Rica con un total de 12 taxones registrados en las 7 provincias del país. Se incluye una breve descripción de su morfología, fotografías y localidades para cada taxón. Los registros que presentamos son el resultado del estudio de los ejemplares depositados en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica así como de recolectas recientes. Finalmente, incluimos una clave taxonómica para la identificación de las especies de sanguijuelas de Costa Rica.

Palabras clave: Hirudinea, hirudíneos, Rhynchobdellida, Arhynchobdellida, Centroamérica, clave taxonómica.

Abstract. In contrast to the enormous efforts made to characterize the fauna and flora from Costa Rica, except for a few isolated records, very little is known about leeches (Annelida: Clitellata) in the country. In this paper, we present the redescription of a poorly known terrestrial leech: *Cylicobdella costaricae*, characterizing its external and internal morphology, the latter, completely unknown to date. In addition, we report the first list of leech species for Costa Rica, including in total 12 taxa with records from the 7 provinces of the country. We provide a brief description of the leech morphology, pictures and localities for each taxon. The information shown here is the result of the study of both, specimens deposited at the Museo de Zoología of the Universidad de Costa Rica and the new collections. Finally, we provide a taxonomic key for species identification.

Key words: Hirudinea, hirudineans, Rhynchobdellida, Arhynchobdellida, Central America, taxonomic key.

Introducción

Los hirudíneos o sanguijuelas (Annelida: Clitellata) del continente americano han sido estudiados intensivamente desde el punto de vista taxonómico por diversos autores. En América del norte por ejemplo, los trabajos de Caballero (1941; 1956; 1959), Moore (1953), Sawyer (1967), Ringuelet (1981a), Klemm (1982), Davies y Govedich (2001) y Madilly Hovingh (2007); en América del sur, Blanchard (1849), Cordero (1937) y Ringuelet (1985) contribuyeron significativamente en la caracterización de la fauna de hirudíneos del continente. A pesar de esto, algunos países se encuentran escasamente estudiados, siendo Costa Rica un buen ejemplo de ello. Recientemente, se han realizado

diversos estudios encaminados a la caracterización de los invertebrados de agua dulce de Costa Rica (Pacheco-Chaves, 2010; Springer et al., 2010) en los cuales el estudio de las sanguijuelas no fue abordado. A la fecha, los registros sobre hirudíneos del país son escasos y se han publicado de manera aislada (i.e. Dequal, 1917; Plotnikow, 1905; Ringuelet, 1982). Plotnikow (1905) estudió la morfología de diversas especies de sanguijuelas del mundo, entre ellas, una especie de sanguijuela de Costa Rica: *Cylicobdella costaricae* (Plotnikow, 1905), de la que únicamente fueron descritas las características externas. Sawyer (1986) consideró a *C. costaricae* como miembro de la subfamilia Cylicobdellinae (Ringuelet, 1974), en la que se reconocen 3 géneros de sanguijuelas macrófagas y terrestres distribuidas exclusivamente en América del Sur: *Cylicobdella* (Grube, 1871), *Blanchardiella* (Weber, 1913) y *Lumbri-*

Recibido: 02 mayo 2011; aceptado: 30 julio 2012

cobdella Kennel, 1886. La separación de los 2 primeros géneros es motivo de controversia ya que el conocimiento de su morfología interna es escaso. Cylicobdellinae junto con Gastrostomobdellinae (Richardson, 1971) han sido consideradas como parte de la familia Cylicobdellidae por Sawyer (1986); sin embargo, la monofilia del grupo ha sido puesta en duda recientemente (Oceguera-Figueroa et al., 2011; Nakano et al., 2012). En el presente trabajo se presenta la redescrición morfológica de *C. costaricae*, tanto externa como internamente, con base en ejemplares recolectados recientemente por los autores y con ejemplares depositados en la Colección del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica. Adicionalmente, se presenta la primera lista de las especies de sanguijuelas para el país con fotografías y una breve descripción taxonómica, así como una clave dicotómica para su determinación.

Materiales y métodos

Se revisaron ejemplares de hirudíneos de 12 especies recolectadas en las 7 provincias que comprenden la República de Costa Rica (Cuadro 1). Las sanguijuelas se recolectaron de acuerdo al tipo de hábitat estudiado: la búsqueda de organismos terrestres se realizó bajo piedras y troncos, los organismos acuáticos de vida libre se buscaron bajo piedras y entre las raíces de plantas acuáticas a las orillas de ríos y lagunas. Las especies parásitas fueron recolectadas directamente de sus huéspedes. Los ejemplares recolectados se mantuvieron en recipientes de plástico con agua del medio y posteriormente se anestesiaron mediante la aplicación gradual de alcohol 96° hasta que los movimientos de éstas cesaron completamente. Los ejemplares se fijaron y conservaron en alcohol al 96°. El material de sanguijuelas depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica se estudió morfológicamente y las especies se identificaron mediante claves especializadas (Ringuet, 1985; Sawyer, 1986). Para ello, se diseccionaron bajo un microscopio binocular Nikon SMZ-U y se fotografiaron con una cámara digital SONY α -330 adaptada al microscopio. La ilustración de la morfología interna de *Cylicobdella costaricae* se realizó mediante la superposición de trazos sobre una imagen utilizando el programa Adobe Illustrator (Adobe Systems, San José, California).

Redescrición

Orden Arhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Cylicobdellidae Sawyer, 1986
Género *Cylicobdella* Grube, 1871
Cylicobdella costaricae Plotnikow, 1905 (Figs. 1-3).
Se realizó con base en 7 ejemplares.

Material examinado: tres ejemplares recolectados el 27 de noviembre, 2007 en la Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica por Alejandro Oceguera-Figueroa y Bernal Pacheco-Chaves. Un ejemplar recolectado en enero de 1994 en el Parque Nacional de Guanacaste, estación Pitilla, Guanacaste, Costa Rica, por C. Moraga. Tres ejemplares recolectados el 2 agosto de 1984 en las nubes de Coronado, San José, por Bernal Morera.

Morfología externa. Cuerpo firme, muscular, largo y angosto (Figs. 1, 2). Diámetro poco variable longitudinalmente, cuerpo no aplanado, circular o semicircular en corte transversal. Color gris o pardo claro, uniforme, sin franjas ni pigmentos de disposición metamérica, región ventral ligeramente más clara. Ventosas anterior y posterior muy poco desarrolladas y en ningún caso más anchas que el cuerpo. Sin papilas, sensilas u otros órganos sensoriales distinguibles externamente. Longitud del cuerpo 74.5 mm (51-100.5), ancho 5.49 mm (3-8) (n= 10). Clitelo no definido. Tres pares de manchas oculares, en III b2, IV b2, V b2. Gonoporo masculino en somito XII entre los anillos b2/a2, gonoporo femenino en XII sobre b5. 1+1/2 anillos entre los gonoporos. Nefridioporos no observables externamente. Somitos I y II formados por un solo anillo, somitos III-VI formados por 2 anillos, VII y VIII formados por 3 anillos, IX con 4 anillos, X-XXIV formados por 5 anillos, XXV con 4 anillos, XXVI con 3 anillos y XXVII con 2 anillos. Ano en la superficie dorsal entre XXVI y XXVII. Dos anillos entre el ano y la ventosa posterior.

Morfología interna. Boca amplia situada en el borde posterior de la ventosa oral. Faringe de VII a XIII con 3 grandes pliegues musculares sin mandíbulas. Buche de XIV a XIX. Sin ciegos gástricos. Recto corto, sin ciegos, que desemboca dorsalmente en el ano. Testisacos bien desarrollados formando dos hileras laterales a lo largo del cuerpo, un único par por somito situados en los espacios interganglionares, 10 pares en total, de XV/XVI a XXIV/XXV. Los vasos eferentes de cada testisaco desembocan en un vaso deferente a cada lado del cuerpo, el cual alcanza su punto más anterior en XII. Los ductos eyaculatorios presentan un extenso recorrido descendente hasta XVI y a continuación presentan nuevamente un recorrido ascendente hasta alcanzar XII, a lo largo del cual su diámetro va aumentando gradualmente (epidídimos *sensu* Ringuet, 1944). Finalmente, cada uno de los ductos eyaculatorios desemboca independientemente en los cuernos atriales, los cuales están bien desarrollados y presentan 2 o más plegamientos. Ovarios simples y tubulares, se extienden desde el gonoporo femenino hasta XV. No presentan vagina ni oviducto común (Fig. 3).

Otros ejemplares estudiados: 3 ejemplares UCR19-01. Los ejemplares sin datos de recolecta fueron estudiados

Cuadro 1. Especies, localidades, recolectores y fechas de recolecta de las sanguijuelas estudiadas en este trabajo

| <i>Taxon</i> | <i>Sitio</i> | <i>Localidad</i> | <i>Recolector</i> | <i>Fecha</i> |
|--------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|---------------------------|--------------|
| Arhynchobdellida | | | | |
| <i>Cylicobdella costaricae</i> | Ojo de agua, Turrialba | Cartago | J. Moya | 26/12/2008 |
| | Reserva Leonel Oviedo, Campus Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca | San José | A. Oceguera y B. Pacheco | 26/11/2007 |
| | Estación Barva, Parque Nacional Braulio Carrillo | Heredia | ND | ND/04/09 |
| | Universidad de Costa Rica, San Pedro de Montes de Oca | San José | J. Moya | 19/05/2009 |
| | San Pedro de Montes de Oca | San José | B. Pacheco | 12/04/2011 |
| | San Pedro de Montes de Oca, 1200msnm | San José | B. Pacheco | ND/05/2011 |
| | Ayala, Escazú; camino al club campestre entre San Rafael y Ayala | San José | M. Herrera | 23/11/2008 |
| | Ipis de Goicoechea calle a Coronado. 150 metros norte de la Escuela Los Ángeles. Calle La Juliana. Contiguo al puente principal | San José | M. Herrera | 19/04/2009 |
| | San Antonio de Escazú; calle a Torrotillo, sobre Río Agres | San José | M. Herrera | 23/11/2008 |
| | Dulce Nombre de Coronado de la iglesia de Los Ángeles 26m este y 75 sur. Punto ubicado al final de la Calle | San José | M. Herrera | 22/09/2008 |
| <i>Barbronia weberi</i> | Barva. Primer puente entre Barva y San Pedro de Barva | Heredia | M. Herrera | 10/02/2009 |
| | Concepción de Alajuelita; intercepción de Concepción hacia El Tejar | San José | M. Herrera | 03/11/2008 |
| | Puente en la Cervecería . Calle entre Río Segundo de Alajuela y San Joaquín de Flores | Heredia | M. Herrera | 06/10/2009 |
| | Del Mall Internacional 300 metros hacia el aeropuerto (Phillips) 20 metros aguas abajo del puente peatonal | Alajuela | M. Herrera | 06/10/2009 |
| | Ingenio Taboga, Canal de riego, Cañas | Guanacaste | P. Gutiérrez | 31/01/2008 |
| | Río Pará Blanco, Moravia | San José | P. Gutiérrez y B. Pacheco | 01/02/2009 |
| | Quebrada Los Negritos, Campus UCR, San Pedro de Montes de Oca | San José | A. Oceguera y B. Pacheco | 26/11/2007 |
| | Río Toyogres | Cartago | P. Gutiérrez | ND/02/2009 |
| | Santo Domingo . Calle a Tibás. Plantel Colima del MOPT | Heredia | M. Herrera | 20/01/2009 |
| | Del Mall Internacional 300 metros hacia el aeropuerto (Phillips) 20 metros aguas abajo del puente peatonal | Alajuela | M. Herrera | 19/05/2009 |
| | Moravia. San Blas de Moravia. Puente en curva entre San Blas y San Antonio de Coronado | San José | M. Herrera | 19/03/2009 |
| | Concepción de la Unión. Cartago. Del Templo Católico 200 metros al oeste en puente de calle a San José | Cartago | M. Herrera | 03/03/2009 |
| | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera | Alajuela | M. Herrera | 06/10/2008 |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Taxon</i> | <i>Sitio</i> | <i>Localidad</i> | <i>Recolector</i> | <i>Fecha</i> |
|------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|----------------------------|--------------|
| <i>Erpobdella triannulata</i> | Guadalupe, Goicoechea. Calle entre La Paulina y Guadalupe | San José | M. Herrera | 31/03/2009 |
| | Purral de Goicoechea. Cruce a Guadalupe, Purral y Coronado | San José | M. Herrera | 17/04/2009 |
| | Curridabat. Puente en Calle hacia San Pedro | San José | M. Herrera | 03/04/2009 |
| | Sabana Sur, punto en puente de Bajo Los Anonos, entrada por calle al frente de Embajada de Brasil | San José | M. Herrera | 28/04/2009 |
| | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera | Alajuela | M. Herrera | 19/02/2009 |
| | Terminal de Buses de Limón (caribeños) | San José | M. Herrera | 31/03/2009 |
| | Ventanas, Turrúcares, calle a Piedras Negras de Mora, calle de lastre | Alajuela | M. Herrera | 13/01/2009 |
| <i>Semiscolex</i> sp. | Parque Nacional Palo Verde | Guanacaste | J. Montemarano | 07/07/2010 |
| | Parque Nacional Palo Verde | Guanacaste | J. Montemarano | 07/07/2010 |
| | Parque Nacional Palo Verde | Guanacaste | J. Montemarano | ND/07/2010 |
| Rhynchobdellida | | | | |
| <i>Haementeria</i> sp. | Finca La Selva | Heredia | D. C. Robinson | 06/11/1966 |
| | Humedal Viejo | Guanacaste | J. Montemarano | 30/06/2010 |
| <i>Helobdella</i> cf. <i>stagnalis</i> | Quebrada Norberta | Cartago | B. Pacheco y M. Masis | 21/04/2008 |
| | Limonar, Esparza | Puntarenas | P. Gutiérrez y A. Castillo | 25/06/2008 |
| | Laguna Peje, 30msnm | Limón | B. Pacheco y F. Reyes | 31/01/2012 |
| <i>Helobdella</i> cf. <i>triserialis</i> | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera | Alajuela | M. Herrera | 19/02/2009 |
| | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera | Alajuela | M. Herrera | 19/02/2009 |
| | Quebrada Norberta | Cartago | B. Pacheco&M. Masis | 21/04/2008 |
| | Moravia. San Blas de Moravia. Puente en curva entre San Blas y San Antonio de Coronado | San José | M. Herrera | 19/03/2009 |
| | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera Moravia | Alajuela | M. Herrera | 06/10/2008 |
| | Guadalupe, Goicoechea. Calle entre La Paulina y Guadalupe | San José | M. Herrera | 31/03/2009 |
| | Purral de Goicoechea. Cruce a Guadalupe, Purral y Coronado | San José | M. Herrera | 17/04/2009 |
| | Rotonda Juan Pablo II y Plaza Mayor de Rohmoser | San José | M. Herrera | 14/04/2009 |
| | Parque Nacional Palo Verde | Guanacaste | J. Montemarano | 07/07/2010 |
| | Cuenca del Río Purires | Cartago | L. M. Rodríguez | ND/ND/2010 |
| <i>Helobdella elongata</i> | La Guácima. Calle entre la Guácima y Rincón de Herrera | Alajuela | M. Herrera | 19/02/2009 |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Taxon</i> | <i>Sitio</i> | <i>Localidad</i> | <i>Recolector</i> | <i>Fecha</i> |
|---------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------|-----------------------|----------------------------|
| | Quebrada Norberta | Cartago | B. Pacheco & M. Masis | 21/04/2008 |
| <i>Helobdella</i> sp. | Embalse Angostura, Turrialba | Cartago | M. Herrera | 10/07/2009 |
| | Terminal de Buses de Limón (caribeños) | San José | M. Herrera | 31/03/2009 |
| | Peñas Blancas, San Ramón | Alajuela | ND | 14/07/2003 |
| | Tierra Blanca | Cartago | R. Araya | ND/05/2010 |
| | Quebrada Mr.Asch, Aguas Zarcas, San Carlos | Alajuela | B. Pacheco | ND/ND/2009 |
| | Quebrada Camaroncillo | Limón | X. González | 11/03/2009 |
| | Quebrada Banegas, Pavón, Riyito, R. Rincón, P. de Osa | Puntarenas | ND | ND/10/2005/- ND/03/2006 |
| | Río Toyogres | Cartago | P. Gutiérrez | ND/02/2009 |
| <i>Placobdella ringuleti</i> | Curridabat. Puente en Calle hacia San Pedro | San José | M. Herrera | 27/10/2008 |
| | Adherida a una tortuga <i>Kinosternon scorpioides</i> Ceibo, Cuenca del Río Térraba, Osa | Puntarenas | ND | 07/09/2000 |
| | Adherida a una tortuga <i>Rhinoclemmys annulata</i> , camino de lastre a Puerto Ecológico Caño Blanco | Limón | B. Pacheco | 17/06/2010 |
| <i>Branchellion lobata</i> | Playa Langosta, Santa Cruz | Guanacaste | Gustavo Serrano Mora | 24/03/1992 |
| <i>Stibarobdella macrothela</i> | Reserva Absoluta, Cabo Blanco | Puntarenas | Luis Mena. | 09/02/1993 |

por Raúl Ringuet en 1982 quien los determinó como *Limnobia* sp. Sin embargo, dichos ejemplares fueron identificados por nosotros como *Cylicobdella costaricae*. Otro ejemplar, el CR 07-01 (sin datos de recoleta) fue determinado como *Blanchardiella* sp. por Ringuet, de acuerdo a nuestras observaciones corresponden también con *C. costaricae*.

Comentarios taxonómicos

La descripción original de *Cylicobdella costaricae* elaborada por Plotnikow (1905), así como la breve nota de Ringuet (1981b) constituyen los únicos registros de campo de esta especie. La mención de este taxón en Ringuet (1944) y Sawyer (1986) solo hacen referencia a los trabajos previamente señalados y no a observaciones nuevas. La descripción original, al igual que la mayoría de los trabajos de la época, se basa únicamente en caracteres ectosomáticos. Dicha descripción menciona que los ejemplares fueron recolectados en Costa Rica, sin especificar el sitio. Los ejemplares estudiados por nosotros provienen de la provincia de San José y de Guanacaste; todos se reconocen como un único taxón, cuyos caracteres morfológicos son compatibles con los señalados por Plotnikow (1905), por lo cual establecemos que los ejemplares aquí estudiados corresponden a *C. costaricae*.

Sawyer (1986) reconoció además de *C. costaricae*, otras tres especies más para el género: *Cylicobdella joseensis* (Grube y Örsted, 1859), *Cylicobdella coccinea* Kennel, 1886 y *Cylicobdella intermedia* (Nonato, 1946). El número de anillos separando los gonoporos es el carácter diagnóstico de cada una de las especies. En el caso de *C. costaricae* hay 1+1/2 anillos separando los gonoporos, mientras que en *C. coccinea* hay 1/2+1+1/2 o bien 2+1/2, mientras que en *C. joseensis* y *C. intermedia*, hay 2 anillos completos separando los gonoporos.

Estrechamente relacionadas con las especies del género *Cylicobdella* se encuentran las pertenecientes a los géneros *Blanchardiella* y *Lumbricobdella*. La distinción entre cada uno de estos géneros no ha sido estudiada a fondo y dada la gran similitud ecológica y morfológica de las especies de estos géneros es posible que en realidad, pueda tratarse de un solo grupo. Las especies de los 3 géneros comparten la forma general del cuerpo, la forma del aparato digestivo desde la boca hasta el ano, la disposición del aparato reproductor masculino y femenino, además de la distribución geográfica. Se ha señalado que las especies de *Blanchardiella*, a diferencia de las de *Cylicobdella*, presentan mandíbulas rudimentarias con estiletes además de manchas oculares, estas últimas supuestamente ausentes en la especie del género *Cylicobdella*, pero presentes en *C. costaricae*, como se señala con anterioridad. Considera-

mos que conceder importancia taxonómica a las manchas oculares es problemático, ya que en muchos organismos, los pigmentos desaparecen aparentando la ausencia de dicho carácter. Por otra parte, las especies de *Lumbricobdella* presentan 10 o más anillos y múltiples testisacos por somito, contrastando con el somito 5 anillado y con el único par de testisacos por somito característico de las especies de *Cylicobdella* y *Blanchardiella*. El análisis detallado de la morfología de la región anterior, incluyendo la apertura oral y la faringe de los ejemplares aquí estudiados, nos permite afirmar que no presentan mandíbulas rudimentarias, estiletes ni ninguna estructura esclerotizada; sin embargo, la forma en que los pliegues musculares se arreglan en la faringe podrían asemejarse a la forma de las mandíbulas características de otros Hirudiniiformes (e.g. *Hirudo medicinalis* Linnaeus, 1758), sin embargo es claro que en *C. costaricae* dichas estructuras están ausentes.

La disección de los ejemplares de *Cylicobdella costaricae* empleados para la redescipción que se presenta aquí nos permitió examinar el contenido del aparato digestivo. En el buche de un ejemplar se hallaron restos de oligoquetos así como también individuos pequeños de *C. costaricae*, confirmando que el canibalismo está presente en esta especie, al igual que en otras especies macrófagas (Davies y Everett, 1975).

Otros registros

Orden Arhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Salifidae Johanson, 1910
Género *Barbronia* Johanson, 1918
Barbronia weberi Blanchard, 1897 (Figs. 4, 5).

Cuerpo largo y con ancho uniforme, no aplanados dorsoventralmente, clitelo evidente en ejemplares adultos, ventosas poco desarrolladas. Color pardo uniforme, ligeramente más claro en la superficie ventral, con 3 pares de manchas oculares, un par anterior y 2 pares posteriores. Boca amplia en el centro de la ventosa anterior. Un par de gastroporos en la línea media ventral, el primero anterior al gonoporo masculino y el segundo posterior al gonoporo femenino. Organismos de agua dulce, macrófagos (Sawyer, 1986). Especie considerada invasora, originaria del sureste asiático o África, que ha sido introducida accidentalmente alrededor del mundo (Genoni y Fazzone, 2008; Ocegüera-Figueroa et al., 2011).

Orden Arhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Erpobdellidae Blanchard, 1894
Género *Erpobdella* Blainville, 1818
Erpobdella triannulata Moore 1908 (Fig. 6).

Cuerpo largo y con ancho uniforme, no aplanado dorsoventralmente, clitelo evidente en ejemplares adul-

tos, ventosas poco desarrolladas. Color pardo o gris claro, algunos ejemplares tienen franjas longitudinales de posición dorsal. Tres pares de manchas oculares, un par anterior y 2 pares posteriores. Boca amplia en el centro de la ventosa anterior. Gonoporos separados por 3 anillos. Sin gastroporos. Organismos de agua dulce, macrófagos (Sawyer, 1986).

Orden Arhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Semiscolecidae Ringuelet, 1972
Género *Semiscolex* Kinberg, 1866
Semiscolex sp. (Fig. 7).

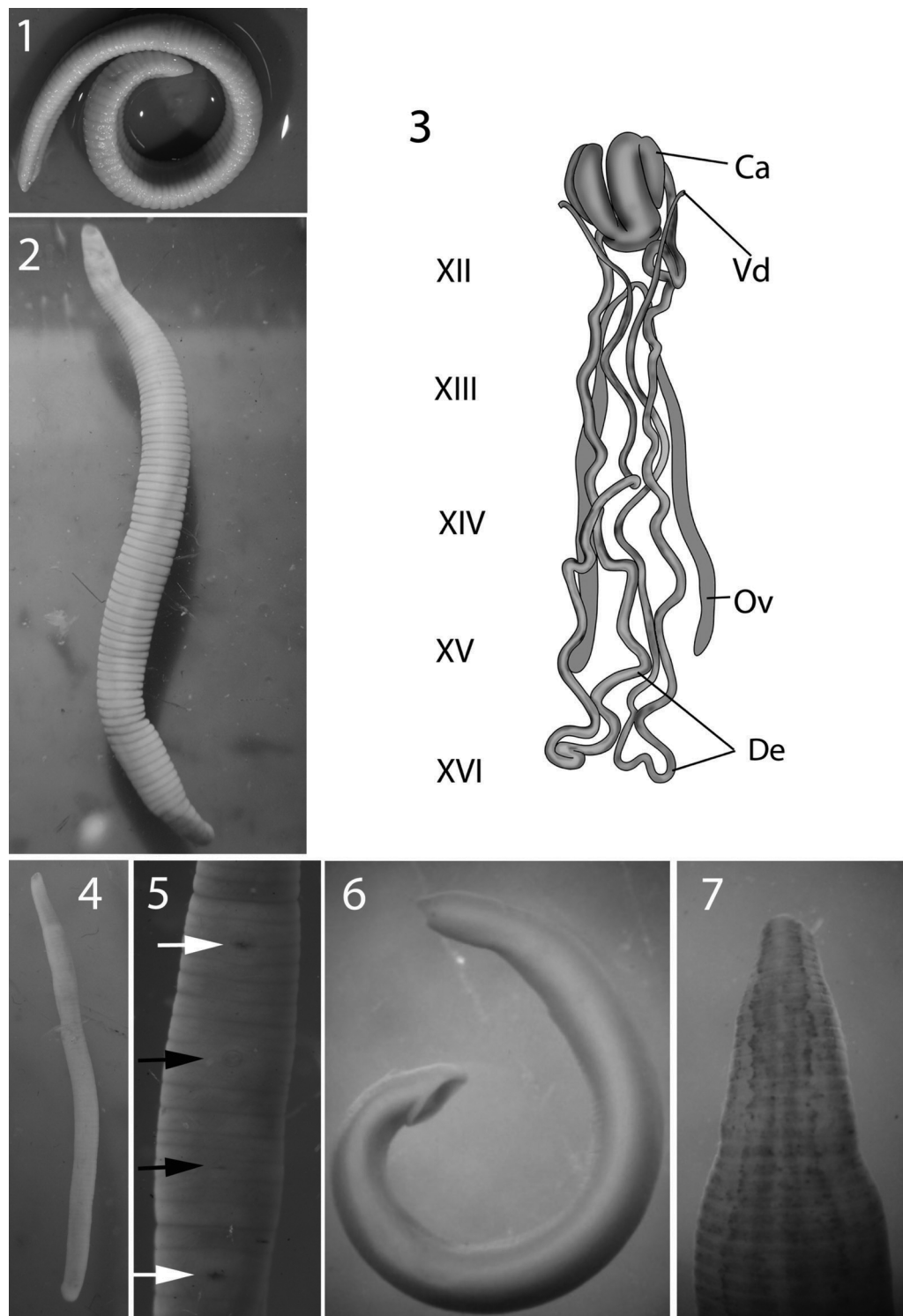
Cuerpo largo y muscular con ancho uniforme, el extremo anterior ligeramente adelgazado. No aplanados dorsoventralmente, clitelo evidente, ventosas poco desarrolladas. Color pardo con un par de franjas paramedianas longitudinales de color pardo oscuro. Cinco pares de manchas oculares arregladas en arco. Boca amplia en el centro de la ventosa anterior. Gonoporos separados por 13 1/2 anillos. Sin gastroporos. Las características morfológicas de estos organismos no corresponden con las descritas para ninguna especie del género (ver Ringuelet, 1985) y probablemente se trata de una especie aún no descrita. Organismos de agua dulce, macrófagos (Sawyer, 1986).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Haementeria* de Filippi, 1849
Haementeria sp. (Fig. 8).

Se examinaron dos ejemplares en malas condiciones de conservación. Cuerpo aplanado dorsoventralmente, lanceolado, clitelo no evidente, ventosa anterior poco desarrollada con la boca en forma de poro situada en el margen anterior, ventosa posterior fuerte y fácilmente distinguible. Tegumentos blanquecinos y ligeramente transparentes. Un único par de manchas oculares muy próximos entre sí. Superficie dorsal con 11 hileras longitudinales de papilas. Las especies de *Haementeria* son dulceacuícolas, estrictamente hematófagas y se alimentan de una gran variedad de especies de vertebrados (Ocegüera-Figueroa, 2011).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Helobdella* Blanchard, 1896
Helobdella sp. (Fig. 9).

Cuerpo aplanado dorsoventralmente, región anterior estrecha que se ensancha hacia el extremo posterior, lanceolado; clitelo no evidente, ventosa anterior poco desarrollada con la boca en forma de poro situada en el margen anterior, ventosa posterior fuerte y fácilmente distinguible. Tegumentos blanquecinos. Un par de manchas oculares bien separadas entre sí. Sin placa quitinoide



Figuras 1-7. Arhynchobdellida de Costa Rica. 1. Vista lateral de *Cylicobdella costaricae*. 2. Vista dorsal de *C. costaricae*. 3. Vista dorsal del aparato reproductor masculino y femenino de *C. costaricae*. (Ca) Cuernos atriales; (Vd) Vaso deferente; (De) Ducto eyaculatorio; (Ov) Ovario. 4. Vista ventral de *Barbronia weberi*. 5. Detalle de la vista ventral de los somitos sexuales de *B. weberi*. Flechas blancas señalan los gastroporos y flechas negras señalan el gonoporo masculino y femenino. 6. Vista lateral de *Erpobdella triannulata*. 7. Vista dorsal del extremo anterior de *Semiscollex* sp.

dorsal. Sin papilas, sensilas o manchas arregladas metaméricamente. Las características morfológicas de estos ejemplares no corresponden con las de las especies descritas con anterioridad para Costa Rica y posiblemente se trate de una especie nueva. Sin embargo, la taxonomía del grupo requiere de una revisión formal ya que se ha demostrado que existen diversas formas únicamente distinguibles con base en información molecular (Oceguera-Figueroa et al., 2010). Las especies del grupo se consideran dulceacuícolas y liquidosomatófagas (Sawyer, 1986).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Helobdella* Blanchard, 1896

Helobdella cf. *stagnalis* (Linnaeus, 1758) (Figs. 10, 11).

Cuerpo aplanado dorsoventralmente, región anterior estrecha y se ensancha hacia el extremo posterior, lanceolado, clitelo no evidente, ventosa anterior poco desarrollada con la boca en forma de poro situada en el margen anterior, ventosa posterior fuerte y fácilmente distinguible. Tegumentos blanquecinos. Un par de manchas oculares bien separadas entre sí. Placa quitinoide dorsal de forma triangular en el extremo anterior del cuerpo. Un ejemplar fue colectado sobre una tortuga *Kinosternon scorpioides* (Linnaeus, 1766), sin embargo, las especies de *Helobdella* no se alimentan de sangre de vertebrados por lo que se considera que su presencia en la tortuga es accidental. La taxonomía del grupo requiere de una revisión formal ya que se ha demostrado que existen diversas formas únicamente distinguibles en base a información del ADN (Oceguera-Figueroa et al., 2010). Las especies del grupo se consideran dulceacuícolas y liquidosomatófagas (Sawyer, 1986).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Helobdella* Blanchard, 1896

Helobdella cf. *triserialis* (E. Blanchard, 1849) (Figs. 12, 13).

Cuerpo aplanado dorso-ventralmente, lanceolado, con la región anterior estrecha y ensanchándose hacia el extremo posterior; clitelo no evidente, ventosa anterior poco desarrollada con la boca en forma de poro situada en el margen anterior; ventosa posterior fuerte y fácilmente distinguible. Tegumentos blanquecinos. Un par de manchas oculares bien separadas entre sí. Sin placa quitinoide dorsal, 3 o más hileras longitudinales dorsales de papilas y pigmentos muy evidentes. Las especies del grupo se consideran dulceacuícolas y liquidosomatófagas (Sawyer, 1986).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Helobdella* Blanchard, 1896

Helobdella elongata (Castle, 1900) (Fig. 14).

Cuerpo no aplanado dorso-ventralmente, ancho uniforme a lo largo del cuerpo, circular o semicircular en corte transversal, ventosas poco desarrolladas. Boca en forma de poro situada en el margen anterior de la ventosa oral. Clitelo no evidente. Tegumentos blanquecinos. Un par de manchas oculares bien separadas entre sí. Sin placa quitinoide dorsal, sin pigmentos o papilas arregladas metaméricamente. Las especies del grupo se consideran dulceacuícolas y liquidosomatófagas (Sawyer, 1986).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Glossiphoniidae Vaillant, 1890
Género *Placobdella* Blanchard, 1893

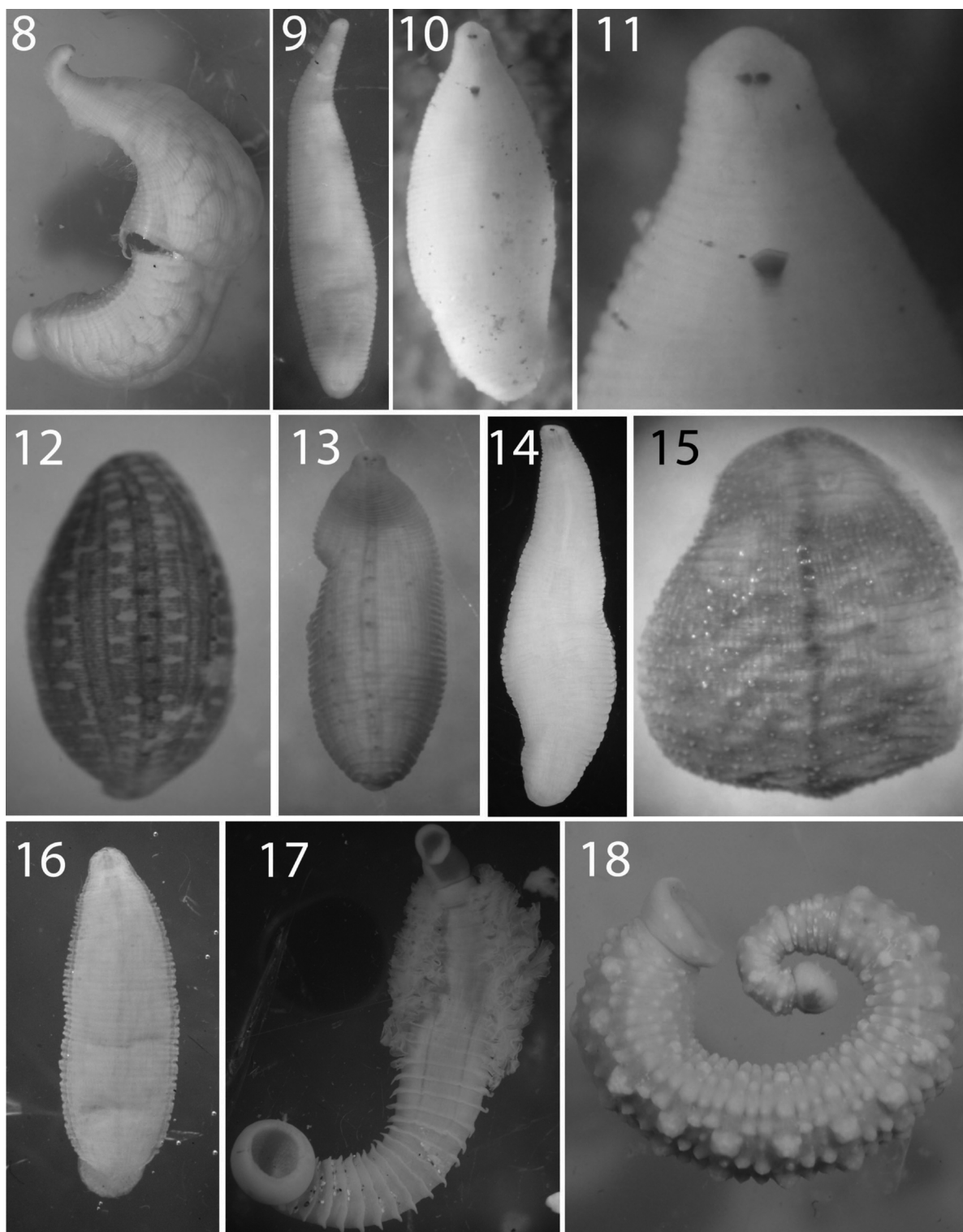
Placobdella ringueleti López-Jiménez y Oceguera-Figueroa, 2009 (Figs. 15, 16).

Ejemplares recolectados parasitando tortugas de agua dulce *Kinosternon scorpioides* y *Rhinoclemmys annulata* (Gray, 1860). Cuerpo aplanado dorso-ventralmente, parte anterior estrecha y se ensancha hacia el extremo posterior, lanceolado, clitelo no evidente, ventosa anterior poco desarrollada con la boca en forma de poro, situada en el margen anterior, ventosa posterior fuerte y fácilmente distinguible. Cuerpo blanquecino y de tegumento ligeramente transparente. Dos pares de manchas oculares, el primer par en coalescencia, el segundo par ligeramente posterior al primero, dando la apariencia de formar una sola mancha ocular. Una única línea longitudinal dorsal de color pardo, en algunos ejemplares, dicha línea se encuentra desvanecida. Los caracteres morfológicos se corresponden a los descritos por López-Jiménez y Oceguera-Figueroa (2009). Las especies de *Placobdella* son estrictamente de agua dulce y hematófagas, particularmente de tortugas de agua dulce (Oceguera-Figueroa y Siddall, 2008; López-Jiménez y Oceguera-Figueroa, 2009).

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Piscicolidae Johnston, 1865
Género *Branchellion* Savigny, 1822

Branchellion lobata Moore, 1952 (Fig. 17).

Colectados de la cloaca de una raya hembra. Cuerpo semicircular en corte transversal, no aplanados dorso-ventralmente, ancho del cuerpo más o menos uniforme distinguiéndose claramente 2 regiones, una anterior (traquelosoma) y otra posterior (urosoma). El traquelosoma está provisto de 31 pares de branquias laterales en forma de lámina, clitelo no distinguible. Un par de manchas oculares, ventosas bien desarrolladas en forma de copa. Los caracteres morfológicos son consistentes a los descritos por Sawyer (1986) y Moore (1946). Las especies del grupo son exclusivamente marinas y hematófagas, generalmente se alimentan de sangre de rayas y tiburones (Sawyer, 1986).



Figuras 8-18. Rhynchobdellida de Costa Rica. 8. Vista lateral de *Haementeria* sp. 9. Vista dorsal de *Helobdella* sp. 10 Vista dorsal de *Helobdella* cf. *stagnalis*. 11. Detalle de la placa quitinoide dorsal de *Helobdella* cf. *stagnalis*. 12 y 13. Vista dorsal de *Helobdella* cf. *triserialis*. 14. Vista dorsal de *Helobdella elongata*. 15 y 16. Vista dorsal de *Placobdella ringueleti*. 17. Vista ventral de *Branchellion lobata*. 18. Vista lateral de *Stibarobdella macrothela*.

Orden Rhynchobdellida Blanchard, 1894
Familia Piscicolidae Johnston, 1865
Género *Stibarobdella* Leigh-Sharpe, 1925
Stibarobdella macrothela (Schmarda, 1861) (Fig. 18).

Un ejemplar. Cuerpo semicircular en corte transversal, clítelos no distinguibles. Ancho del cuerpo parcialmente uniforme, más ancho hacia la mitad del cuerpo y el extremo anterior es más estrecho. Ventosas bien desarrolladas en forma de copa. Superficie del cuerpo cubierta completamente por papilas prominentes. Color blanquecino. Las especies del grupo se consideran exclusivamente marinas y hematófagas, generalmente se alimentan de sangre de rayas y tiburones (Sawyer, 1986).

Discusión

El conocimiento de las sanguijuelas de diversas regiones del continente americano es aún escaso, con pocos registros publicados de forma aislada. Esto es particularmente cierto para los países centroamericanos, por lo cual el presente trabajo representa el punto de partida para estudios futuros, no sólo de Costa Rica sino de los países adyacentes. Este estudio representa el primer trabajo que específicamente investiga la diversidad de sanguijuelas de Costa Rica y se reportan 63 registros pertenecientes a 12 especies recolectadas en las 7 provincias que conforman la República de Costa Rica.

De las 12 especies registradas, 4 pertenecen al orden Arhynchobdellida: *Cylicobdella costaricae*, *Erpobdella triannulata*, *Barbronia weberi* y *Semiscolex* sp. y 8 taxones pertenecen al orden Rhynchobdellida: *Haementeria* sp., *Helobdella* sp., *Helobdella* cf. *stagnalis*, *Helobdella* cf. *triserialis*, *Helobdella elongata*, *Placobdella ringueleti*, *Branchellion lobata* y *Stibarobdella macrothela*. Dos de ellas: *Branchellion lobata* y *Stibarobdella macrothela*, son exclusivamente marinas y parásitas de elasmobranquios. El resto de las especies, con excepción de *Cylicobdella*

costaricae que es terrestre, habitan ambientes dulceacuícolas, tanto ríos como lagunas.

En cuanto a la distribución geográfica de los hirudíneos en Costa Rica, en las provincias de Cartago y Guanacaste se registró el mayor número de especies (6), seguidas por San José y Alajuela con 5 especies cada una, Puntarenas con 4 y finalmente Heredia y Limón con 3 especies cada una. En cuanto al número de registros de hirudíneos, San José es la provincia con mayor número (24) y Limón en el otro extremo con solo 3 registros. Por otra parte, es interesante destacar que la especie invasora, *Barbronia weberi* se encuentra ampliamente distribuida en el país, con registros en 5 de las 7 provincias que lo constituyen (San José, Cartago, Alajuela, Heredia y Guanacaste). El impacto de esta especie en las comunidades animales de agua dulce no ha sido aún evaluado, sin embargo al tratarse de un organismo depredador, macrófago y muy voraz, existe la posibilidad de que se afecte a las poblaciones de invertebrados e inclusive que se alimente de huevos de anfibios y peces de diversas especies.

En Costa Rica confluyen una gran diversidad de organismos con afinidades biogeográficas tanto con el Neártico como con el Neotrópico (ver Savage, 2002) y el caso de los hirudíneos no es distinto. Las especies *Erpobdella triannulata* y *Placobdella ringueleti* pertenecen claramente a linajes neárticos (Siddall et al., 2005; Ocegüera-Figueroa et al., 2010, 2012), sin embargo el resto de la fauna está mayoritariamente conformada por elementos neotropicales, como las diversas especies de *Helobdella*, *Haementeria* sp., *Semiscolex* sp. y *Cylicobdella* (Ringuelet, 1985; Siddall et al., 2002; Ocegüera-Figueroa 2011). Este ensamblaje de especies con afinidades hacia las 2 grandes regiones biogeográficas, hacen de Costa Rica un lugar de gran importancia para el estudio de la biodiversidad. El ensamblaje de comunidades y la conservación son áreas en las cuales el conocimiento de los hirudíneos podría aportar información clave hasta ahora no considerada.

Clave taxonómica para determinar las especies de sanguijuelas (Annelida: Clitellata) de Costa Rica.

1. Ventosa anterior y posterior bien desarrolladas y claramente distinguibles, en forma de copa. Cuerpo semicircular en corte transversal, organismos marinos.....2
- 1.1 Ventosa anterior poco desarrollada, ventosa posterior bien desarrollada en algunas especies. Organismos dulceacuícolas y terrestres.....3
2. Cuerpo con branquias laterales.....*Branchellion lobata*
- 2.1 Cuerpo sin branquias laterales.....*Stibarobdella macrothela*
3. Boca en el margen anterior de la ventosa oral, en forma de un poro pequeño. Con proboscis eversible.....4
- 3.1 Boca amplia en el centro de la ventosa anterior. Ancho del cuerpo prácticamente uniforme desde el extremo anterior al posterior. Sin proboscis.....9
4. Placa quitinoide dorsal en el primer tercio del cuerpo.....*Helobdella* cf. *stagnalis*
- 4.1 Sin placa quitinoide dorsal.....5
5. Cuerpolanceolado y aplanado dorsoventralmente.....6

- 5.1 Cuerpo circular o semicircular en corte transversal. Un par de manchas oculares bien separadas entre sí.....*Helobdella elongata*
6. Sin líneas dorsales, cuerpo de color blanco uniforme.....*Helobdella* sp.
- 6.1 Una o más líneas longitudinales en la cara dorsal del cuerpo.....7
7. Una única línea longitudinal dorsal de color pardo de posición media. Dos pares de manchas oculares, el primer par en coalescencia, el segundo par ligeramente posterior al primer par, dando la apariencia de una sola mancha ocular*Placobdella ringueleti*
- 7.1 Múltiples líneas longitudinales de posición dorsal, un par de manchas oculares.....8
8. Par de manchas oculares bien separadas entres sí.....*Helobdella* cf. *triserialis*
- 8.1 Par de manchas oculares en coalescencia.....*Haementeria* sp.
9. Dos gastroporos, 1 anterior y 1 posterior a los gonoporos.....*Barbronia weberi*
- 9.1 Sin gastroporos.....10
10. Manchas oculares arregladas en forma de arco.....11
- 10.1 Un par de manchas oculares anterior y dos pares posteriores en el mismo anillo, sin gastroporos, tres anillos separando los gonoporos.....*Erpobdella triannulata*
11. Tres o más pares de manchas oculares arregladas en forma de arco.....*Cylicobdella costaricae*
- 11.1 Cinco pares de manchas oculares arregladas en arcos, 13 ½ anillos entre los gonoporos.....*Semiscolex* sp.

Agradecimientos

A la Dirección General de Asuntos del Personal Académico de la UNAM y al CONACYT (Propuesta 165414) por las becas otorgadas al primer autor. Anna Phillips colaboró en la elaboración del resumen en inglés. Monika Springer y Rita Vargas del Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica facilitaron el acceso al material depositado previamente. Mauricio Herrera y Silvia Echeverría de la Universidad Nacional de Costa Rica donaron especímenes de sus colecciones.

Literatura citada

- Blanchard, E. 1849. Annelides. In Historia Física y Política de Chile, Zoología, D. C. Gay (ed.). Paris 3. p. 43-50.
- Caballero y C., E. 1941. Hirudíneos de México XVI. Nuevos huéspedes y localidades para algunas sanguijuelas ya conocidas y descripción de una nueva especie. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 12:747-757.
- Caballero y C., E. 1956. Hirudíneos de México XX. Taxa y nomenclatura de la clase Hirudinea hasta géneros. Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 27:279-302.
- Caballero y C., E. 1959. Hirudíneos de México XXII. Taxa y nomenclaturade la clase Hirudinea hasta géneros (Nueva edición). Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 30:227-242.
- Cordero, E. H. 1937. Hirudíneos neotropicales y subantárticos. Nuevos, críticos o ya conocidos del Museo Argentino de Ciencias Naturales. Anales del Museo Argentino de Ciencias Naturales 39:1-78.
- Davies, R. W. y R. P. Everett. 1975. The feeding of four species of freshwater Hirudinoidea in Southern Alberta. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 19:2816-2827.
- Davies, R. W. y F. R. Govedich. 2001. Annelida: Euhirudinea and Acanthobdellidae. In Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates. Second Edition. J. H. Thorp y A.P. Covich (eds.) Academic Press, San Diego. p. 465-504.
- Dequal, L. 1917. Nuovi Irudinei esotici del Museo Zoologico di Torino. Bollettino del Museo regionale di scienze naturali di Torino 32:1-20.
- Genoni, P. y A. Fazzzone. 2008. *Barbronia weberi* (R. Blanchard, 1897) (Hirudinea: Salifidae), an Asian leech species new to Italy. Aquatic Invasions 3:77-79.
- Klemm, D.J. 1982. The leeches (Annelida: Hirudinea) of North America. Cincinnati: Aquatic Biology Section, Environmental Monitoring and Support Laboratory. Office of Research and Development, U.S. Environmental Protection Agency.
- López-Jiménez, S. y A. Oceguera-Figueroa. 2009. New Species of Rhynchobdellid Leech (Hirudinea: Glossiphoniidae), a parasite of turtles from Chiapas, Mexico. Journal of Parasitology 95:1356-1359.
- Madill, J. y P. Hovingh. 2007. Freshwater leech (Annelida: Hirudinida) distribution in the Canadian province of Newfoundland and Labrador and adjacent regions: checklist, new records, new pigmentation forms, and Pleistocene refugia. Zootaxa 1657:1-21.
- Moore, J.P. 1946. Leeches (Hirudinea) from the Hawaiian islands,, and two new species from the Pacific region in the Bishop Museum collection. Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum 18:171-191.
- Moore, J. P. 1953. Three undescribed species north American leeches (Hirudinea). Notulae Naturae of the Academy of

- Natural Sciences of Philadelphia 250:1-30.
- Nakano, T., Z. Ramlah y T. Hikida. 2012. Phylogenetic position of gastrostomobdellid leeches (Hirudinida, Arhynchobdellida, Erpobdelliformes) and a new family for the genus *Orobdeella*. *Zoologica Scripta* 41:177-185.
- Oceguera-Figueroa, A. 2011. Molecular phylogeny of the New World bloodfeeding leeches of the genus *Haementeria* and reconsideration of the biannulate genus *Oligobdella*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 62:508-514.
- Oceguera-Figueroa, A., A. K. Barrio, M. I. Aldea-Guevara y M. E. Siddall. 2012. Evaluation of the evolution of jaw morphology in New World hirudiniform leeches, with a description of a new blood-feeding species of *Oxyptychus* (Annelida: Hirudiniiformes) from the Peruvian Amazon. *Invertebrate Systematics* 2012:17-24.
- Oceguera-Figueroa A., V. León-Régagnon y M. Siddall. 2010. DNA barcoding reveals Mexican diversity within the freshwater leech genus *Helobdella* (Annelida: Glossiphoniidae). *Mitochondrial DNA* 21:24-29.
- Oceguera-Figueroa, A., A. J. Phillips, B. Pacheco-Chaves, W. K. Reeves y M. E. Siddall. 2010. Phylogeny of macrophagous leeches (Hirudinea, Clitellata) based on molecular data and evaluation of the barcoding locus. *Zoologica Scripta* 40:194-203.
- Oceguera-Figueroa, A. y M. E. Siddall. 2008. *Placobdella lamothei* n. sp. (Hirudinea: Glossiphoniidae), a new leech parasite of freshwater turtles from Estado de México, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:135-139.
- Pacheco-Chaves, B. 2010. Diversidad taxonómica y distribución de chinches patinadores (Hemiptera: Gerridae) en Costa Rica. Monografía, Escuela de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad de Costa Rica. San José, Costa Rica. 128 p.
- Plotnikow, V. 1905. Glossosiphoniidae, Hirudinidae et Herpobdellidae. *Zoologisches Museum Imperatoricae Akademii. Annuaire du Musée Zoologique de l'Académie Impériale des Sciences. St. Petersburg. Akademiya Nauk, Rusia* 10:133-158.
- Ringuelet, R. A. 1944. Revisión de los hirudíneos argentinos de los géneros *Helobdella* R. Bl. *Batrachobdella* Vig., *Cylicobdella* Gr. y *Semiscolex* Kinb. *Revista del Museo de la Plata (Nueva Serie). Sección Zoología* 4:5-94.
- Ringuelet, R. A. 1981a. Clave para el reconocimiento de los hirudíneos de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 52:89-97.
- Ringuelet, R. A. 1981b. Some advances in the knowledge of Neotropical Leeches. *Limnobiología* 2:2-3.
- Ringuelet, R. A. 1982. Hirudinea. In *Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies*, S. H. Hurlbert y A. Villalobos-Figueroa (eds.) San Diego State University Press. San Diego. p. 166-171.
- Ringuelet, R. A. 1985. Fauna de Agua dulce de la República Argentina. *Hirudinea, FECIC*, Buenos Aires, 321 p.
- Savage, J. M. 2002. The Amphibians and Reptiles of Costa Rica: A Herpetofauna between two Continents, between Two Seas. University of Chicago Press, Chicago, 934 p.
- Sawyer, R.T. 1967. The leeches of Louisiana, with notes on some North American species (Hirudinea, Annelida). *Proceedings of the Louisiana Academy of Science* 30:32-38.
- Sawyer, R. T. 1986. *Leech Biology and Behaviour*. Clarendon Press, Oxford. 1065 p.
- Siddall, M. E. y E. Borda. 2002. Phylogeny of the leech genus *Helobdella* (Glossiphoniidae) based on mitochondrial gene sequences and morphological data and a special consideration of the *triserialis* complex. *Zoologica Scripta* 32:23-33.
- Siddall, M. E., R. B. Budinoff y E. Borda. 2005. Phylogenetic evaluation of systematics and biogeography of the leech family Glossiphoniidae. *Invertebrate Systematics* 19:105-112.
- Springer, M., A. Ramírez y P. Hanson (eds.). 2010. Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica 1. *Revista de Biología Tropical*. 58 (Suplemento 4). 240 p.



Desarrollo ontogenético y redescrípción del adulto de *Epidamaeus mitlsensillus* (Acari: Oribatida: Damaeidae)

Ontogenetic development and redescription of the adult of *Epidamaeus mitlsensillus* (Acari: Oribatida: Damaeidae)

Ricardo Iglesias✉, Rocío Vázquez y José G. Palacios-Vargas

Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 México, D. F., México.
✉iglesias60@yahoo.com

Resumen. Se describe e ilustra el desarrollo ontogenético completo de *Epidamaeus mitlsensillus* Palacios-Vargas, 1984 (larva, protoninfa, deutoninfa y tritoninfa), del volcán Popocatepetl, Estado de México; asimismo, se redescríbe el adulto. Los ejemplares fueron aclarados, disecados y montados en preparaciones semipermanentes con líquido de Hoyer para su observación y toma de mediciones. Las ilustraciones, que se presentan en láminas, fueron realizadas con ayuda de cámara clara, entintadas y luego escaneadas.

Palabras clave: ontogenia, quetotaxia, Oribatei, morfología, inmaduros.

Abstract. The complete ontogenetic development of *Epidamaeus mitlsensillus* Palacios-Vargas, 1984 (larva, protonymph, deutonymph, and tritonymph) from the Popocatepetl Volcano, State of México, is described and illustrated and redescription of the adult is done. The specimens were cleared, dissected and mounted on semi-permanent slides in Hoyer's solution for observation and measurements. Drawings were done using a camera lucida, then inked, scanned, and arranged in plates.

Key words: ontogeny, chaetotaxy, Oribatei, morphology, immatures.

Introducción

Los ácaros oribátidos o criptostigmados (Acarida: Oribatei) forman uno de los grupos de microartrópodos más abundantes en el suelo, hojarasca, humus, musgos, líquenes, nidos, cuevas, así como en troncos y ramas de árboles, vegetación herbácea, e incluso en el entorno peridoméstico (Pérez-Íñigo, 1997). Se conocen en el mundo más de 10 000 especies descritas y agrupadas en 1 333 géneros y 181 familias (Schatz, 2004). Sin embargo, el conocimiento de los ácaros oribátidos en México es escaso (aproximadamente 430 taxones) y sólo se tienen algunos inventarios taxonómicos (Palacios-Vargas e Iglesias, 2004, 2007) y varios trabajos de ecología que los incluyen. También se han descrito especies de diversos ambientes (Palacios-Vargas e Iglesias, 1997; Ríos y Palacios-Vargas, 1998). La familia Damaeidae Berlese, 1896 está constituida por 13 géneros, 16 subgéneros, 262 especies y 7 subespecies, con distribución cosmopolita excepto en la región antártica (Subías, 2011). *Epidamaeus* Bulanova-Zachvatkina, 1957, considerado subgénero de *Damaeus*

por Subías (2004), contiene 77 especies y una subespecie, con distribución holártica, oriental y neotropical (Subías, 2011). Hasta el momento, en México, sólo se han descrito *Belba clavasensilla* Norton et Palacios-Vargas, 1982 y *Epidamaeus mitlsensillus* Palacios-Vargas, 1984, ambas del volcán Popocatepetl, Estado de México.

La sistemática de los oribátidos fue establecida por Grandjean (1953) entre otros, basándose tanto en caracteres de los adultos como de los juveniles. El estudio de estos últimos ha adquirido gran importancia, otorgándose cada vez mayor valor a las características de las fases inmaduras, dada su utilidad para establecer relaciones filogenéticas. Por esa razón, en este trabajo se describen todas las fases inmaduras de *E. mitlsensillus*, especie de la que sólo se había descrito el adulto (Palacios-Vargas, 1984).

Materiales y métodos

Todos los ejemplares, tanto juveniles como adultos de *E. mitlsensillus*, fueron recolectados en el volcán Popocatepetl, México, durante los años 1981 a 1983, en la estación II (biotopo suelo) a 3 500 m de altitud por Palacios-Vargas (1984). Se hicieron preparaciones en líquido de

Recibido: 21 marzo 2012; aceptado: 26 junio 2012

Hoyer de 4 larvas, 7 protoninfas, 3 deutoninfas, 4 tritoninfas y 4 adultos. De estos últimos se hicieron disecciones para poder estudiar las patas. La descripción y los dibujos se realizaron con la ayuda de un microscopio de contraste de fases, marca Carl ZEISS, con cámara clara. Las medidas se presentan en micrómetros (µm). La quetotaxia de las patas se da en el siguiente orden: trocánter, fémur, genua, tibia y tarso. La terminología morfológica utilizada fue desarrollada por Grandjean (véase Travé y Vachon, 1975).

Descripción del desarrollo ontogenético

Epidamaeus miltisensillus Palacios-Vargas, 1984 (Figs. 1-8).

Larva (Figs. 1, 2). Cuerpo ovalado, ligeramente redondeado en parte posterior. Longitud total 154 µm (130-192 µm) (n= 4), anchura 80 µm (63-94 µm); cuerpo débilmente esclerosado, cutícula blanquecina. Patas y cuerpo finamente cubiertos con delgadas capas de cerotegumento granular, de color grisáceo y tamaño aproximado de un micrómetro. En las patas, estos gránulos se presentan en menor número y tamaño. Prodorso ovalado, con rostro redondeado y sedas de color café claro. A excepción de las sedas *ex*, todas las del prodorso, incluyendo el sensilo, débilmente recubiertas con cerotegumento de apariencia granular. Sedas rostral (*ro*, 80 µm) y lamelar (*le* 80 µm) barbuladas y setiformes. Seda lamelar más delgada que la rostral y ambas dirigidas hacia adelante. Sensilo (*ss*, 273 µm) liso, con cerotegumento a partir de la mitad hacia la parte distal, terminando en forma de flagelo. Botridio en forma de copa y bien desarrollado. Sedas interlamelar (*in*, 115 µm) y exobotridial (*ex*, 48 µm) localizadas cerca del botridio (cuadro 1). Notogáster también con capa débil de cerotegumento. Porta 12 pares de sedas ligeramente barbuladas, de color café oscuro. Sedas *da* y *lp* son las de mayor longitud, mientras que *c3*, *h2* y *h3* son las más cortas, con terminación en punta y más delgadas; *lp* ligeramente más gruesa y más larga que *dp*; seda *da* barbulada, similar a *dp* y *lp*. Sedas *la*, *lm* y *c3* setiformes y lisas. Las *c3* y *lm* no se insertan sobre un tubérculo, mientras que las *dp* lo hacen sobre esclerito común. Dentro de la región ventral la placa anal carece de sedas; lateralmente a ésta se observan las glándulas opistosomales y sus aberturas. Fórmula epimeral 2-1-2 (Fig. 2). Todos los estadios ninfales son semejantes morfológicamente a la larva.

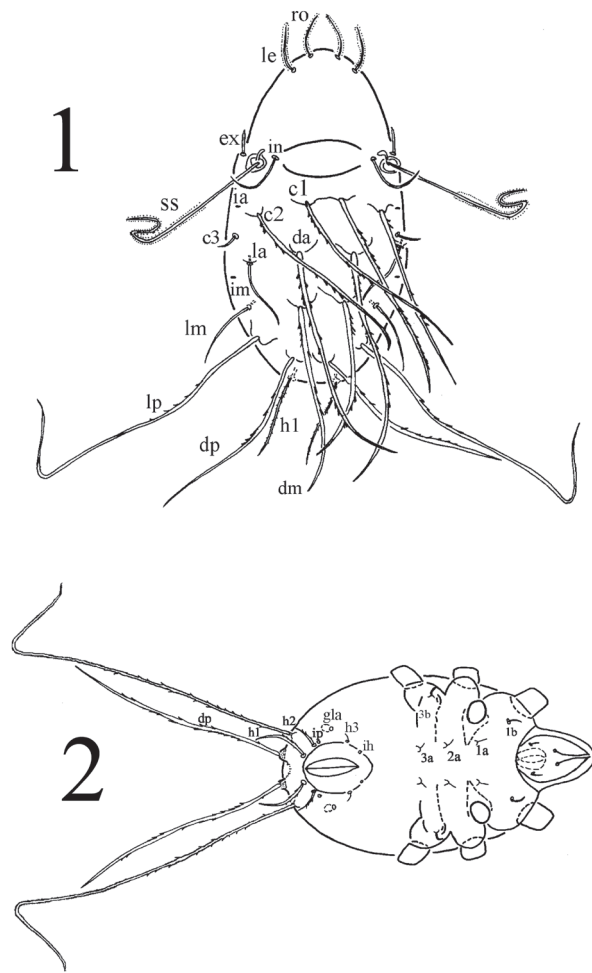
Protoninfa (Figs. 3, 4). Longitud del cuerpo (n= 7) 207 µm (184 – 226 µm), anchura 94 µm (86-106 µm); seda *ro* 153 µm, seda *le* 134 µm, *ex* 53 µm, *ss* 373 µm. Seda interlamelar sufre reducción en la longitud, con respecto a la larva, 45 µm. Serie *d* (*da*, *dm* y *dp*) desaparece en ninfas. Notogáster porta 12 pares de sedas. Longitud de éstas visiblemente mayor que en la larva. Todas las sedas

notogastrales barbuladas, y parte distal de sedas *c1*, *c2*, *la*, *lm*, *lp*, y *h3* es curva o sinuosa y con frecuencia llegan a romperse; sedas *c1* dirigidas anteriormente; en protoninfa aparecen sedas *p1*, *p2* y *p3* (Figs. 3 y 4). Sedas más largas son las *h1*, *c1* y *c2*; las más cortas son *p2*, *p3* y *c3*; *h2*, *p1*, *p2* y *p3* delgadas y ligeramente barbuladas. Tubérculos de sedas *c1* presentan coloración café claro y comparten un esclerito común. Presencia de cornículo acronótico *k*, alargado, liso, adelgazándose al final. Con la exuvia de la larva. Por el lado ventral, placa genital con par de sedas y debajo de ellas par de papilas. Placa anal carece de sedas. Fórmula epimeral 3-1-2-1, con sedas laterales ligeramente barbuladas. Se observa un grado de esclerotización ligeramente mayor al de la larva; lirifisura *ips* localizada arriba de la seda *p3*, *ip* en medio de *h2* y *h3*. Lirifisura *ih* y abertura de la glándula opistosomal (*gla*) localizadas lateralmente a sedas *p2* y *p3* (Figs. 3 y 4). Gnatosoma: infracapítulo y quelíceros sólo cambian de tamaño en el desarrollo de las etapas subsecuentes.

Deutoninfa (Figs. 5, 6). Longitud del cuerpo (n= 3) 480 µm (469-501 µm); anchura 241 µm (109-294 µm). Región del prodorso subtriangular con las *ro* y *le* ligeramente barbuladas. Se observa también par de carinas laterales que parten del nivel de seda lamelar hacia la base del botridio. Longitud de sedas rostral, lamelar, exobotridial así como el sensilo (*ss*) presentan aumento de tamaño con respecto a protoninfa (Cuadro 1). Notogáster con 12 pares de sedas de diferente tamaño con marcada barbulación y parte distal muy delgada. Sedas *c1*, *c2*, *c3*, *la*, *h1* sufren reducción con respecto a la protoninfa. Seda *c3* sigue siendo la más corta. Distribución de las mismas sin cambios. En parte posterior se presenta cornículo acronótico, largo y trunco en parte distal. Se observan, asimismo, sobre el notogáster, 2 exuvias provenientes de la larva y la protoninfa. En región ventral, 3 pares de sedas adanales (*ad1*, *ad2*, *ad3*) setiformes, delgadas y ligeramente barbuladas; un par de lirifisuras *iad* y un par de sedas adgenitales (*ag*). Lirifisuras *ips* localizadas por arriba de las sedas *p2* y *p3*. Placa genital con 3 pares de sedas, y por debajo 2 pares de papilas genitales. Fórmula epimeral 3-1-2-2.

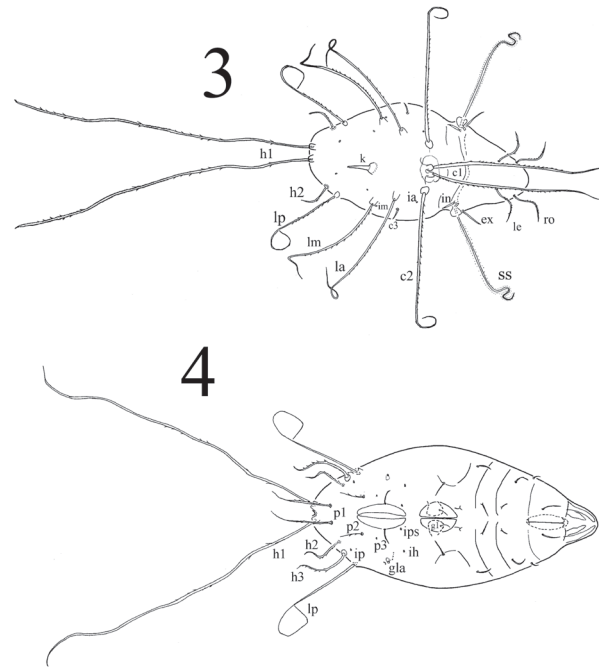
Cuadro 1. Longitud de las sedas prodorsales en micrómetros (µm)

| | <i>ro</i> | <i>Le</i> | <i>ss</i> | <i>In</i> | <i>Ex</i> |
|----|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| LV | 80 | 80 | 273 | 115 | 48 |
| PN | 153 | 134 | 373 | 45 | 53 |
| DN | 170 | 198 | 375 | 68 | 78 |
| TN | 225 | 257 | 362 | 82 | 97 |
| AD | 92 | 112 | 133 | 82 | 35 |

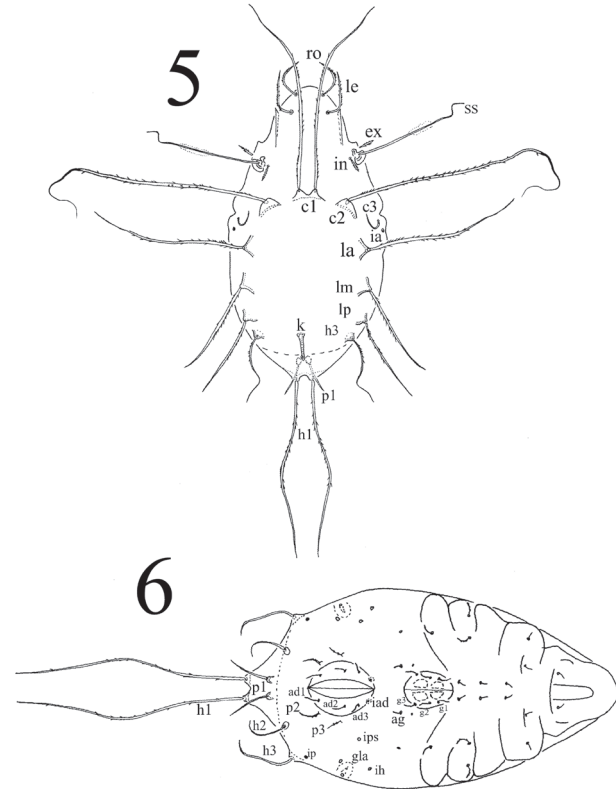


Figuras 1-2. Larva de *Epidamaeus mitlsensillus*; 1, vista dorsal; 2, vista ventral.

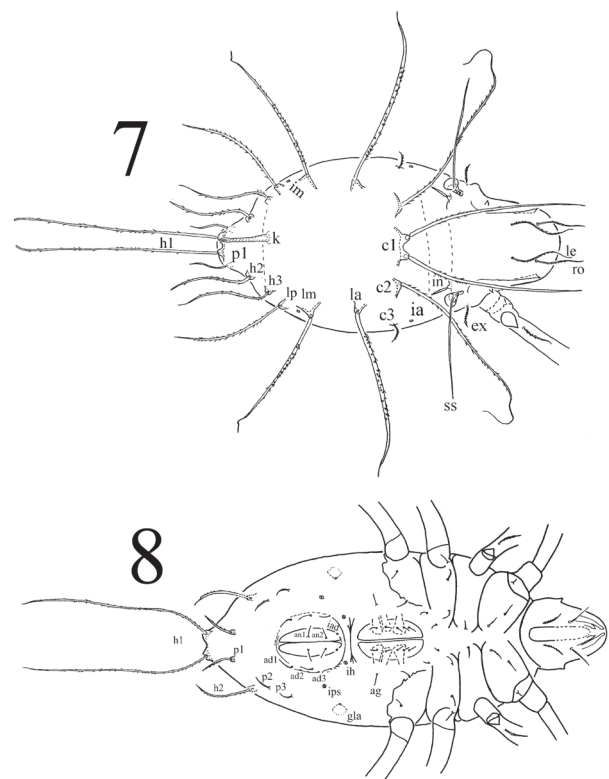
Tritoninfa (Figs. 7, 8). Longitud del cuerpo (n=4) 613 μ m (576-632 μ m), anchura 302 μ m (235-383 μ m). Longitud de sedas rostral, lamelar, interlamelar y exobotridial aumenta de tamaño en relación con las de la deutoninfa. Sin embargo, el sensilo sufre reducción en longitud y forma, volviéndose corto y setiforme; carinas laterales del prodorso más evidentes en esta etapa. Botridio conserva forma cónica. Sedas rostrales y lamelares dirigidas hacia adelante; c3 barbulada y pequeña (Cuadro 2). Forma del cuerpo ovalada con región posterior más angosta. Región del notogáster porta 3 exuvias (larva, protoninfa y deutoninfa) conectadas una con otra por medio del cornículo acronótico *k*, y 12 pares de sedas insertadas sobre apófisis y ligeramente más gruesas y barbuladas que en la deutoninfa. Tubérculos de sedas *c1* se encuentran sobre esclerito color café claro. Sedas



Figuras 3-4. Protoninfa de *E. mitlsensillus*; 3, vista dorsal; 4, vista ventral.



Figuras 5-6. Deutoninfa de *E. mitlsensillus*; 5, vista dorsal; 6, vista ventral.



Figuras 7-8. Tritoninfa de *E. mitlsensillus*; 7, vista dorsal; 8, vista ventral.

la, *lm* y *lp* setiformes y barbuladas. Placa anal con 2 pares de sedas (*an1* y *an2*) y hay 3 pares de adanales (*ad1*, *ad2*, *ad3*). Placa genital con 5 pares de sedas finas y conspicuas. Lateralmente se observa par de sedas adgenitales. En región epimérica se observan apodemas definidos; fórmula epimeral 3-1-3-3. Sólo un ejemplar presentó asimetría en el epímero 3 con una seda de más. Gnatosoma con infracapítulo, pedipalpos, y quelíceros característicos de la familia. Patas: en el Cuadro 3 se presenta la quetotaxia de las patas indicando cuáles sedas son las que aparecen en cada etapa del desarrollo, así como las que se pierden (*perd.*). En el Cuadro 4 se presentan las dimensiones de los artejos.

Adulto. Redescrición (Figs. 9-15). Longitud del cuerpo (*n*= 4), 745 μ m (687-766 μ m); anchura del notogáster 457 μ m (408-489 μ m). Cerotegumento: Cuerpo y patas cubiertos por delgada capa de cerotegumento reticular, algunas veces cónico, surcos en la región dorsosejugal y ventrosejugal, con tubérculos en la región laterosejugal más alargados y filamentosos. Sólo porción distal del tarso de las patas, rostro, gnatosoma y sedas libres de cerotegumento. Predorso subtriangular, integumento liso, con 2 pares de enantiófisis dorsosejugales (*Da* y *Bl*). Seda lamelar (*le*) finamente barbulada; rostral (*ro*) más delgada con barbulaciones cortas y finas. Enantiófisis postbotridial poco desarrollada. Sensilo (*ss*) setiforme con punta en forma de flecha, y longitud de 133 μ m; sedas exobotridiales (*ex*) pequeñas, finamente barbuladas y ocultas en vista dorsal por el botridio. Seda interlamelar (*in*) mide 82 μ m sin barbulaciones (Fig. 9). Notogáster (Fig. 9) ligeramente elíptico en vista perpendicular con sutura circunmástrica; aproximadamente 1.2 veces más largo que ancho. Espina adnata (*sa*) pequeña y aguda. Con 11 pares de sedas de color café oscuro, lisas y ligeramente curvas, radialmente dirigidas, disminuyendo gradualmente en grosor. Sedas *ps1*, *ps2* y *ps3*, laterales y reducidas, hacia la parte distal, con terminación curva, más o menos paralelas a la sutura circunmástrica. Las sedas *c1* y *c2* dirigidas hacia la parte anterior. Las demás en dirección posterior, excepto las sedas *ps*. Sedas aumentan en longitud desde la seda *c1* hasta la *lm*; de la *p1* a la *p3* disminuyen en longitud. Glándulas opistosomales y lirifisuras propias de la familia. Adultos portan las exuvias ninfales. Ausencia de sedas *c3*. Región ventral (Fig.10): enantiófisis esternal *E2a* difícil de observar y *E2p* no está bien desarrollada, sino representada sólo por cresta gruesa a cada lado del segundo surco epimeral. Tubérculo *Va* bien desarrollado, subtriangular, con punta redondeada. *Vp* pequeño y difícil de ver. Tubérculo *sa* alargado con terminación aguda; *sp* bien desarrollado en posición opuesta a *sa* formando una enantiófisis. Fórmula epimeral 3-1-3-4 con sedas lisas; sólo sedas *3c* y *4c* epimerales flageladas. Placas genitales con 6 pares de sedas; lateralmente un par de sedas adgenitales. Con 3 pares de papilas genitales. Seda *ad3* desplazada lateralmente. Discidium (*di*) pobremente

Cuadro 2. Longitud de las sedas notogastrales en micrómetros (μ m)

| | <i>c₁</i> | <i>c₂</i> | <i>c₃</i> | <i>da</i> | <i>dm</i> | <i>dp</i> | <i>la</i> | <i>lm</i> | <i>lp</i> | <i>h₁</i> | <i>h₂</i> | <i>H₃</i> | <i>p₁</i> | <i>P₂</i> | <i>p₃</i> |
|----|----------------------|----------------------|----------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| LV | 375 | 333 | 60 | 380 | 325 | 338 | 112 | 100 | 445 | 135 | 68 | 45 | - | - | - |
| PN | 578 | 585 | 48 | - | - | - | 387 | 332 | 277 | 720 | 105 | 135 | 102 | 57 | 23 |
| DN | 275 | 188 | 24 | - | - | - | 192 | 450 | 375 | 312 | 155 | 175 | 118 | 75 | 55 |
| TN | 683 | 608 | 58 | - | - | - | 663 | 593 | 695 | 888 | 235 | 340 | 133 | 70 | 55 |
| AD | 107 | 127 | - | - | - | - | 135 | 155 | 145 | 75 | 110 | 75 | 45 | 37 | 35 |

Cuadro 3. Ontogenia quetotóxica de las patas de *Epidamaeus mitlsensillus**

| | <i>Trocánter</i> | <i>Fémur</i> | <i>Genua</i> | <i>Tibia</i> | <i>Tarso</i> |
|-----------------|------------------|--------------|--------------|--------------|----------------------------------------|
| Pata I | | | | | |
| Larva | - | bv'', d | dσl'l'' | dφl'l''v' | (ft) (tc) (p) (u) (a) s (pv) (pl) e ω1 |
| Protoninfa | - | - | - | - | ω2 |
| Deutoninfa | v' | (l) | v' | v'' φ2 | - |
| Tritoninfa | - | v1'' | - | - | (it) |
| Adulto | - | v1' v2'' | - | d perd. | (v) |
| Pata II | | | | | |
| Larva | - | bv'', d | dσl'l'' | dφl'l''v' | (ft) (tc) (p) (u) (a) s (pv) ω1 |
| Protoninfa | - | - | - | - | - |
| Deutoninfa | v' | (l) | v' | l'' | ω2 |
| Tritoninfa | - | - | - | v'' | (it) |
| Adulto | - | (v) | - | - | (v) |
| Pata III | | | | | |
| Larva | - | ev', d | dσl' | dφl'v' | (ft) (tc) (p) (u) (a) s (PV) |
| Protoninfa | v' | - | - | - | - |
| Deutoninfa | l' | l' | v' | v' | - |
| Tritoninfa | - | - | - | - | (it) |
| Adulto | - | v' | - | - | (v) |
| Pata IV | | | | | |
| Larva | | | | | |
| Protoninfa | - | - | - | - | ft'' (p) (u) (pv) |
| Deutoninfa | v' | ev', d | d, l' | dφl'v' | (tc) (a) s |
| Tritoninfa | - | l' | v' | v'' | - |
| Adulto | - | v' | - | v perd. | (v) |

*Sedas que aparecen en cada estadio; los paréntesis indican que aparecen juntas.
perd.= se pierde

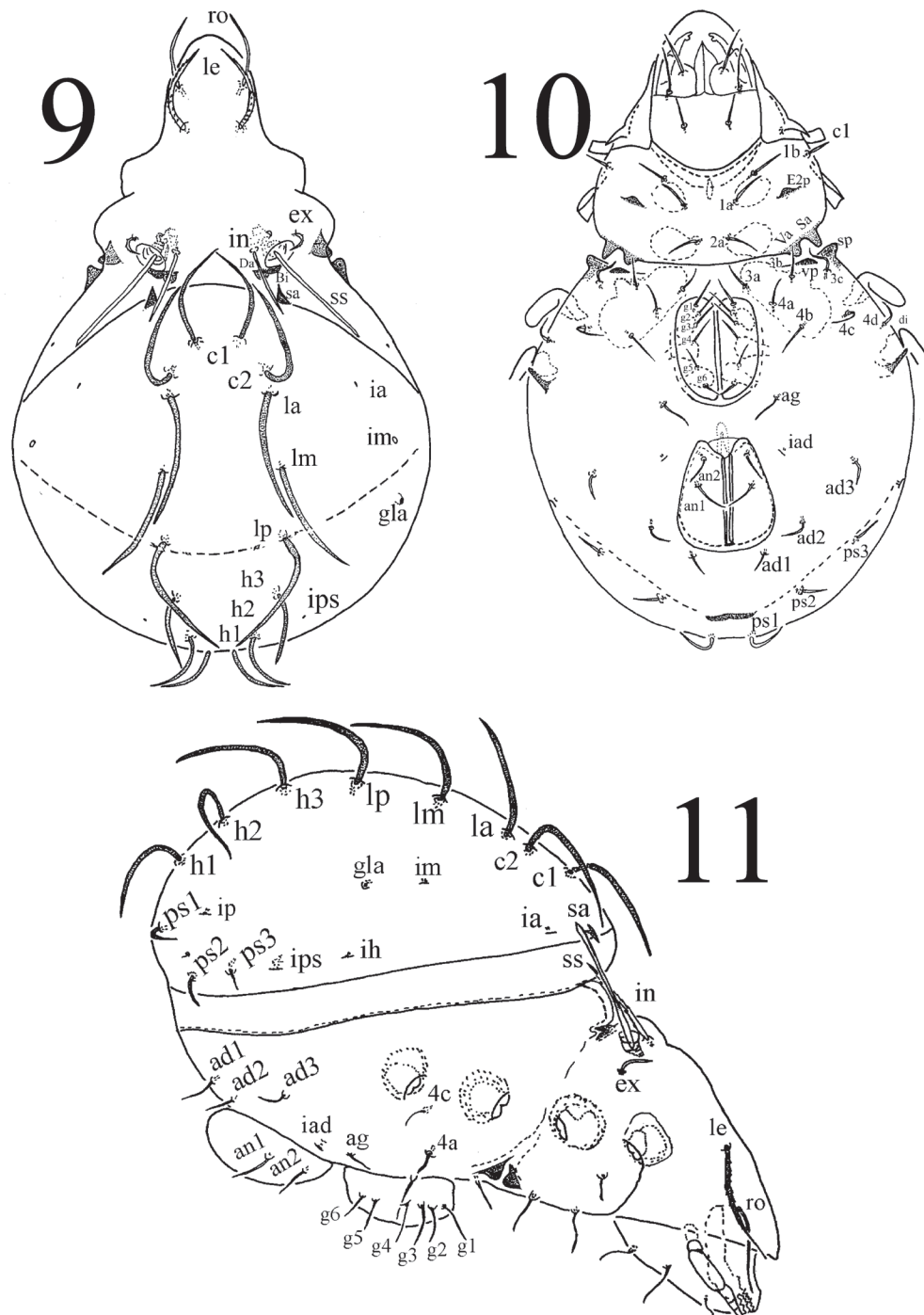
Cuadro 4. Longitud promedio de patas y artejos I, II, III y IV en micrómetros

| | <i>Trocánter</i> | <i>Fémur</i> | <i>Genua</i> | <i>Tibia</i> | <i>Tarso</i> | <i>Longitud total</i> |
|----------|------------------|--------------|--------------|--------------|--------------|-----------------------|
| Pata I | 44 | 153 | 55 | 79 | 166 | 497 |
| Pata II | 32 | 119 | 48 | 63 | 143 | 405 |
| Pata III | 102 | 101 | 44 | 76 | 151 | 474 |
| Pata IV | 128 | 145 | 70 | 119 | 214 | 676 |

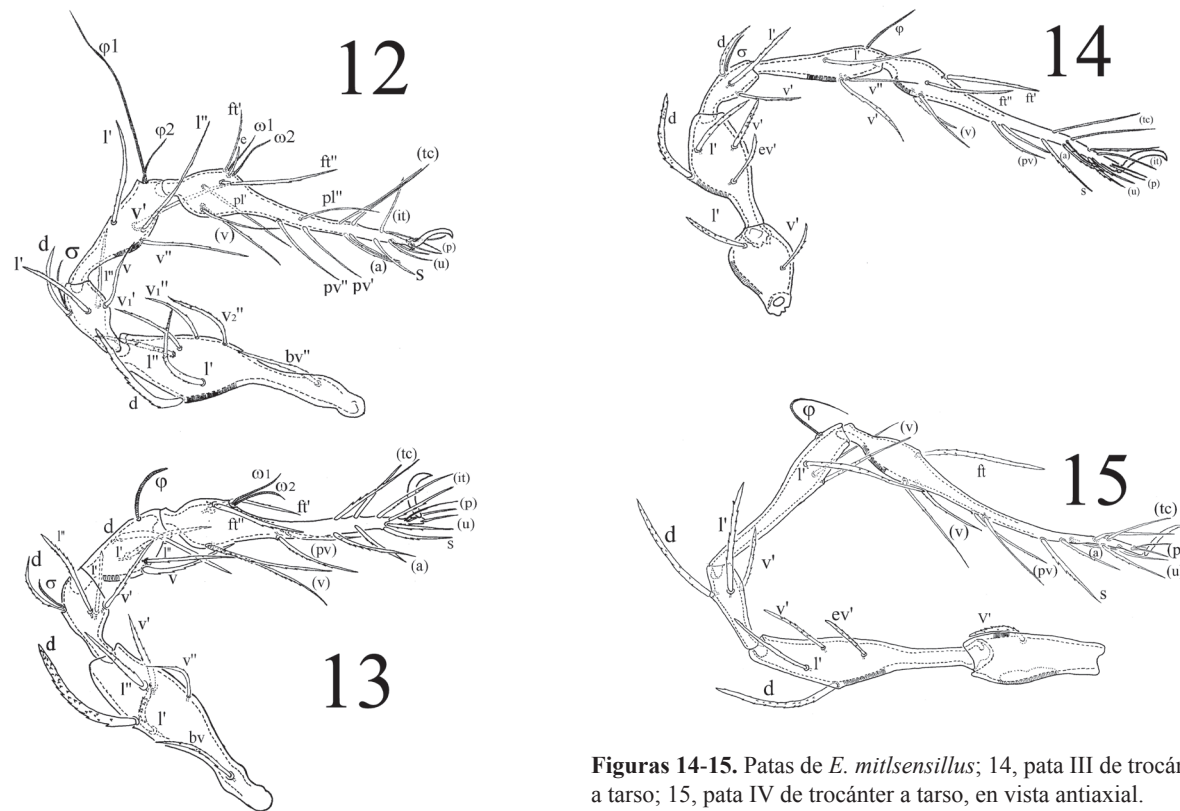
desarrollado. Gnatosoma: Mentum del infracapítulo cuadrado. Con microtubérculos en la región lateral. Quelíceros y pedipalpos típicos de la familia. Patas (Figs. 12-15) con áreas porosas, ligeramente desarrolladas en fémur, tibia y tarso. Trocánter III con áreas porosas; pata II la más pequeña y IV la más larga de todas (Cuadro 4). Quetotaxia de patas del trocánter al tarso (fámulus incluido, número de solenidios entre paréntesis) como sigue: pata I, 1-7-4(1)-4(2)-20(2); pata II, 1-6-4(1)-4(1)-17(2); pata III, 2-4-3(1)3(1)-17; pata IV, 1-4-3-3(1)-14. No se observan variaciones (Cuadro 3). La forma y distribución de las sedas de las patas se muestran en las Figs. 12-15.

La larva de *E. mitlsensillus* es similar a la de *E. kamaensis* Ermilov y Lochynska, 2009 en la forma

del cuerpo y la longitud de las sedas notogastrales, las cuales se encuentran insertadas sobre apófisis. Difieren en que la primera especie tiene las sedas *ro* y *le* cubiertas de cerotegumento, el sensilo es largo, fino y con la parte distal en forma de flagelo. En la protoninfa de *E. mitlsensillus* el sensilo es largo y con la parte distal flagelar; en *E. kamaensis* es setiforme y barbulado; además la *ex* es casi 3 veces más grande que la *in*, mientras que en *E. mitlsensillus* la misma seda es apenas 1.5 veces más grande. En la última etapa ninfal, la tritoninfa, los sensilos de ambas especies son largos y setiformes pero en la especie en estudio son lisos y algo más cortos mientras que en *E. kamaensis* son barbulados (Ermilov y Lochynska, 2009).



Figuras 9-11. Adulto de *Epidamaeus mitlsensillus*; 9, vista dorsal; 10, vista ventral; 11, vista lateral.



Figuras 12-13. Patas de *E. mitsensillus*; 12, pata I de fémur a tarso; 13, pata I de fémur a tarso.

Comentarios taxonómicos

De las 2 especies de Damaeidae que se conocen de México, sólo las ninfas y el adulto de *E. mitsensillus* conservan las exuvias de la larva y estados precedentes, es así que la tritoninfa lleva encima de ella (sujetas por el cornículo acronótico, *k*) las mudas de la larva, protoninfa y deutoninfa. El adulto lleva todas ellas incluyendo la de la tritoninfa. Contrario a lo que ocurre en *Belba clavasensilla*, que no conserva las exuvias. Por lo que *E. mitsensillus* sigue el patrón de desarrollo más común de la familia.

Las sedas *ro* y *le* de *E. mitsensillus* son relativamente cortas, y están muy separadas entre ellas en todas las etapas de desarrollo. La seda *in* es larga en la larva, corta en las ninfas y en el adulto relativamente larga, mientras que la seda *ex* es pequeña en todas las etapas del desarrollo. El botridio siempre es grande, redondeado y en forma de embudo. El sensilo es relativamente largo en la larva (273 µm), medianamente largo en la protoninfa (373 µm) y deutoninfa (375 µm), corto en la tritoninfa (362 µm) y mucho más corto en el adulto (133 µm), su ápice es acuminado y ondulado en las etapas ninfales, volviéndose grueso y en forma de punta de flecha en el adulto (Cuadro 1).

Figuras 14-15. Patas de *E. mitsensillus*; 14, pata III de trocánter a tarso; 15, pata IV de trocánter a tarso, en vista antiaxial.

En el curso del desarrollo ontogenético de *Epidamaeus* se denota una reducción de la quetotaxia del notogaster (de 12 pares en los juveniles a 11 en los adultos), mientras que en las patas ocurre lo contrario, paulatinamente van incrementándose las sedas, lo que parece ser común en el género, pero no en la familia, de acuerdo con el reciente trabajo de Seniczak y Seniczak (2011). Las sedas coxiesternales también tienen un desarrollo normal como en los miembros de la familia. El cornículo acronótico se encuentra entre las sedas *lm* en la protoninfa y entre las sedas *h3* en la deutoninfa y la tritoninfa; su tamaño varía de 24 µm en la protoninfa a 75 µm en la tritoninfa, además primero es cónico y corto, volviéndose alargado y truncado. Al parecer es un carácter autopomórfico, ya que su posición varía tanto en el nivel genérico como en el específico, según Seniczak y Seniczak (2011), y su uso puede ser de utilidad en análisis filogenéticos. Al comparar los caracteres entre las diferentes especies del género se notó que existe una estabilidad en muchos de ellos y que los pocos caracteres que permiten hacer las diagnósticas específicas y servirán para un futuro análisis de las relaciones filogenéticas son el número de sedas del trocánter III, así como las de los tarsos I, II y IV, la forma del sensilo, la longitud de las sedas de grupo *ps*, la forma de las espinas adnatas y las enantiófitas, así como la

barbulación y longitud de las sedas ventrales (epimerales, genitales y anales).

El desarrollo ontogenético de *E. mitsensillus* en la quetotaxia de las patas es similar a *E. kamaensis* ya que no se encontraron diferencias evidentes, por lo que parece ser una quetotaxia constante en el género. Las características de los estados inmaduros, como el tamaño y la forma de las sedas notogastrales e igualmente el sensilo, cambian de manera gradual desde la larva hasta la tritoinfa. También se presentan otros caracteres de la especie, como las apófisis prodorsales y ventrales y las espinas adnatas, que en las etapas ninfales no existen.

En las nuevas observaciones del adulto de *E. mitsensillus* se detectó una diferencia en la forma del discidium con respecto a la descrita por Palacios-Vargas (1984), quien lo describió como romo; sin embargo, se notó que es de tipo cónico y alargado.

Agradecimientos

A Roy A. Norton, de la Universidad de Nueva York, Siracusa, por la valiosa información bibliográfica proporcionada. A Jorge Paniagua Nucamendi, por su gran apoyo en los trabajos de digitalización y edición de imagen.

Literatura citada

- Ermilov, S. G. y M. Lochynska. 2009. Morphology of juvenile stages of *Epidamaeus kamaensis* (Sellnick, 1925) and *Porobelba spinosa* (Sellnick, 1920) (Acari: Oribatida: Damaeidae). *Annales Zoologici* 59:527-544.
- Grandjean, F. 1953. Essai de classification des Oribates (Acariens). *Bulletin de la Société Zoologique de France* 78:421-446.
- Palacios-Vargas J. G. 1984. A new Mexican *Epidamaeus* (Oribatei: Damaeidae). *Entomological News* 95:23-26.
- Palacios-Vargas, J. G. and R. Iglesias. 1997. A new species of *Malaconothrus* Berlese from Yucatán, México (Acari: Oribatida: Malaconothridae). *Genus* 8:109-113.
- Palacios-Vargas, J. G. y R. Iglesias. 2004. Oribatei (Acari). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos: Hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV. J. Llorente-Bousquets, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 431-468.
- Palacios-Vargas, J. G. y R. Iglesias. 2007. Ácaros oribátidos. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana. I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 345-356.
- Pérez-Íñigo, C. 1997. Acari, Oribatei, Gymnonota I. *In* Fauna Ibérica, vol. 9, M. A. Ramos et al. (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid. 374 p.
- Ríos, G. y J. G. Palacios-Vargas. 1998. Especies nuevas de *Scapheremaeus* (Acari: Oribatei: *Cymbaeremaeidae*) de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 69:181-215.
- Schatz, H. 2004. Diversity and global distribution of Oribatid mites (Acari: Oribatida): evaluation of the present state of knowledge. *Phytophaga* 14:485-500.
- Seniczak, A. y A. Seniczak. 2011. Differentiation of external morphology of Damaeidae (Acari: Oribatida) in light of the ontogeny of three species. *Zootaxa* 2775:1-36.
- Subías, L. S. 2011. Listado sistemático, sinonímico y biogeográfico de los ácaros oribátidos (Acariformes: Oribatida) del Mundo (Excepto fósiles). <http://www.ucm.es/info/zoo/Artropodos/Catalogo.pdf>; última consulta: 15.VI.2012.
- Travé, J. y M. Vachon. 1975. François Grandjean, 1882-1975. (Notice biographique et bibliographique). *Acarologia* 17:1-19.



Una especie nueva de *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) del centro de México

A new species of *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) from central Mexico

Erwin Pabel Miranda-López¹, Javier Ponce-Saavedra^{1✉} y Oscar F. Francke²

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

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

✉ javierpon@gmail.com

Resumen. Se describe *Vaejovis morelia* sp. nov., de Morelia, Michoacán, México. La especie se ubica en el grupo *mexicanus* (sensu Sissom, 2000) y es morfológicamente similar a *V. pusillus* Pocock, 1898 y *V. dzahui* Santibáñez y Francke 2010, especies de zonas montañosas y con las que se compara.

Palabras clave: sistemática, *Vaejovis*, complejo *pusillus*, métodos morfométricos.

Abstract. *Vaejovis morelia* sp. nov. from Morelia, Michoacán, Mexico is described. This species belongs to the *mexicanus* group (sensu Sissom, 2000), and is morphologically similar to *V. pusillus* Pocock, 1898 and *V. dzahui* Santibáñez y Francke 2010, species from mountainous zones, and with which it is compared.

Key words: systematics, *Vaejovis*, *pusillus* complex, morphometric methods.

Introducción

Por su amplia diversidad específica, la familia Vaejovidae y en particular el género *Vaejovis* Koch, 1836 han sido objeto de numerosos estudios y revisiones de los que se han derivado propuestas para su clasificación e incluso controversias al respecto (Sissom, 2000; Prendini et al., 2005; Soleglad y Fet, 2008). A la fecha se conocen 70 especies de *Vaejovis* que se distribuyen desde el suroeste de los Estados Unidos hasta Guatemala, siendo el territorio mexicano donde se encuentra su mayor diversidad (Sissom, 2000; Santibáñez-López y Sissom, 2010). De acuerdo con la clasificación propuesta por Sissom (2000) el género *Vaejovis* está subdividido en 5 grupos: *eusthenura*, *intrepidus*, *mexicanus*, *nitidulus* y *punctipalpi*; además de un grupo de especies que se ubica como *incertae sedis*.

El grupo *mexicanus* es heterogéneo y en su mayoría lo componen especies pequeñas. Se distribuye desde el sur de Estados Unidos hasta el sur del México y cuenta aproximadamente con 34 especies (Sissom, 2000; Hendrixson y Sissom, 2001; Graham, 2007; Zárate-Gálvez y Francke, 2009; Graham y Bryson, 2010; Santibáñez-López y Francke, 2010; Ayrey y Soleglad, 2011; Sissom, 2011). Varias de estas especies son morfológicamente muy parecidas, con hábitats similares en tipo de vegetación (bosques de pino y de pino-encino) y altitud (localidades

conocidas, ubicadas entre los 1 800 y los 2 400 m) y poblaciones distribuidas en parches o islas. Este es el caso de las diversas poblaciones que hay en México, particularmente en Michoacán y estados vecinos, como Guanajuato, Guerrero y Estado de México, que en la actualidad se reconocen como *Vaejovis pusillus* Pocock, 1898 (Miranda et al., 2010).

El estado de Michoacán cuenta con una amplia área geográfica con altitudes superiores a los 1800 m, debido a la presencia de 2 sierras importantes: la sierra Madre del Sur y el Eje Neovolcánico Transversal (Atlas geográfico del Estado de Michoacán, 2003), quedando varias montañas aisladas con potencial para el estudio de la escorpiofauna con distribución en parches. El presente trabajo es resultado de un estudio sobre este tipo de poblaciones y presenta la descripción de una nueva especie del grupo *mexicanus* del estado de Michoacán.

Materiales y métodos

Se revisaron 10 ejemplares adultos (5 machos y 5 hembras) provenientes del bosque Lázaro Cárdenas, municipio de Morelia, Michoacán, ubicado en los 19°40.76' N, 101°10.65' O y a una altitud de 2 030 m (Fig. 1). Los individuos fueron colectados en la noche entre la hojarasca y troncos caídos utilizando lámparas con luz negra cercana al U.V., aprovechando la propiedad de fluorescencia de la cutícula al contacto con esta luz (Stahnke, 1972). Se

Recibido: 26 marzo 2012; aceptado: 26 junio 2012



Figura 1. Ubicación de la localidad tipo y la localidad de Los Filtros Viejos en el municipio de Morelia, Michoacán. Ampliación modificada de Google Earth®.

sacrificaron por choque térmico y se conservaron en alcohol etílico al 80% (Sissom et al., 1990).

Todos los ejemplares se revisaron con un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi DV4 y se midieron con un micrómetro con precisión de 0.1 mm. Se hizo el conteo de dientes pectíneos y se tomaron 23 medidas (Cuadro 1). Las mediciones se realizaron de acuerdo con Sissom et al. (1990). Las comparaciones estadísticas entre hembras y machos se hicieron con una prueba no paramétrica para 2 muestras. En la descripción y nomenclatura se utilizó la terminología propuesta por Stahnke (1970); en la tricobotriotaxia, la de Vachon (1974); en las carinas metasomales, la sugerida por Francke (1977) y para el pedipalpo, la propuesta por Acosta et al. (2008). Para tener una mejor apreciación del patrón de granulación los ejemplares se revisaron secos de acuerdo con lo indicado por Santibáñez-López y Sissom (2010). El conteo de las setas de los esternitos se realizó con base en lo sugerido por Santibáñez-López y Francke (2010). Para las setas metasomales se siguió la propuesta de Santibáñez-López y Sissom (2010).

Se hizo la comparación directa con 5 machos y 4 hembras de *Vaejovis pusillus* de Omiltemi, Guerrero (17°33.27' N, 99°21.77' O), localidad tipo de la especie y con 4 machos y 4 hembras de *Vaejovis dzahui* Santibáñez-López y Francke, 2010, especie cercana a *V. pusillus*, de San Cristóbal Suchixtlahuaca-Santiago Tejupam, Oaxaca (17°42.240' N, 97°23.667' O). Todos los ejemplares provienen de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN) del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM).

Descripción

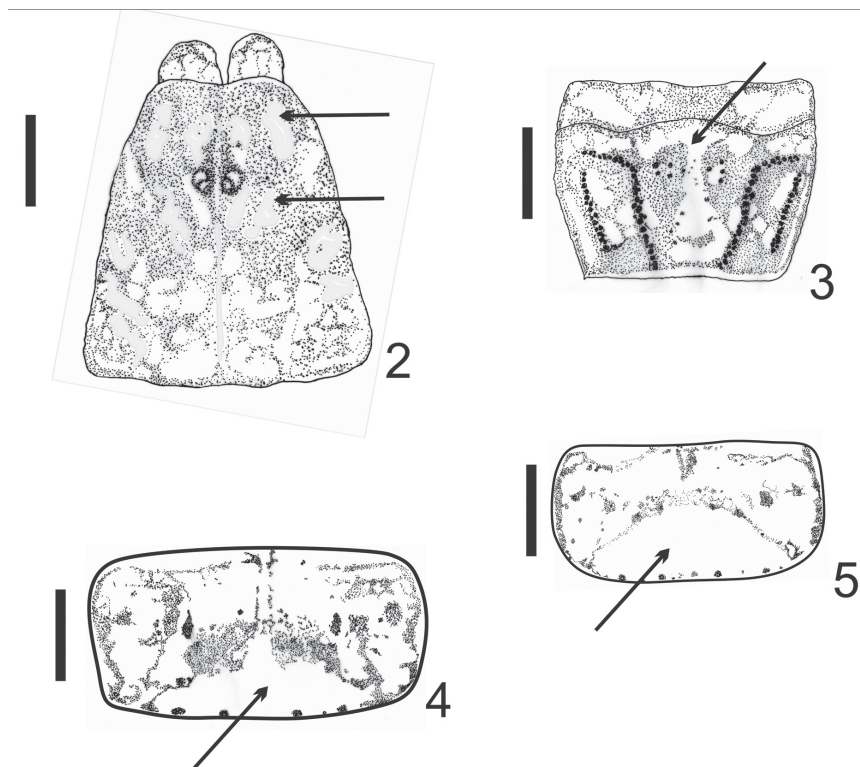
Vaejovis morelia sp. nov.

Diagnosis. *Vaejovis morelia* sp. nov. se ubica en el grupo *mexicanus* (Soleglad, 1973; Sissom, 2000). Son animales de tamaño pequeño a mediano, con longitud total de 24.2 mm en el holotipo (intervalo= 23.30-29.40) y longitud del cefalotórax de 3.30 mm (rango= 3.2-3.5). Mano (quela sin considerar el dedo fijo) de apariencia redondeada y corta, 1.52-2 veces más larga que ancha ($p=0.347$) y 1.81 a 1.94 más larga que alta ($p=0.527$), independientemente del sexo; con el dedo móvil casi del mismo tamaño que la longitud de cefalotórax y la longitud de la mano (véase medidas completas en el Cuadro 1). Conteo de dientes pectinales en machos 12-13 (50% con 12 y 50% con 13), mientras que para hembras es 11-12 (90% con 11). Carapacho con una pequeña muesca en la parte media del borde anterior (Fig. 2); dedo móvil de la quela del pedipalpo con fila principal de gránulos dividido en 6 subhileras por 5 denticulos de mayor tamaño, con 6 denticulos accesorios; dedo fijo con fila principal de gránulos dividido en 6 subhileras por 5 denticulos de mayor tamaño, con 5 denticulos accesorios. Color base castaño oscuro; con manchas negruzcas en cefalotórax, queliceros, pedipalpos, tergitos mesosomales y patas; tergito VII con área sin pigmentar en forma de T delgada (Fig. 3); esternito V de los machos con parche sin pigmentar en la parte media posterior de forma triangular ocupando 1/3 de la longitud del esternito (Fig. 4).

Holotipo, macho adulto. Coloración. Castaño obscuro, con manchas negruzcas en cefalotórax, queliceros, pedipalpos, tergitos mesosomales y patas. Borde posterior del carapacho

Cuadro 1. Medidas tomadas del holotipo y 9 paratipos (en mm)*

| Medidas tomadas | Holotipo | Paratipos machos | | | Paratipos hembras | | | | |
|---------------------------------------|--------------|------------------|---------------|---------------|-------------------|----------------|---------------|---------------|----------------|
| | | EM1 | EM2 | EM3 | EM4 | EH1 | EH2 | EH3 | EH4 |
| Carapacho (largo/anchó) | 3.3/1.8 | 3.3/1.7 | 3.3/1.8 | 3.5/1.85 | 3.2/1.8 | 3.9/2.25 | 4.35/2.35 | 3.9/2.1 | 3.8/2.0 |
| Long. tergito I | 0.4 | 0.45 | 0.45 | 0.4 | 0.4 | 0.6 | 0.6 | 0.5 | 0.5 |
| Long. tergito II | 0.6 | 0.55 | 0.65 | 0.6 | 0.6 | 0.8 | 0.75 | 0.75 | 0.7 |
| Long. tergito III | 0.9 | 0.85 | 0.8 | 0.8 | 0.8 | 1.15 | 1.3 | 1.1 | 1.05 |
| Long. tergito IV | 1.1 | 1.05 | 1.1 | 1.1 | 1.1 | 1.5 | 1.55 | 1.4 | 1.35 |
| Long. tergito V | 1.25 | 1.2 | 1.25 | 1.25 | 1.25 | 1.65 | 1.9 | 1.6 | 1.6 |
| Long. tergito VI | 1.5 | 1.35 | 1.5 | 1.4 | 1.4 | 1.85 | 2.0 | 1.8 | 1.8 |
| Long. tergito VII | 2 | 1.8 | 2 | 1.85 | 1.9 | 2.2 | 2.35 | 2.15 | 2.15 |
| Long. del mesosoma | 7.75 | 7.25 | 7.75 | 7.4 | 7.45 | 9.75 | 10.45 | 9.3 | 9.15 |
| Fémur (largo/anchó/alto) | 3.0/1.0/0.6 | 2.8/0.9/0.5 | 3.0/1.0/0.6 | 3.1/1.0/0.6 | 2.8/0.9/0.5 | 3.1/1.1/0.6 | 3.5/1.2/0.7 | 3.2/1.1/0.7 | 2.9/1.05/0.6 |
| Patela (largo/anchó/alto) | 3.4/1.1/1.0 | 3.0/1.0/0.9 | 3.25/1.15/0.9 | 3.4/1.05/0.85 | 3.25/1.1/0.9 | 3.6/1.3/1.0 | 3.9/1.45/1.1 | 3.6/1.35/1.05 | 3.4/1.25/1.1 |
| Quela (largo/anchó/alto) | 5.8/1.9/1.6 | 5.45/1.5/1.65 | 4.9/1.8/1.5 | 5.3/1.75/1.6 | 5.1/1.7/1.55 | 5.7/1.75/1.55 | 6.4/1.95/1.8 | 6.05/1.8/1.65 | 5.4/1.7/1.6 |
| Long. dedo móvil | 3.3 | 3.0 | 2.75 | 2.8 | 3 | 3.35 | 3.8 | 3.65 | 3.4 |
| Long. dedo fijo | 2.7 | 2.45 | 2.15 | 2.2 | 2.4 | 2.75 | 3.0 | 2.8 | 2.5 |
| Segmento caudal I (largo/anchó/alto) | 1.7/2.0/1.7 | 1.7/2.0/1.6 | 1.75/1.95/1.7 | 1.7/20.5/1.65 | 1.7/1.9/1.75 | 1.95/2.15/1.8 | 2.0/2.5/2.1 | 1.8/2.2/1.85 | 1.8/2.2/1.8 |
| Segmento caudal II (largo/anchó/alto) | 2.0/2.0/1.7 | 1.9/2.0/1.6 | 2.05/1.95/1.7 | 1.7/2.05/1.65 | 1.9/1.9/1.7 | 1.95/2.15/1.75 | 2.25/2.45/2.0 | 1.95/2.2/1.8 | 1.95/2.15/1.75 |
| Segmento caudal III largo/anchó/alto) | 2.2/1.95/1.7 | 2.0/1.9/1.55 | 2.2/1.95/1.7 | 2.0/2.0/1.65 | 2.0/1.85/1.7 | 2.05/2.1/1.75 | 2.5/2.4/2.0 | 2.15/2.1/1.8 | 2.0/2.05/1.7 |
| Segmento caudal IV (largo/anchó/alto) | 2.85/1.9/1.6 | 2.75/1.8/1.55 | 2.9/1.8/1.65 | 2.7/0.95/1.65 | 2.8/1.75/1.6 | 2.65/2.0/1.7 | 3.1/2.25/2.0 | 3.0/2.25/1.8 | 2.6/2.0/1.75 |
| Segmento caudal V largo/anchó/alto) | 4.4/1.95/1.6 | 4.4/1.8/1.6 | 4.5/1.85/1.6 | 4.3/1.95/1.6 | 4.5/1.8/1.65 | 4.1 | 4.75/2.35/2.0 | 4.5/2.0/1.75 | 4.2/2.0/1.75 |
| Long. metasoma | 13.15 | 12.75 | 13.4 | 12.4 | 12.9 | 12.7 | 14.6 | | 12.55 |
| Vesícula (largo/anchó/alto) | 2.9/1.2/1.5 | 2.6/1.35/1.1 | 2.75/1.4/1.1 | 2.7/1.4/1.1 | 2.55/1.4/1.15 | 2.65/1.65/1.15 | 3.25/1.95/1.6 | 2.95/1.65/1.3 | 2.8/1.6/1.2 |
| Long. aguijón | 1.5 | 1.4 | 1.4 | 1.4 | 1.4 | 1.4 | 1.6 | 1.4 | 1.4 |
| Long. Corporal | 24.2 | 23.3 | 24.45 | 23.3 | 23.55 | 26.35 | 29.4 | 26.6 | 25.5 |



Figuras 2-5. Características morfológicas de *Vaejovis morelia* sp. nov., macho. 2, carapacho; 3, vista del tergito VII; 4, esternito V con parche triangular sin pigmentación; 5, vista del esternito V de *Vaejovis pusillus* con el parche redondeado sin pigmentación. Escala de la barra 1 mm. Las flechas señalan características relevantes.

con pigmentación negruzca. Tubérculo ocular negro, con el pigmento proyectándose anteriormente sin alcanzar el borde del carapacho, posteriormente se continúa a lo largo del surco medio, dejando la parte posterior del mismo sin pigmento. Zona anterior a los ojos laterales unida por pigmento oscuro que cubre toda la superficie y se proyecta hacia atrás sobre los ojos laterales y a los lados del surco medio formando 4 áreas claras en la parte anterior de los ojos medios y otras 4 áreas claras por debajo de ellos (Fig. 2); lateralmente se definen 3 áreas claras de las cuales las posteriores son pequeñas y orientadas hacia el surco medio. Lóbulos presentan pigmentación en la parte media posterior sin alcanzar el margen, definiendo de 4 a 5 áreas pequeñas sin pigmento, 2 de ellas bien definidas en la parte posterior de cada lóbulo. Con mancha más o menos difusa y reticulada, que corre paralelamente al borde posterior del carapacho (Fig. 2). Dorsalmente, base de los quelíceros con pigmentación reticulada, más intensa en margen anterior proyectándose hacia base del dedo fijo; dedo móvil con más de la mitad de la superficie de color negro sin incluir los dientes; ventralmente, el pigmento ocupa 2/3 partes del dedo móvil dejando sin pigmentación la parte distal. Mesosoma con pretergitos I-VI con pigmentación sobre la mayor parte de la superficie, con 2 áreas pequeñas semicirculares sin

pigmento en la parte media; pretergito VII con pigmentación concentrada en parte media; postergitos I-VI con área mesal sin pigmentación y a cada lado con 2 manchas, las cuales forman 2 bandas oscuras, separadas por área sin pigmento, que recorren longitudinalmente el mesosoma; en parte anterior del tergito VII las bandas se aprecian unidas entre las carenas medias, dejando un área bien definida sin pigmentar con forma de T (Fig. 2). Prosoma y mesosoma en vista ventral con color base más claro que en el dorso y con pigmentación moderada en coxapófisis I y II, esternón, opérculo genital, base de los peines y esternitos. Dorsalmente, pigmentación de los segmentos metasomales I-III concentrada en parte media anterior, uniéndose con borde posterior con 2 líneas, segmento IV pigmentación en parte media uniforme sobre toda la longitud del segmento, segmento V sin pigmentación dorsal, lateral y ventralmente con pigmentación sobre las carenas y la superficie de la parte media y anterior. Vesícula ventralmente con pigmentación tenue sobre partes centrales y laterales, recorriendo todo el telson dejando 2 bandas de color claro en la zona medioventral, lateralmente con pigmentación tenue sobre su parte superior y dorsalmente sin pigmentación.

Carapacho. Borde anterior casi recto y liso, con ligera muesca en parte media (Fig. 2); con 6 setas, bordes

laterales muy finamente crenulados con 1 seta a cada lado a la altura del último ojo lateral; borde posterior ligeramente granuloso. Superficie con granulación fina y densa, las áreas pigmentadas con gránulos de mayor tamaño, definiendo áreas sin pigmento, principalmente en parte media posterior; con par de setas medias laterales ubicadas sobre la mancha de mayor tamaño a la altura del borde posterior del tubérculo ocular.

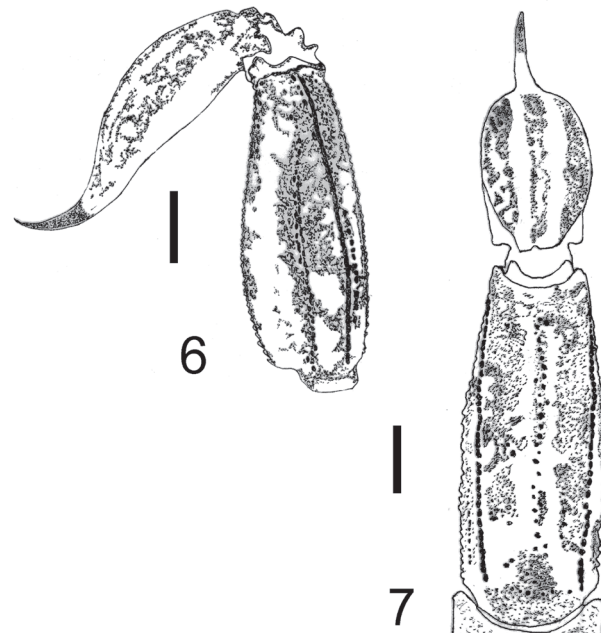
Quelíceros. Sérrula bien definida y ocupando un poco menos de la mitad distal del dedo; con una seta en el área dorsoventral de la base del quelíceros, ubicada en área clara que deja el pigmento entre la base del dedo fijo y el dorso de la base del quelíceros.

Mesosoma en vista dorsal. Tergitos I-V con los bordes laterales finamente crenulados y el borde posterior granuloso, superficie con granulación fina, irregular y densa, con el área de la carena media finamente granulosa. Carena media ausente en tergitos I y II, en III-VII de vestigial a muy débil. En tergito VII las carenas submedias y laterales se observan fuertes y granuladas.

Prosoma y mesosoma en vista ventral. Superficie de coxapófisis I y II, esternón, opérculo genital y base de los peines setosos, con fina y densa granulación; papilas genitales bien desarrolladas; base de los peines con el borde anterior redondeado y un surco medio que recorre 3/4 la longitud de la base de los peines, borde posterior recurvado; con 12-13 dientes pectíneos; esternitos III, IV, V y VI con bordes laterales finamente crenulados y borde anterior liso, superficie en parte media lisa y hacia los bordes laterales con granulación fina; en esternito III se cuentan 21 setas, 5 en la mitad anterior, 6 en la mitad posterior y 10 sobre el borde posterior; en esternitos IV y V hay 16 setas, 8 ubicadas en la mitad anterior y 8 en el borde posterior; en el V presenta un parche sin pigmentar en la parte media posterior, el cual es triangular y ocupa 1/3 de la longitud del esternito sin alcanzar todo el ancho de la placa, disminuyendo su grosor hacia el borde posterior dejando aproximadamente 1/3 del ancho del esternito con pigmento distribuido a ambos lados del mismo (Fig. 5); en el esternito VI hay 14 setas, 8 ubicadas en la mitad anterior y 6 sobre el borde posterior; esternito VII con bordes laterales moderadamente crenulados; no hay quillas submedianas y laterales muy poco aparentes, presenta 12 setas, 6 ubicadas en la mitad anterior, 2 en la mitad posterior cerca de los bordes laterales y posteriores y 4 más sobre el borde posterior. Patas: tercer telotarlo con un sólo par de espínulas distales.

Metasoma. Segmentos I, II, III con carenas dorsolaterales y laterales supramedianas fuertes y granuladas, segmento I con carenas laterales inframedianas y ventrolaterales moderadas y granuladas, carenas submedianas ventrales débiles y granuladas, espacios intercarenales con ligera y densa granulación, áreas pigmentadas con gránulos

gruesos y bien definidos. Segmento II con carenas laterales inframedianas cortas, recorriendo 2/3 del segmento en dirección postero-anterior, moderadas y granuladas, carenas ventrolaterales fuertes y granuladas, carenas submedianas ventrales moderadas y granuladas, espacios intercarenales con ligera y densa granulación, áreas pigmentadas con gránulos gruesos y bien definidos. Segmento III con carenas laterales inframedianas más cortas que en el segmento II recorriendo aproximadamente 1/3 del segmento en dirección postero-anterior, débiles y granuladas, carenas ventrolaterales fuertes y granuladas, carenas submedianas ventrales moderadas y granuladas, espacios intercarenales con ligera y densa granulación, áreas pigmentadas con gránulos gruesos y bien definidos. Segmento IV con todas las carenas fuertes y granuladas, excepto las laterales inframedianas que no están presentes, espacios intercarenales con ligera y densa granulación, áreas pigmentadas con gránulos gruesos y bien definidos. Segmento V (Figs. 6, 7) con las carenas dorsolaterales y medio laterales moderadas y granuladas, carenas ventrolaterales y ventromediana fuertes y granuladas, espacios intercarenales con ligera y densa granulación, áreas pigmentadas con gránulos gruesos y bien definidos. Setas de carenas de segmentos I-IV: dorsolateral 0/0 - 0/1 - 1/1 - 2/2, lateral supramediana 0/0 - 1/2 - 2/2 - 2/2, lateral



Figuras 6-7. Características morfológicas de *Vaejovis morelia* sp. nov., macho. 6, vista lateral del segmento caudal V y vesícula; 7, vista ventral segmento caudal V y vesícula. Escala de la barra 1 mm.

inframediana 1/1 - 0/0 - 0/0 - 0/0, ventrolateral 2/2 - 2/3 - 3/3 - 3/3, submediana ventral 2/2 - 3/3 - 3/3 - 3/3; en segmento V: dorsolateral 4/4 mediolateral 3/3, ventrolateral 5/5. Vesícula: Setosa, lateralmente con aspecto alargado, ventralmente con aspecto ovalado (Figs. 6, 7), tubérculo subaculear débil, superficie granulosa.

Pedipalpo. Ortoptotriaxia tipo C; trocánter con 8 setas, 3 ubicadas ventralmente, 3 dorsalmente, 2 en cara interna; fila de gránulos gruesos bien definidos que le recorren longitudinalmente, superficie con granulación fina y densa intercalada con gránulos gruesos bien definidos. Fémur. Carena prodorsal moderada a fuerte y granular con 1 seta ubicada en la parte media; carena retrodorsal moderada y granular en el área proximal y ligeramente granulosa en el área distal, con 2 setas, 1 en la parte media y la otra entre la área distal y el área media (Fig. 8); carena proventral moderada a fuerte y granular, sin setas; carena retroventral débil a vestigial y con gránulos bien definidos pero dispersos, con 3 setas distribuidas uniformemente sobre la carena; superficie dorsal con granulación densa y fina intercalada con gránulos gruesos bien definidos; superficie interna con granulación densa y fina; cara interna hacia la mitad proximal con gránulos gruesos y bien definidos, con 7 setas, 5 ubicadas hacia la mitad proximal y 2 más junto al margen distal; superficie ventral con granulación fina y densa, con 1 fila de gránulos gruesos bien definidos concentrados principalmente en la región proximal y disminuyendo hacia la distal. Patela. Carena prodorsal fuerte y granular, carenas retrodorsal y proventral moderadas y granulares, carena retroventral moderada a fuerte y granular, carena externa débil y granular; superficie dorsal con granulación densa y fina (Figs. 9, 10), superficie interna con granulación densa y fina, superficie ventral con granulación fina y densa con 1 fila de gránulos gruesos bien definidos concentrados principalmente en la parte proximal y disminuyendo hacia la parte distal, superficie externa con granulación fina y densa, con 5 setas ubicadas en la parte media, 1 en la mitad distal y 2 cerca del borde distal. Quela. Con apariencia robusta, carena digital bien desarrollada y granulosa, carena dorsal secundaria bien desarrollada y granulosa, carena externa secundaria bien desarrollada y lisa, carena dorsomarginal bien desarrollada y granulosa, carenas mediainterna y ventrointerna débiles y granulosas, carena dorsointerna bien desarrollada y granulosa. Superficie de la quela con granulación fina y densa (Figs. 11, 12). Dedo fijo con hilera de denticulos dividida en 6 subhileras por 5 denticulos más grandes, hilera basal más larga y con 5 denticulos accesorios en la cara interna. Dedo móvil con hilera de denticulos dividida en 6 subhileras por 5 denticulos más grandes, hilera basal más larga, 6 denticulos accesorios en la cara interna. Tricobotrias *ib-it* ubicadas en la parte basal del dedo fijo, no en la palma de la mano (Fig. 13).

Hemiespermatóforo. Estructura poco compleja, con laminilla uniforme, ganchos basales cortos, lámina recta y angosta, poco esclerotizada (Fig. 14). No hay tapón copulatorio.

Dimorfismo. Las hembras son estadísticamente de mayor longitud corporal ($p < 0.05$) (Cuadro 1), conteo de dientes pectinales en machos 12-13 (50% con 12 y 50% con 13), mientras que para hembras es de 11-12 (90% con 11). En machos se presenta un parche sin pigmentación en el esternito V, que en las hembras no existe. Estadísticamente ($p < 0.05$), la vesícula en los machos es menos ancha ($1.41 \text{ mm} \pm 0.5$) que la de las hembras ($1.69 \text{ mm} \pm 0.14$). Patela más ancha en hembras ($1.33 \text{ mm} \pm 0.07$) que en machos ($1.08 \text{ mm} \pm 0.05$), mientras que el dedo fijo en los machos es estadísticamente más corto ($2.38 \text{ mm} \pm 0.21$) que el de las hembras ($2.78 \text{ mm} \pm 0.18$). Proporción longitud mano/ longitud dedo móvil también mostró diferencia estadística con valor promedio de 0.98 ± 0.07 para machos y 0.88 ± 0.008 para hembras, caracterizándose los machos por tener quelas con dedo del mismo tamaño que la mano, mientras que en las hembras la mano es más pequeña.

Variación. Fila de gránulos del trocánter que lo recorren longitudinalmente de muy débiles a gruesos y bien definidos; variación de las setas metasomales se muestra en los cuadros 2 y 3. Setas del esternito III de 18 a 21 en machos y en hembras de 18 a 26.

Resumen taxonómico

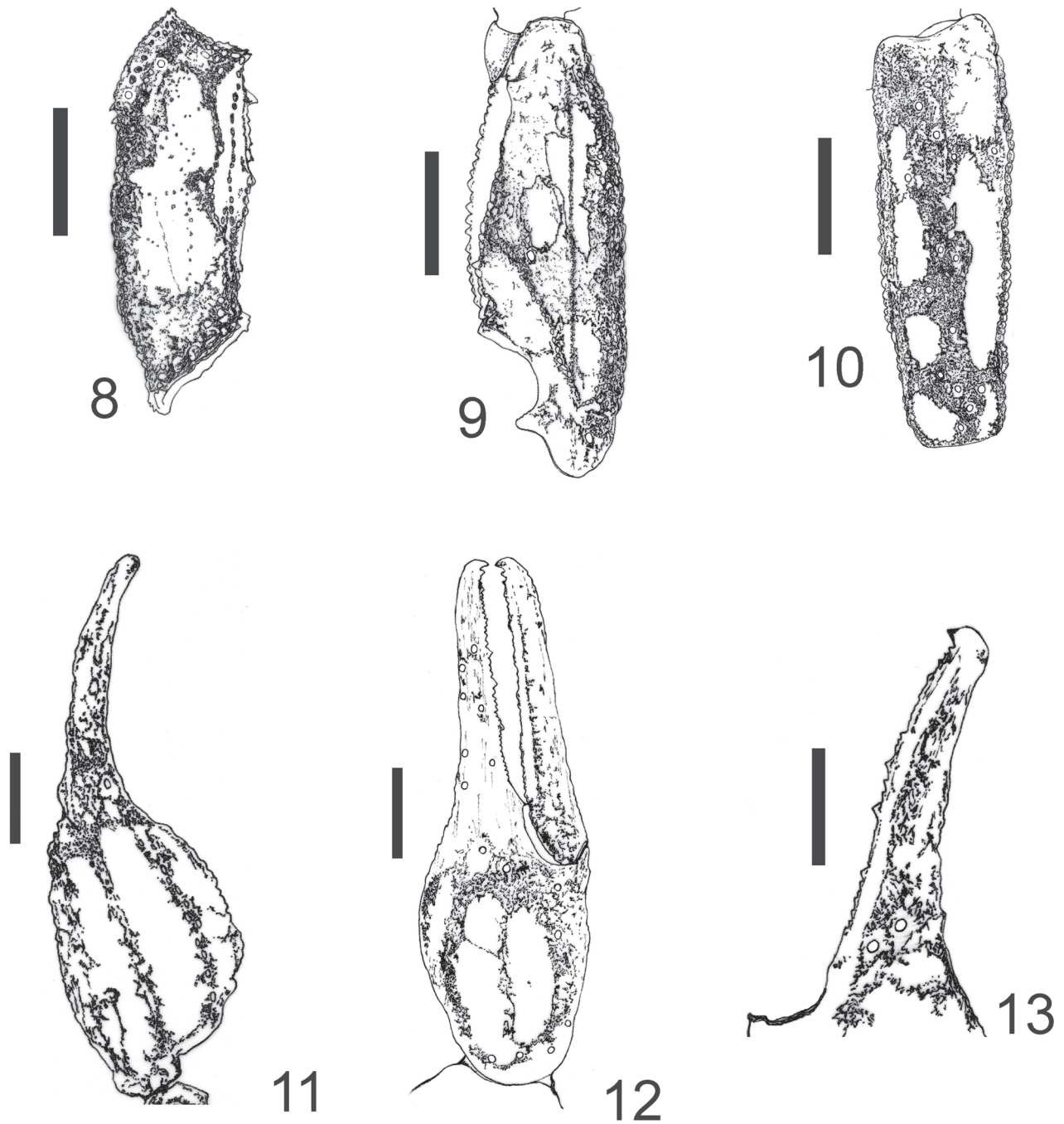
Material tipo. **México:** estado de Michoacán: Holotipo CNAN-T0081 y 3 paratipos (2 hembras y 1 macho adultos) CNAN-T0082; 2 paratipos (macho y hembra), depositados en el American Museum of Natural History de Nueva York, (AMNH); 2 paratipos (macho y hembra) que quedaron depositados en el Instituto Nacional de Referencia Epidemiológica, México (INDRE) y 2 paratipos (macho y hembra) para la Colección Aracnológica de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (CAFBUM). Todos los ejemplares fueron colectados el 10 de agosto de 2010 por M. Villaseñor, V. Guzmán y E. Miranda, entre la hojarasca y troncos caídos del bosque Lázaro Cárdenas, en la ciudad de Morelia, Michoacán, México. Coordenadas $19^{\circ}40'46'' \text{ N}$, $101^{\circ}10'39'' \text{ O}$ a 2 030 m snm (Fig. 1).

Distribución. Esta especie es conocida de la localidad tipo y de la localidad cercana, nombrada Los Filtros Viejos del municipio de Morelia, Michoacán (Fig. 1).

Etimología. El nombre de la especie se refiere a Morelia, ciudad donde se forjó la independencia de México. El nombre se usa como sustantivo en aposición.

Comentarios taxonómicos

Vaejovis morelia sp. nov. es similar a *V. pusillus* y *V. dzahui*. Se distingue de *V. pusillus* por las siguientes características: 1) en promedio es de mayor tamaño (sin incluir aguijón), machos de longitud corporal total de



Figuras 8-13. Características morfológicas de *Vaejovis morelia* sp. nov., macho. 8, vista dorsal fémur; 9, vista dorsal patela; 10, Vista retrodorsal patela; 11, vista dorsal quela; 12, vista retrodorsal de la quela; 13, vista interna del dedo fijo. Escala de la barra 1 mm.



Figura 14. Morfología del hemispermatóforo de *Vaejovis morelia* sp. nov. A, vista dorsal y B, vista ventral.

Cuadro 2. Conteo de las setas de las carenas metasomales de los segmentos I-IV. La frecuencia se muestra entre paréntesis

| Carenas metasomales | Segmentos metasomales | | | | | | | | | |
|----------------------|-------------------------------|-------------------------------|-------------------------------|--------------------|-------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|-------------------------------|---------|
| | I | | II | | III | | IV | | V | |
| | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra |
| Dorsolateral | 0/0 (3) 1/0 (1) 1/1 (1) | 0/0 (2) 1/0 (2) 1/1 (1) | 0/1 (1) 1/1 (4) | 1/0 (2) 1/1 (3) | 1/1 (5) | 1/1 (5) | 2/2 (5) | 1/2 (1) 2/2 (4) | 4/4 (4) 5/5 (1) | 4/4 (5) |
| Lateral supramediana | 0/0 (4) 0/1 (1) | 0/0 (4) 1/0 (1) | 1/2 (1) 1/1 (4) | 1/1 (5) | 1/1 (3) 2/1 (1) 2/2 (1) | 1/1 (4) 2/3 (1) | 2/2 (5) | 2/2 (5) | — | — |
| Lateral inframediana | 1/1 (4) 2/2 (1) | 1/1 (5) | 0/0 (5) | 0/0 (4) 0/1 (1) | 0/0 (5) | 0/0 (5) | 0/0 (5) | 0/0 (5) | — | — |
| Ventrolateral | 2/2 (5) | 2/2 (4) 2/1 (1) | 2/2 (3) 2/3 (1) 3/3 (1) | 2/2 (1) 3/3 (4) | 2/2 (2) 3/3 (3) | 3/3 (5) | 2/2 (1) 3/3 (4) | 3/3 (5) | 4/3 (1) 4/4 (3) 5/5 (1) | 4/4 (5) |

Cuadro 2. Continúa

| Carenas metasomales | Segmentos metasomales | | | | | | | | | |
|---------------------|-----------------------|--------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|--------------------|---------|
| | I | | II | | III | | IV | | V | |
| | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra | Macho | Hembra |
| Ventral submediana | 2/2 (5) | 2/2 (4) 2/3 (1) | 3/3 (5) | 3/3 (5) | 3/3 (5) | 3/3 (5) | 3/3 (5) | 3/3 (5) | — | — |
| Media Lateral | — | — | — | — | — | — | — | — | 2/2 (2) 3/3 (3) | 3/3 (5) |

23.76 mm (\pm 0.53) y 26.87 mm (\pm 1.48) en hembras, mientras que en *V. pusillus* los machos miden 16.62 mm (\pm 0.76) y las hembras 20.61 mm (\pm 1.15); 2) quela más robusta en *V. morelia* sp. nov. con la proporción longitud/ancho en machos de 2.72 a 3.63 (n= 5) y de 3.18 a 3.47 en hembras (n= 5), mientras que en *V. pusillus* es de 3.29 a 3.72 en machos (n= 5) y en hembras de 3.64 a 4.25 (n=4); 3) las quillas de la quela, externa secundaria, digital y dorso marginal están bien desarrolladas en *V. morelia* sp. nov., mientras que en *V. pusillus* son débiles y 4) en *V. morelia* sp. nov. el parche del esternito V en machos adultos es de forma triangular ocupando 1/3 de la longitud del esternito, mientras que en *V. pusillus* el parche es de forma semicircular y ocupa más de la mitad de la longitud del esternito (Figs. 4, 5).

Vaejovis dzahui se distingue principalmente por la ausencia de un parche ventral en los machos; además, en la mano sólo hay 3 carenas evidentes, débiles a vestigiales (*sensu* Santibañez-López y Francke 2010). Adicionalmente, puede apreciarse que *V. morelia* sp. nov. es en promedio de mayor tamaño (machos 23.76 mm de longitud total [\pm 0.53] y hembras de 26.87 mm [\pm 1.48]); en *V. dzahui* los machos miden 15.76 mm (\pm 0.97) y las hembras 18.21 mm (\pm 1.17) de longitud total.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca 239256 otorgada a E. Pabel Miranda-López para los estudios de maestría. A la Coordinación de la Investigación Científica (CIC) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH) y al proyecto Código de Barras para Arácnidos de México, financiado por CONACyT por apoyar el trabajo de campo. A Marco A. Villaseñor y Víctor M. Guzmán Pérez por su ayuda en el trabajo de campo. A Paola Miranda por su ayuda en la realización de los dibujos y a Carlos Santibañez del IBUNAM, por sus comentarios y ayuda en la toma de fotografías. Los ejemplares estudiados se colectaron bajo el amparo de la licencia de colector científico FAUT-0175

otorgada por la Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT) a O. F. Francke.

Literatura citada

Acosta, L. E., D. M. Candido, E. H. Buckup y A. D. Brescovit. 2008. Description of *Zabius gaucho* (Scorpiones, Buthidae), a new species from southern Brazil, with an update about the generic diagnosis. *Journal of Arachnology* 36:491-501.

Atlas Geográfico del Estado de Michoacán. 2003. Secretaría de Educación del Estado de Michoacán/ Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo/ EDDISA, Morelia, Michoacán. p. 42-46.

Ayrey, R. F. y M. E. Soleglad. 2011. A new species of *Vaejovis* from Prescott, Arizona (Scorpiones: Vaejovidae). *Euscorpius* 114:1-15.

Francke, O. F. 1977. Scorpions of the genus *Diplocentrus* from Oaxaca, México. *Journal of Arachnology* 4:145-200.

Graham, M. 2007. Sky Island *Vaejovis*: Two new species and a redescription of *V. vorhiesi* Stahnke (Scorpiones: Vaejovidae). *Euscorpius* 51:1-16.

Graham, M y R. W. Bryson. 2010. *Vaejovis montanus* (Scorpiones: Vaejovidae), a new species from the Sierra Madre Occidental of Mexico. *Journal of Arachnology* 38:285-293.

Hendrixson, B. y W. D. Sissom. 2001. Descriptions of two new species of *Vaejovis* C.L. Koch, 1836 from Mexico, with a redescription of *Vaejovis pusillus* Pocock, 1898 (Scorpiones: Vaejovidae). In *Scorpions 2001. In memoriam Gary A. Polis, V. Fet y P. A. Selden.* (eds.). British Arachnological Society, Burnham Beeches, Buckinghamshire. p. 215-223

Miranda-López, E., J. Ponce-Saavedra y O. F. Francke. 2010. Situación taxonómica y distribución actual de *Vaejovis pusillus* Pocock (Scorpiones: Vaejovidae). *Ciencia Nicolaita* 52:56-62.

Prendini, L. y W. Wheeler. 2005. Scorpion higher phylogeny and classification, taxonomic anarchy, and standards for peer review in online publishing. *Cladistics* 21:446-494.

Santibañez-López, C. E. y O. F. Francke. 2010. New and poorly known species of the *mexicanus* group of the genus *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) from Oaxaca, Mexico. *Journal of Arachnology* 38:555-571.

- Santibáñez-López, C. E. y W. D. Sissom. 2010. A new species of the *Vaejovis eusthenura* group in Oaxaca, Mexico (Scorpiones: Vaejovidae). *Zootaxa* 2493:49-58.
- Sissom, W. D. 2000. Family Vaejovidae Thorell 1876. *In* Scorpions of the world (1758-1998), V. Fet, W. D. Sissom, G. Lowe y M. Braunwalder (eds.). Catalog of the New York Entomological Society. p. 503-553.
- Sissom, W. D. 2011. A new species of the genus *Vaejovis* from Southwestern New Mexico (Arachnida: Scorpiones: Vaejovidae). *Southwestern Entomologist* 36:85-90.
- Sissom, W. D., G. A. Polis y D. D. Watt. 1990. Field and laboratory methods. *In* The biology of scorpions, G. A. Polis (ed.). Stanford University Press. Stanford, California. p. 445-461.
- Soleglad, M. E. 1973. Scorpions of the mexicanus group of the genus *Vaejovis* (Scorpionida, Vaejovidae). *Wasmann Journal of Biology* 31:351-372.
- Soleglad, M. E. y V. Fet. 2008. Contributions to scorpion systematics. III. Subfamilies Smeringurinae and Syntropinae (Scorpiones: Vaejovidae). *Euscorpius* 71:1-115.
- Stahnke, H. L. 1970. Scorpion nomenclature and mensuration. *Entomological News* 81:297-316.
- Stahnke, H. L. 1972. U.V. light, a useful field tool. *BioScience* 22:604-607.
- Vachon, M. 1974. Étude des caractères utilisés pour classer les familles et les genres de Scorpions (Arachnides). 1. La trichobothriotaxie en Arachnologie, Sigles trichobothriaux et types de trichobothriotaxie chez les Scorpions. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 140 (Zool. 104), mai-juin 1973:857-958.
- Zárate-Gálvez, K. y O. F. Francke. 2009. Nueva especie de *Vaejovis* (Scorpiones: Vaejovidae) de Chiapas, México. *Revista Ibérica de Aracnología* 17:21-28.



A new species of isopod (Isopoda: Flabellifera: Sphaeromatidae) from Cuba, with an identification key for the species of *Paraimene*

Una especie nueva de isópodo (Isopoda: Flabellifera: Sphaeromatidae) de Cuba, con una clave de identificación para las especies de *Paraimene*

Manuel Ortiz[✉], Ignacio Winfield and Sergio Cházaro-Olvera

Laboratorio de Crustáceos. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. De los Barrios 1, Los Reyes de Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

✉ ortiztouzet@yahoo.com

Abstract. A new species of isopod crustacean belonging to the genus *Paraimene* (Flabellifera, Sphaeromatidae) is described. The new species was collected from Cojimar Bay, La Habana Province, Cuba. *Paraimene danieli* new species differs from all other known species of the genus by the following characters: pereonites 2-3 smooth, pereonites 5-6 carinate, pereonite 7 and pleonite 1 raised at middle point, lacinia mobilis with 3 cusps. An identification key to species of *Paraimene* is provided.

Key words: Isopoda, new species, coast, Cuba.

Resumen. Se describe una especie nueva de isópodo perteneciente al género *Paraimene* (Isopoda, Flabellifera, Sphaeromatidae). La especie nueva fue colectada de la Bahía de Cojimar, Provincia La Habana, Cuba. *Paraimene danieli* especie nueva difiere de las especies conocidas del género por los siguientes caracteres: lacinia mobilis con 3 cúspides; pereonites 2-3 lisos, pereonites 5-6 carinados, pereonite 7 y pleonite 1 elevados medialmente. Se presenta una clave de identificación para las especies de *Paraimene*.

Palabras clave: Isopoda, especie nueva, costa, Cuba.

Introduction

The genus *Paraimene* was erected to receive *P. tuberculata* Javed and Ahmed, 1988 from the rocky intertidal of Cape Monze, Pakistan (Javed and Ahmed, 1988). Since then, 3 new species have been added to the genus: *Paraimene charlesae* Kensley and Schotte, 1994, from Dominica; *P. ibarabalae* Kensley, Ortiz and Schotte, 1997, and *P. tumulus* Kensley, Ortiz and Schotte, 1997, both from the Cuban Archipelago.

This paper contributes with the description of the fifth known species of *Paraimene* and the third from the Cuban Archipelago.

Materials and methods

The material examined was collected by hand rasping with a spatula the surface of a concrete pier directly into a plastic bag, at a 0.2 m depth. The specimens were fixed with formalin solution and transferred to 70% ethanol. Isopods were sorted and examined using a stereo microscope Karl Zeiss, Jenaval model. The figures were made with

the aid of a camera lucida. Description and terminology used herein follows Kensley et al. (1997) all measurement provided correspond to total length.

Description

Order Isopoda Latreille, 1817

Suborder Flabellifera Sars, 1882

Family Sphaeromatidae H. Milne Edwards, 1840

***Paraimene danieli* n. sp.** (Figs. 1-4)

Diagnosis. Pereonites 5 and 6 each with a tuberculate transverse carina. Pereonite 7 with 2 subcentral tubercles. Posterior margin of pleon with 2 pairs of rounded tubercles of which one is larger than the other. Pleotelson of male basally inflated with one row of 4 small basally placed, rounded protuberances, and another row distally bearing 2 very small lateral protuberances and 2 elongate inner and parallel bosses, posteriorly. Pleopod 2 appendix masculine inserted basally, 1/3 longer than endopod.

Body length, 1.8 times greatest width. Pereonites 1-6 width increasing posteriorly. Dorsal integument surface smooth with scattered setae. Rostral point not visible from above (Figs. 1A, D). Epistome broadly rounded, arms

Recibido: 08septiembre 2011; aceptado: 25 abril 2012

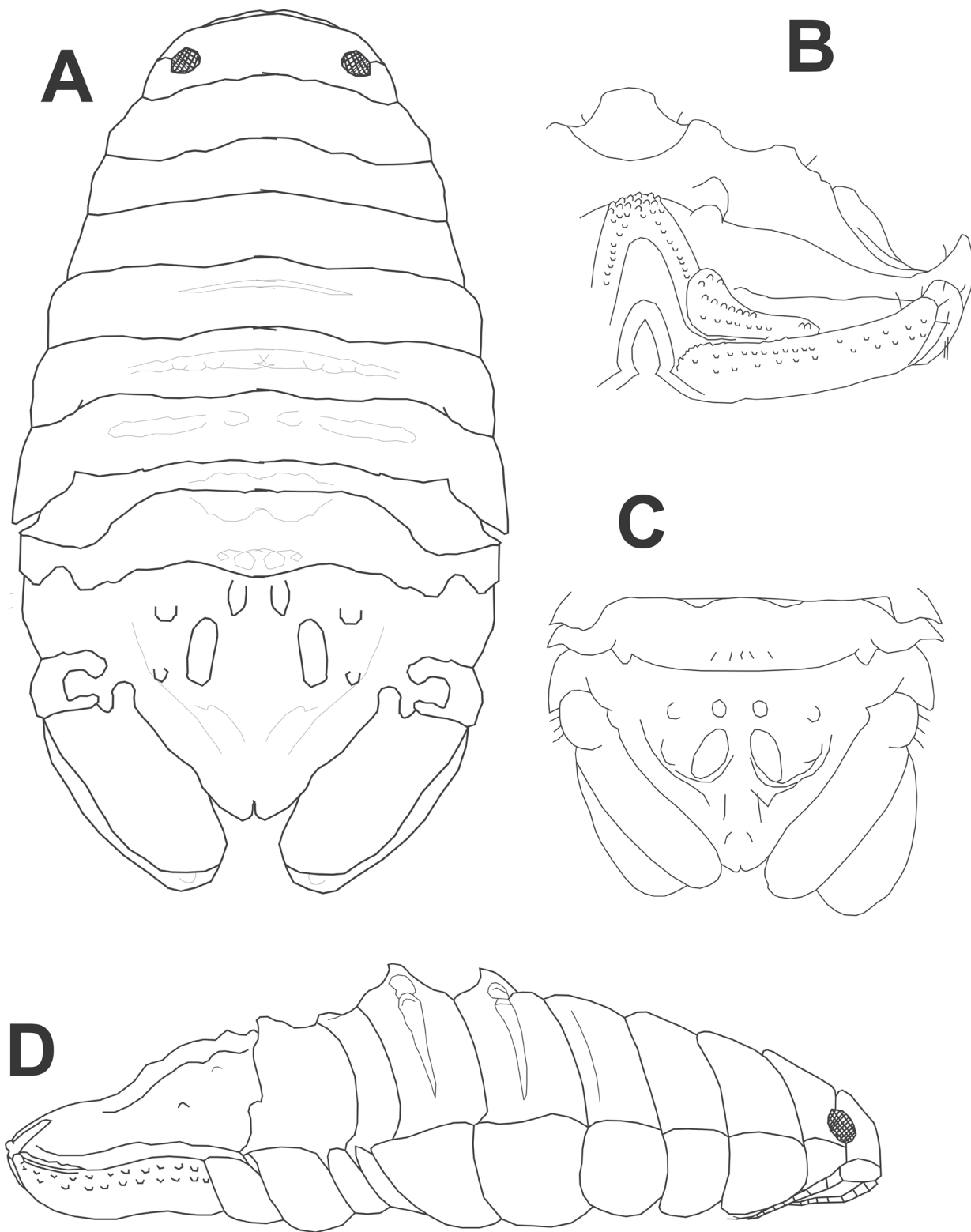


Figure 1. *Paraimene danieli* new species. A, dorsal view of male; B, posterior view of right half of male pleotelson; C, pleotelson of female; D, lateral view of male.

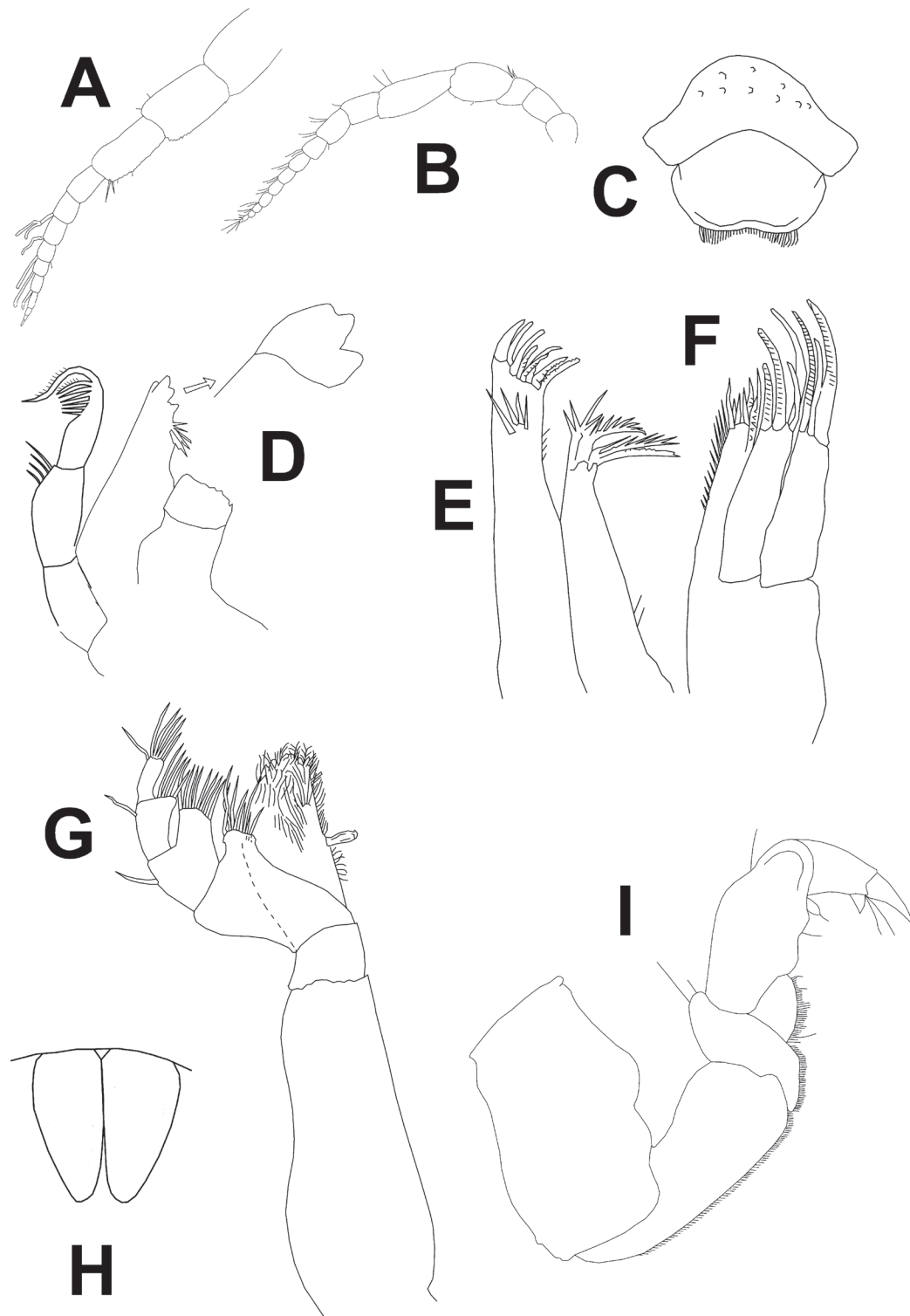


Figure 2. *Paraimene danieli* new species. Male: A, antennula; B, antenna; C, frontal lamina and labium; D, mandible; E, maxilla 1; F, maxilla 2; G, maxilliped; H, penes; I, pereopod 1.

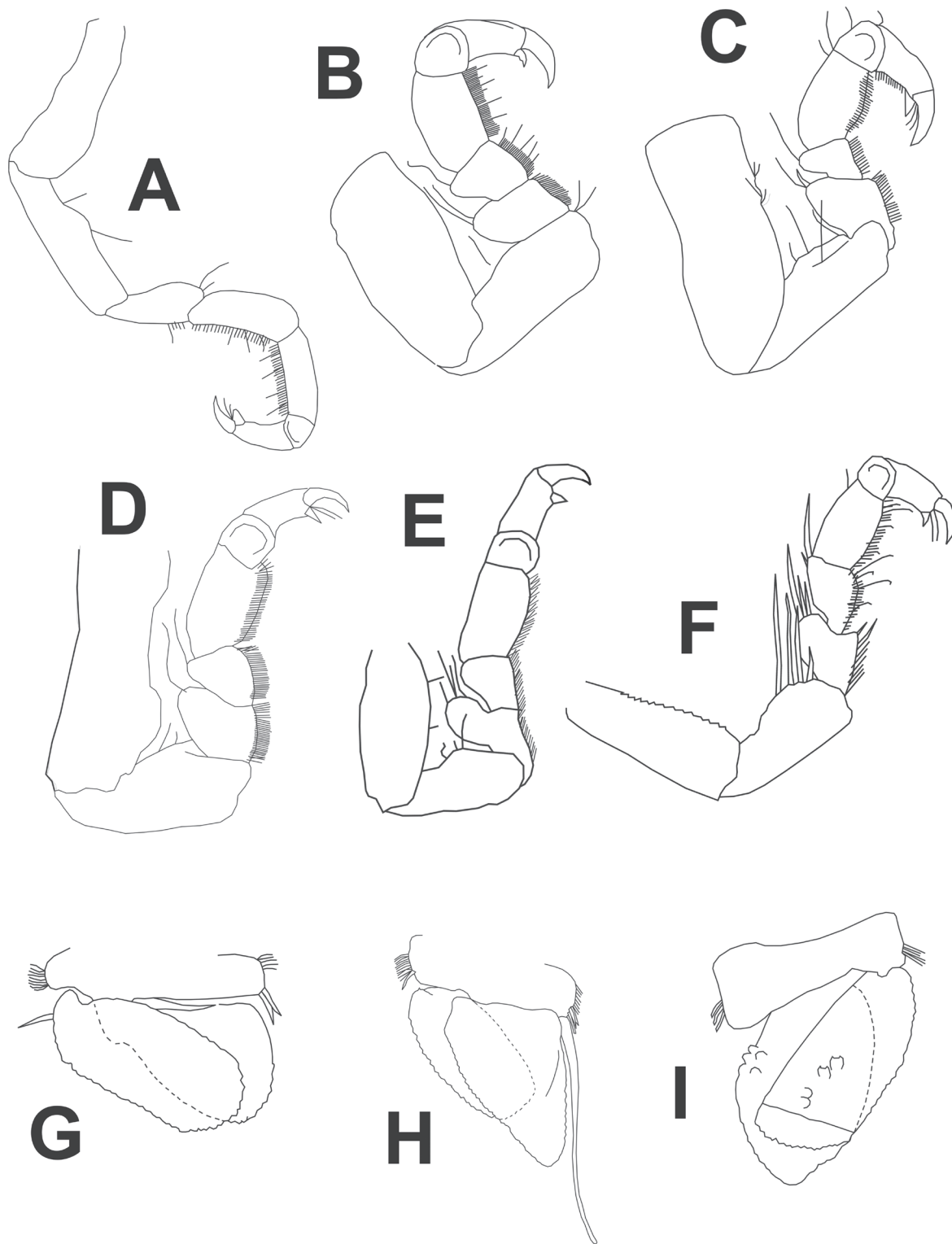
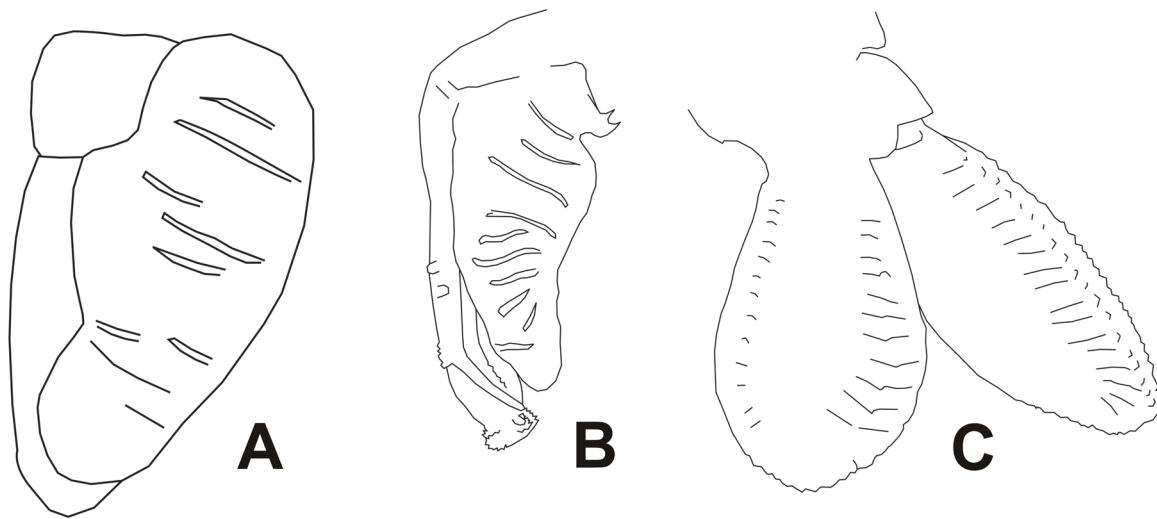


Figure 3. *Paraimene danieli* new species. Male: A, pereopod 2; B, pereopod 3; C, pereopod 4; D, pereopod 5; E, pereopod 6; F, pereopod 7; G, pleopod 1; H, pleopod 2; I, pleopod 3.



Scales

0.5 mm Dorsal and lateral view of body

0.1 mm Bucal pieces

0.5 mm Antennae, uropods, penes, and pleotelson of female

0.5 mm Pereopods and pleotelson of male

0.5 mm Pleopods

Figure 4. *Paraimene danieli* new species. Male: A, pleopod 4; B, pleopod 5; C, uropod.

barely extending over labrum (Fig. 2C). Lower margin of labrum fully setose laterally (Fig. 2C). Eyes large, dorsal lateral (Figs. 1A, D). Pereonites 1-3 smooth (Figs. 1A, D). Pereonite 7 shorter than 6, overlapped by 6 (Fig. 1A). Pleotelson markedly domed; posterior half of pleotelson tapering to narrow apex in dorsal view. Edges of pleotelson forming a vertical slit when viewed posteriorly (Fig. 1B). Lateral margin of anterior pleotelson up-curved, concave submarginal area visible (Fig. 1B). Antennula with 3 peduncle articles subequal in length; flagellum with 10 articles, 2-9 bearing aesthetasc (Fig. 2A). Antenna slender; article 5 longer and slender than 4; flagellum with 11 articles, a pair of setae on articles 2-10 (Fig. 2B). Mandible bearing incisor and lacinia mobilis with 3 cusps; with a row of 4 fringed robust setae. Palp 3-articulated, article 2 with 4 fringed setae on distolateral margin; article 3 bearing 5

fringed setae distolaterally (Fig. 2D). Maxilla 1 inner ramus shorter than outer, inner with 3 fringed distal setae; outer ramus with 8 blunt distal and 4 facial subdistal setae (Fig. 2E). Maxilla 2 inner ramus with 5 apical and 12 marginal subapical setae; medial lobes with 4 and outer with 3 (Fig. 2F). Maxilliped endite with 5 blunt and somewhat bifid distal robust seta, 3 tufts of setae, and one coupling hook; palp 5-articulated; articles 2 to 5 with distomesial margin bearing 4 or more distal setae (Fig. 2G). Pereopods 1-7 with a posterodistal small robust seta, with long nails curving backward (Figs. 2I, 3A-F). Pereopods 3-7 with dense fringed setules covering posterior margin of merus, carpus and propodus (Figs. 3B-F). Pereopod 1 shorter and stouter than pereopod 2; with stout robust seta on posterodistal margin of propodus (Fig. 2I). Pereopod 2 slender; ischium with anterior margin somewhat swollen (Fig. 3A). Pereopods

3-5 similar in shape (Figs. 3B-D). Pereopod 6 with strong anterior lobe on merus (Fig. 3E). Pereopod 7 with 4 long setae on anterior margin ischium, 3 on merus and one on carpus (Fig. 3F). Penes short, unfused but close together, distally rounded (Fig. 2H). Pleopod 1 with 2 coupling hooks on basis; a strong, robust seta on outer proximal margin of exopod (Fig. 3G). Pleopod 2 with 3 coupling hooks on basis; appendix masculina tapering, apex rounded (Fig. 3H). Pleopod 3 with 3 coupling hooks on basis; exopod with a complete transverse distal suture; endopod with 5 small booses on inner margin; exopodite with 4 (Fig. 3I). Pleopod 4 membranous; exopod folded; endopod rounded distally (Fig. 4A). Pleopod 5 with both rami membranous, without setae; exopod with 3 spinulose booses (Fig. 4B). Uropod with endopod distally setose, a little upturned, mesial margin deeply grooved; exopod with distal and lateral margins densely crenulated and submarginal striated. Uropodal rami extending beyond apex of ramus by 1/7 of length (Figs. 1A, 4C). Female. Similar to male, smaller; pleon posterior margin without tubercles. Pleotelson similar to male, 2 inner bosses of distal row diverging backward (Fig. 1C). Color in live: almost black. Color in ethanol, dark brown with pigmentation somewhat variable in posterior part.

Taxonomic Summary

Material examined. Holotype: male; 4 mm; 6 January 2011; pier on the back yard of the house placed at Real 127, Cojimar, Municipio Habana del Este, 16 km east from Havana Harbour, Cuba; hand-rasped material from concrete pier. Invertebrates Collection, Center for Marine

Research, University of Havana, Cuba, Nr. 253 Marinas, Universidad de La Habana. Type locality: coordinates 23°09'54" N, 82°17'38" W.

Paratypes: male, 3.9 mm; male, 3.5 mm; male, 2.8 mm; male, 3.3 mm; male, 3 mm; male, 3.1 mm; male, 3.2 mm; male, 3.3 mm; male, 3.2 mm; male, 2.5 mm; male, 2.1 mm; female, 2.5 mm; female, 2.1 mm. All collected and deposited together with the holotype. Nr. 254.

Etymology. The species is dedicated to Daniel Enrique Ortiz, nephew grandson of the senior author, for his help in the field work when collecting the new species.

Remarks

According to Kensley et al. (1997) and Schotte et al. (2009), there are no records of the genus *Paraimene* for the entire Gulf of Mexico and *P. danieli* n. sp.; therefore, represents the first record for the Gulf of Mexico. *Paraimene ibarzabalae* and *P. tumulus* were collected from Punta Frances, Cayo Frances, Isla de la Juventud and Cayo Esquivel, all localities out of the Gulf of Mexico.

Paraimene danieli n. sp. differs from the 4 other known species by several characters (see Table 1). Most useful characters to separate the new species from the others are the ornamentation of the pleotelson and the presence of 9 of more articles on flagella of antennae. Even so, the former is easily distinguished from the 2 Cuban species *P. ibarzabalae* and *P. tumulus*, since the lacinia mobilis has 3 cusps, instead of 5 or 3, as well as by the ornaments of the pleotelson. The number of flagellum articles on the antennula and antenna are also useful when separating these species (Table 1).

Table 1. Comparison among the males of the 5 known species in the genus *Paraimene*

| Characteristics | <i>P. tuberculata</i> | <i>P. charlesae</i> | <i>P. ibarzabalae</i> | <i>P. tumulus</i> | <i>P. danieli</i> n. sp. |
|---------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------|
| Pereon segments ornaments | 2-7 | --None-- | 5-6 | -None-- | 5-7 |
| Pleotelson ornaments | 2 rounded; 4 elongate | 4 rounded | 8 rounded | 4 rounded; 4 elongate | 6 rounded; 2 elongate |
| Rostral point (in dorsal view) | Barely visible | Not visible | Visible | Barely visible | Not visible |
| Antennular flagelum | 6 articles | 7 articles | 7 articles | 7 articles | 10 articles |
| Antennal flagelum | 8 articles | 10 articles | 8 articles | 11 articles | 11 articles |
| Lacinia mobilis | 3 cusps | 2 cusps | 5 cusps | 2 cusps | 3 cusps |
| Penes | Separate | Stubby (not illustrated) | Separated | Unfused, stubby (not illustrated) | Fully in contact |
| Appendix masculina on pleopod 2 | extending beyond apex of ramus by 1/3 of length | extending beyond apex of ramus by 1/2 of length | extending beyond apex of ramus by 1/6 of length | extending beyond apex of ramus by 1/3 of length | extending beyond apex of ramus by 1/3 of length |
| Fringed setae on mandible palp article 3 | 7 | 5 | 5 | 5 | 7 |
| Type locality | Pakistan | Dominica | Cuba | Cuba | Cuba |

Key to the species of the genus *Paraimene* (males).

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------|
| Pereonal segments 1-3 ornamented | <i>P. tuberculata</i> |
| - Pereonal segments 1-3 smooth | 2 |
| Pereonal segments 4-6 smooth | 3 |
| Pereonal segments 4-6 carinate | 4 |
| 3- Pleotelson with a pair of rounded tubercles on each side | <i>P. charlesae</i> |
| - Pleotelson with 2 rounded tubercles above and 2 others elongate below on each side | <i>P. tumulus</i> |
| Pereonite 7 and pleonite 1 smooth; antennular and antennal flagella with 8 or less articles; pleotelson with 8 small tubercles; lacinia mobilis with 5 cusps | <i>P. ibarabalae</i> |
| Pereonite 7 and pleonite 1 raised at middle point; antennular and antennal flagella with 9 or more articles; pleotelson with 6 elongate and 2 small tubercles; lacinia mobilis with 3 cusps | <i>P. danieli</i> n. sp. |

Acknowledgments

We gratefully acknowledge the funds obtained through grants from the PAPIME-UNAM PE207311 and PAPIIT-UNAM 229011 projects.

Literature cited

Javed, W. and R. Ahmed. 1988. *Paraimene tuberculata*, a

new genus and species of Isopoda (Sphaeromatidae) from Karachi, Pakistan. *Hydrobiologia* 169:371-377.

Kensley, B., M. Ortiz and M. Schotte. 1997. New records of marine Isopods from Cuba (Crustacea, Peracarida). *Proceeding of the Biological Society of Washington* 110:74-98.

Schotte, M., J. C. Markham and G. D. F. Wilson. 2009. Isopoda. *In* Gulf of Mexico- Origin, Waters and Biota, volume 1, D. Felder and D. Camp (eds.). Texas A&M University Press. Texas. p. 973-986.



Lista actualizada y clave ilustrada para los géneros de misidáceos (Crustacea, Peracarida) del Mar Intra-Americano

Updated checklist and illustrated key to mysid (Crustacea, Peracarida) genera from the Intra-American Sea

Manuel Ortiz, Ignacio Winfield[✉] y Sergio Cházaro-Olvera

Laboratorio de Crustáceos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala-Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

✉ ignacioc@unam.mx

Resumen. Se presenta una lista actualizada y una clave ilustrada para la identificación de los 38 géneros marinos, estuarinos y estigobios de los misidáceos que habitan en el Mar Intra-Americano. Estos crustáceos incluyen 6 familias, 5 subfamilias y 5 tribus dentro de los órdenes Lophogastrida y Mysida. El primero contiene 5 géneros y el segundo 33; de éstos, 35 habitan el ambiente marino y el salobre, 2 el cárstico y 1, *Antromysis*, vive en cualquiera de los 3 ambientes. Los géneros *Anchialina*, *Siriella*, *Mysidopsis*, *Mysidium* y *Heteromysis* se distribuyen ampliamente en todo el Mar Intra-Americano. Contrariamente a *Chalaraspidium*, *Euchaetomera*, *Eucopeia*, *Gironomysis*, *Metamblyops*, *Mysidella*, *Palaumysis*, *Platymysis*, *Pleurerythrops*, *Pseudomma* y *Synerythrops* con una distribución geográfica restringida. El Mar Caribe y el Golfo de México representan las 2 regiones biogeográficas con mayor número de géneros de misidáceos.

Palabras clave: Crustacea, Peracarida, misidos, lofogástridos, marino, estigobítico.

Abstract. An updated checklist and an illustrated key for the identification of the 38 genera of marine, estuarine and stygobitic opossum shrimps recorded from the Intra-American Sea, are presented. These crustaceans were included in 6 families, 5 subfamilies, and 5 tribes, into the suborders Lophogastrida and Mysida. First order grouped 5 genera and the second 33. Of these genera, 35 live in marine and estuarine environments, 2 are stygobitic and another, *Antromysis*, is distributed in each one. The genera *Anchialina*, *Siriella*, *Mysidopsis*, *Mysidium* and *Heteromysis* have a wide distribution in overall Intra-American Sea, instead of *Chalaraspidium*, *Euchaetomera*, *Eucopeia*, *Gironomysis*, *Metamblyops*, *Mysidella*, *Palaumysis*, *Platymysis*, *Pleurerythrops*, *Pseudomma* and *Synerythrops* with a restricted geographical distribution. The Caribbean Sea and the Gulf of Mexico constitute the regions with the biggest number of mysids genera.

Key words: Crustacea, Peracarida, mysids, lophogastrids, marine, stygobitic.

Introducción

Los crustáceos misidáceos representan el tercer grupo en importancia dentro del superorden Peracarida con base en el número de especies, distribución y abundancia por unidad de área (Winfield y Ortiz, 2011). Estos malacos-tráceos incluyen los órdenes Lophogastrida y Mysida, con más de 1 000 especies nominales agrupadas en 160 géneros a nivel mundial (Meland, 2002).

La semejanza morfológica con los camarones verdaderos y la presencia de una bolsa incubadora en las hembras les ha conferido el nombre común *opossum shrimps*; sin embargo, la diferencia fundamental entre ambos grupos de crustáceos se fundamenta en la presencia de un estatocisto en la parte proximal del endopodito uropodal.

Como integrantes de los peracáridos, los misidáceos presentan una *lacinia mobilis* en las mandíbulas de 2 a 7 pares de oosteguitos en las hembras para protección de los huevos, embriones y juveniles, y un desarrollo directo sin la presencia de estadios larvales. Asimismo, existe un dimorfismo sexual marcado en este grupo de crustáceos, los machos tienen los pleópodos muy desarrollados y una estructura cubierta de setas denominada *apéndice masculino* ubicada entre las 2 ramas flagelares de las anténulas.

Los misidáceos habitan principalmente en el ambiente marino y en menor proporción en el salobre, dulceacuícola y en aguas subterráneas. El intervalo de tallas promedio varía de 5 a 25 mm, y se han registrado tamaños máximos de 120 mm (*Gnatophausia* spp.). De acuerdo con los ambientes donde habitan, los misidáceos se dividen en 2 grandes grupos: los pelágicos y los bentónicos. Los primeros presentan tallas mayores con incursiones desde la zona

Recibido: 04 septiembre 2011; aceptado: 05 junio 2012

epipelágica hasta la abisopelágica (Price y Heard, 2009); los segundos, que pueden ser hiperbentónicos, se asocian a esponjas, en fondos blandos, sobre camas de macroalgas, en pedacera de coral, así como en anémonas y cangrejos ermitaños (Meland y Willassen, 2007). Asimismo, pueden formar cardúmenes con la presencia de un líder o *alfa*; además durante el verano, ciertas especies del género *Mysidium* llegan a reunirse en la columna de agua en cantidades voluminosas (Ortiz y Lalana, 2010).

Respecto a los hábitos alimentarios, la mayoría de los misidáceos son filtradores; las formas pelágicas filtran partículas durante la natación, mientras que las bentónicas pueden alimentarse de partículas pequeñas depositadas en los intersticios del sedimento. Otros misidáceos pueden ser omnívoros, carnívoros estrictos, o carroñeros y depredadores de poliquetos, copépodos, anfipodos y de otros misidáceos (Price y Heard, 2009). Se ha documentado que el uso de los misidáceos en acuicultura es de mayor efectividad incluso que el de las artemias y los anfipodos (Barberá et al., 2001; Fuentes e Iglesias, 2001).

Desde un punto de vista taxonómico, los misidáceos han sido analizados desde diferentes perspectivas: Hansen (1910) estudió estos crustáceos colectados en la expedición oceanográfica *Siboga* y sugirió la clasificación general que se ha mantenido vigente hasta la actualidad. A finales del siglo pasado, se propuso separar el orden Mysidacea en 2 órdenes: Lophogastrida y Mysida. Esta separación se fundamenta, para el primero, en la ausencia de estatocistos, respiración por branquias externas y en general, 7 pares de oosteguitos (lofogástridos); a diferencia de los misidos, con presencia de estatocistos, respiración a través de la superficie del caparazón y generalmente, 2 pares de oosteguitos en las hembras.

Otro avance significativo en el estudio del grupo fue la publicación de la lista mundial de misidáceos de Mauchline y Murano (1977). Posteriormente, en 1980, Mauchline publicó *The biology of mysids*, donde compila y amplía la información del grupo, con un apoyo bibliográfico importante, proporciona la primera clave mundial ilustrada para los géneros descritos. También incluyó aspectos embriológicos, morfológicos, fisiológicos, etológicos, zoogeográficos y económicos de estos crustáceos. Es importante destacar las listas mundiales de misidáceos propuestas por Price (2001), Meland (2002) y Anderson (2010).

En América, el trabajo de Tattersall (1951), junto con el complementario de Banner (1954), constituyen las primeras aportaciones taxonómicas del grupo en el Golfo de México y en el Mar Caribe. Sin embargo, los avances principales en el conocimiento del grupo en estas 2 cuencas oceánicas se atribuyen a Brattegard (1969, 1970a, 1970b, 1973, 1974a, 1974b, 1975, 1977, 1980) y Bacescu (1968a, 1968b, 1968c, 1970). Para las especies estigobias, los manuscritos

de Bacescu y Orghidan (1973, 1977), Bowman (1973), García-Garza et al. (1996), Ortiz y Lalana (1996) y Sorbe et al. (2007), constituyen avances taxonómicos importantes.

Por otra parte, los trabajos enfocados a la publicación de claves de identificación de los misidáceos del Golfo de México y del Mar Caribe han sido parciales: Stuck et al. (1979) propusieron una para las especies del noreste del golfo; Modlin (1984), para los Heteromysini del Atlántico norte; Escobar-Briones y Soto (1988), para las especies de misidáceos de la laguna de Términos, en Campeche; Price et al. (1994), para las de los géneros *Americamysis* y *Mysidopsis*; Bacescu y Ortiz (1984), para las de *Mysidium* de Cuba y recientemente, Ortiz y Lalana (2010) presentaron las claves para identificar los crustáceos cubanos, entre las que se incluye una para los misidáceos. Asimismo, los aspectos más importantes de la biogeografía de los misidáceos del Golfo de México han sido documentados por Escobar-Briones y Soto (1991), adicionales a una síntesis del grupo en México publicada por Escobar-Briones en el 2002.

Como se puede considerar, las listas actualizadas y las claves ilustradas para identificar los géneros de misidáceos que habitan el Mar Intra-Americano han sido fragmentarias, por regiones geográficas o enfocadas en algún género en particular. Como consecuencia, el presente trabajo pretende actualizar el conocimiento de los misidáceos que habitan en el Mar Intra-Americano, al proporcionar una lista actualizada y una clave ilustrada para la identificación de los 38 géneros marinos, estuarinos y estigobios documentados hasta el 2012. Esta clave para el nivel genérico representa un primer esfuerzo, previo a la elaboración de una segunda clave para el nivel específico de los misidáceos en el Mar Intra-Americano, con el fin de proponer una herramienta útil para aquellas personas no especialistas que requieren de los conocimientos morfológicos básicos y de distribución geográfica de estos crustáceos peracáridos.

Materiales y métodos

En este trabajo se utiliza el concepto de Mar Intra-Americano propuesto por Escobar-Briones (2004), donde se incluyen las regiones biogeográficas del Mar Caribe, el Golfo de México, el área Florida-Bahamas y las Bermudas, está fundamentado en la interconectividad hidrográfica y geomorfológica entre estas 4 grandes regiones.

La presente lista actualizada de los misidáceos fue compilada de un número importante de publicaciones relacionadas con el Mar Intra-Americano (Tattersall, 1951; Banner, 1954; Bacescu, 1968a, 1968b, 1968c, 1970; Brattegard, 1969, 1970a, 1970b, 1973, 1974a, 1974b, 1975, 1977, 1980; Bacescu y Orghidan, 1973, 1977; Bowman, 1973; Mauchline y Murano, 1977; Stuck et al., 1979; Mauchline,

1980; Bacescu y Ortiz, 1984; Modlin, 1984; Escobar-Briones y Soto, 1988, 1991; Zoppi d Roa y Delgado, 1989; Price et al., 1994; García-Garza et al., 1992, 1996; Ortiz y Lalana, 1996; Price y Heard, 2000, 2009, 2011; Escobar-Briones, 2002; Barba y Sánchez, 2005; Sorbe et al., 2007; Ortiz y Lalana, 2010).

En esta clave, el empleo de los órdenes Lophogastrida y Mysida para referirnos a los misidáceos se basa en el trabajo de Price y Heard (2009), no obstante las controversias filogenéticas generadas (Spears et al., 2005; Richter y Scholtz, 2001). Asimismo, se decidió mantener la categoría taxonómica de tribu (Price y Heard, 2009), no obstante la propuesta de algunos autores de eliminarla, con base en ciertos análisis moleculares (Meland y Willassen, 2007).

El formato de la clave fue diseñado para facilitar el reconocimiento de los ejemplares del nivel genérico considerando en primer lugar, el ambiente donde fueron colectados (anquialino/cárstico o marino/estuarino) y, en segundo, los aspectos morfológicos básicos. Esta clave ilustrada es dicotómica e incluye un arreglo jerárquico de las familias, subfamilias, tribus y géneros de acuerdo con Mauchline y Murano (1977), Mauchline (1980) y Price y Heard (2009). Los misidáceos que se pretenda identificar con esta clave deberán provenir de hábitat anchialino/cárstico, marino bentónico (incluyendo hiperbentónico) o pelágico, así como lagunar-estuarino de cualquier región geográfica mencionada para el Mar Intra-Americano.

Previo al reconocimiento de las estructuras de los ejemplares, el usuario de esta clave deberá tener entrenamiento básico sobre microdissección de peracáridos, en particular de misidáceos. Las figuras de la clave fueron elaboradas con el programa Corel Draw V.12®. La morfología externa fundamental de cada ejemplar, deberá compararse con las figuras 1 y 2 de esta clave ilustrada.

Resultados

Lista sistemática de los misidáceos
Subphylum Crustacea
Clase Malacostraca
Subclase Eumalacostraca
Superorden Peracarida

I. Géneros estigobios
Orden Mysida
Familia Lepidomysidae
Spelaomysis Caroli, 1924
Familia Stygiomysidae
Stygiomysis Caroli, 1937
Familia Mysidae
Antromysis Creaser, 1936 (género también marino)

II. Géneros marinos o estuarinos
Orden Lophogastrida
Familia Lophogastridae
Chalaraspidum Willemoes-Suhn, 1895
Gnathophausia Willemoes-Suhn, 1875
Lophogaster Sars, 1857
Paralophogaster Hansen, 1910
Familia Eucopiidae
Eucopia Dana, 1852
Orden Mysida
Familia Petalophthalmidae
Petalophthalmus Willemoes-Suhn, 1875
Familia Mysidae
Subfamilia Siriellinae
Siriella Dana, 1850
Subfamilia Gastrosaccinae
Anchialina Norman y Scott, 1906
Bowmaniella Heard y Price, 2006
Coifmaniella Heard y Price, 2006
Subfamilia Mysinae
Tribu Heteromysisni
Heteromysis Smith, 1874
Heteromysoides Bacescu, 1968
Platymysis Brattegard, 1980
Tribu Erythropini
Amathimysis Brattegard, 1969
Erythropus Sars, 1869
Euchaetomera Sars, 1883
Hypererythropus Holt y Tattersall, 1905
Katerythropus Holt y Tattersall, 1905
Metamblyops Tattersall, 1907
Pleurerythropus Li, 1964
Pseudomma Sars, 1870
Synerythropus Hansen, 1910
Tribu Leptomysini
Americamysis Price, Heard y Stuck, 1994
Brasilomysis Bacescu, 1968
Cubanomysis Bacescu, 1968
Dioptrromysis Bacescu, 1979
Metamysidopsis Tattersall, 1951
Mysidopsis Sars, 1864
Neobathymysis (Tattersall, 1907)
Promysis Dana, 1850
Tribu Mysini
Antromysis Creaser, 1936 (género también troglobio)
Mysidium Dana, 1850
Taphromysis Banner, 1953
Subfamilia Mancomysinae
Palaumysis Bacescu y Illife, 1986
Subfamilia Mysidellinae
Gironomysis Ortiz, García-DeBrás y Pérez, 1997
Mysidella Sars, 1872

I. Clave para la identificación de los géneros estigobios

Orden Mysida

1. Con estatocisto en el endopodito del urópodo; pleópodo 4 con el endopodito aplanado, más o menos cuadrangular y del largo del artejo 2 del exopodito.....*Antromysis* (también marino) (Figs. 1C, 1D, 1E)
- Sin estatocisto en el endopodito del urópodo.....2
2. Caparazón con el borde posterior cóncavo en vista dorsal, con los segmentos 7 y 8 del tórax libres; escama antenal foliácea y bien desarrollada.....*Spelaeomysis* (Figs. 2A, 2B)
- Caparazón con el borde posterior casi recto en vista dorsal, con los segmentos torácicos 5-8 libres; escama antenal poco desarrollada.....*Stygiomysis* (Figs. 2C, 2D)

II. Clave para la identificación de los géneros marinos y estuarinos

1. Branquias externas presentes en algunos o casi todos los segmentos torácicos; pleópodos presentes en ambos sexos; sin estatocisto en el endopodito de los urópodos; con 7 pares de oostegitos.....orden Lophogastrida
- Branquias ausentes; pleópodos ausentes en las hembras, variable en el macho; generalmente con estatocisto en el endopodito del urópodo (excepto la familia Petalophthalmidae*); con menos de 7 pares de oostegitos.....orden Mysida

Orden Lophogastrida

1. Placas pleurales abdominales visibles (familia Lophogastridae).....2
- Placas pleurales abdominales no visibles (familia Eucopiidae).....*Eucopeia* (Fig. 2E)
2. Exopodito del urópodo con una sutura que lo divide en 2 partes; telson entero.....3
- Exopodito del urópodo sin sutura divisoria.....4
3. Rostro lanceolado y muy largo.....*Gnathophausia* (Fig. 3F)
- Rostro corto, triangular y subigual en longitud a la escama antenal.....*Paralophogaster* (Figs. 3C, 3D)
4. Ojos desarrollados; telson con los bordes rectos, parte basal ancha, convexo distalmente con 2 setas robustas largas y 2 cortas.....*Lophogaster* (Figs. 3A, 3B)
- Ojos reducidos; telson con los bordes convexos, parte basal estrecha; ápice terminado en punta sin setas robustas largas.....*Chalaraspidum* (Fig. 3E)

Orden Mysida (*incluye Petalophthalmidae)

1. Sin estatocisto en el endopodito del urópodo; cuerpo liso y con ojos normalmente desarrollados.....*Petalophthalmus* (Figs. 4A, 4B)
- Con estatocisto en el endopodito del urópodo.....2
2. Exopodito del urópodo con una sutura; telson entero y lingüiforme --(Subfamilia Siriellinae).....*Siriella* (Figs. 4C, 4D)
- Estos caracteres no se combinan.....3
3. Margen externo del exopodito del urópodo con más de 10 setas robustas, sin setas simples ----- (Subfamilia Gastrosaccinae).....4
- Margen externo del exopodito del urópodo con setas simples, sin setas robustas.....6
4. Base de la antena con una seta robusta fuerte en el ángulo interno de la base; macho con el exopodito del pleópodo 3 alargado; endopodito con varios artejos; hembra con los pleópodos 1-5 unirramosos.....*Anchialina* (Fig. 4E, 4F)
- Base de la antena con el ángulo interno desnudo; macho con el exopodito del pleópodo 3 desarrollado, formando un órgano copulador complejo; endopodito entero.....5
5. Segmento 5 del abdomen con un proceso postero-dorsal en forma de visera; endopodito sin una hilera de setas robustas.....*Bowmaniella* (Fig. 5A)
- Segmento 5 del abdomen sin un proceso postero-dorsal en forma de visera; con una hilera de 2-16 setas robustas desde el estatocisto hacia la zona distal.....*Coifmanniella* (Figs. 5B, 5C)
6. Labio superior normal con el borde posterior simétrico (formando 2 lóbulos iguales); borde cortante de la mandíbula no expandido con setas robustas; artejo distal del endopodito del primer par de torácopodos normales y sin setas robustas en el margen distal ----- (subfamilia Mysinae).....7

- Labio superior con el borde posterior asimétrico (formando 2 lóbulos disímiles); borde cortante de la mandíbula expandido y sin setas robustas; artejo distal del endopodito del primer par de toracópodos más corto que ancho, o expandido distalmente, en ambos casos con setas robustas en el borde distal --- (Subfamilia Mysidellinae).....29
- 7. Antena sin escama antenal -----subfamilia Mancomysinae, tribu Mancomysini (género de menos de 2 mm; ojos grandes, de más de la mitad del ancho máximo del caparazón en vista dorsal; cavernícola)*Palaumysis* (Figs. 12H, 12I)
- Antena con escama antenal.....8
- 8. Endopodito del toracópodo 3 normal y semejante a los posteriores; con propodio o carpopropodio (fusión del carpo con el propodio).....9
- Endopodito del toracópodo 3 ensanchado, con el carpo y el propodio libres; con setas robustas ----- tribu Heteromysini.....11
- 9. Endopoditos de los toracópodos 3-8 con el carpo y el propodio fusionados y subdivididos; nunca con la articulación carpo-propodio oblicua.....10
- Endopoditos de los toracópodos 3-8 con el carpo sin dividir; articulación carpo-propodio oblicua; pleópodos 2-5 del macho desarrollados y birrameos ----- tribu Erytropini.....13
- 10. Pleópodos 2-5 del macho desarrollados y birrameos; escama antenal con márgenes setosos ----- tribu Leptomysini20
- Al menos con el pleópodo 2 del macho rudimentario y unirrameo; exopodito del pleópodo 4 alargado y modificado; con 3 o 4 artejos ----- tribu Mysini27

Tribu Heteromysini

- 11. Cuerpo deprimido y ensanchado; ojos protegidos bajo la parte anterior del caparazón; segmentos abdominales con placas pleurales visibles*Platymysis* (Fig. 5D)
- Estos caracteres no se combinan12
- 12. Ojos cuadrangulares con las córneas situadas en el ángulo antero-lateral del pedúnculo ocular.*Heteromysoides* (Fig. 6A)
- Ojos esféricos o cilíndricos, con la córnea simétrica con respecto al pedúnculo ocular.....*Heteromysis* (Figs. 6B, 6C)

Tribu Erytropini

- 13. Ojos fusionados formando una placa frontal única.....*Pseudomma* (Figs. 6D, 6E)
- Ojos de otra forma14
- 14. Ojos con los ommatídeos dispuestos en 2 zonas bien definidas; escama antenal más larga que el pedúnculo antenular, con un diente distal.....*Euchaetomera* (Figs. 7A, 7B)
- Estos caracteres no se combinan.....15
- 15. Telson en forma de triángulo equilátero invertido, con el ángulo posterior truncado casi distalmente; márgenes laterales desnudos o con setas robustas en la mitad distal16
- Estos caracteres no se combinan18
- 16. Borde posterior del telson cóncavo (más de la mitad del ancho máximo), con una seta robusta corta en el ángulo posterolateral, otra más interna, del doble del largo de la anterior, una seta plumosa interna a cada lado de la línea media*Erythrops* (Fig. 7C)
- Borde posterior del telson recto (la mitad o menos del ancho máximo).....17
- 17. Mitad distal de los márgenes laterales aserrados; borde posterior con 6 setas robustas distales, las 2 internas son las más largas.....*Hypererythrops* (Fig. 7D)
- Márgenes laterales del telson desnudos; borde posterior con 10 setas robustas, que decrecen del punto medio hacia los laterales; ojos pequeños, pedúnculos muy cortos; rostro triangular y desarrollado, de forma tal que protege el globo ocular del pedúnculo; exopodito del urópodo casi del doble del largo del endopodito.....*Synerythrops* (Figs. 8A, 8B)
- 18. Ojos muy grandes, montados en pedúnculos oculares cilíndricos, perpendiculares al eje corporal; telson lingüiforme, al menos, 2 veces más largo que ancho; con setas robustas en la mitad distal de los bordes laterales.....*Metamblyops* (Figs. 7E, 7F)
- Ojos no más anchos que el pedúnculo; telson en forma de copa sin la base; estrecho distalmente con 2 setas robustas terminales largas internas y 2 cortas externas.....19

19. Con una constricción entre los 2 primeros segmentos abdominales.....*Pleurerythrops* (Figs. 8E, 8F)
 -Sin constricción entre los 2 primeros segmentos abdominales.....*Amathymysis* (Figs. 8C, 8D)

Tribu Leptomysini

20. Escama antenal con 1 artejo.....*Americamysis* (Figs. 8G, 8H)
 - Escama antenal con 2 artejos.....21
 21. Ojos grandes y arriñonados; con un ojo accesorio formado por un lente sencillo dispuesto en el borde posterodorsal entre la córnea y el pedúnculo; telson cuadrangular, hendido, con 2 setas robustas largas terminales, bordes laterales con 8-10 setas robustas pequeñas.....*Dioptrymysis* (Fig. 9A)
 - Estos caracteres no se combinan22
 22. Telson en forma de lengua, con el margen de la mitad distal fuertemente crenulado.....*Brasilomysis* (Figs. 9B, 9C)
 - Telson en forma de lengua o subtriangular, con setas robustas y sin crenulaciones.....23
 23. Telson en forma de lengua, ligeramente comprimido hacia el ápice; puede o no estar hendido distalmente.....24
 - Telson nunca lingüiforme25
 24. Telson con setas robustas a lo largo de los bordes laterales; con setas robustas distales casi del doble de largo que las laterales*Mysidopsis* (Figs. 9D, 9E, 9F, 9G)
 - Telson sin setas robustas laterales en la mitad proximal.....*Metamysidopsis* (Figs. 10A, 10B)
 25. Córnea de la mitad del largo del pedúnculo ocular; escama antenal con el artejo distal subigual a la mitad del largo del basal; endopodito del urópodo igual que el exopodito; telson con setas robustas en la mitad posterior, salvo en el interior de la hendidura distal*Promysis* (Figs. 10C, 10D)
 - Córnea del largo del pedúnculo ocular26
 26. Escama antenal con el artejo distal más corto que la mitad del proximal, sobrepasa ligeramente el artejo 3 de la antena; telson sin setas robustas en los bordes laterales, borde posterior hendido 1/5 del largo con pequeñas setas robustas.....*Cubanomysis* (Figs. 11A, 11B)
 - Escama antenal sobrepasa ligeramente el artejo 3 de la antena; telson con setas robustas que cubren la totalidad de los bordes laterales del telson.....*Neobathymysis* (Figs. 11C, 11D, 11E, 11F)

Tribu Mysini

27. Telson más largo que ancho; borde posterior entero o hendido.....28
 - Telson triangular, tan largo como ancho y truncado distalmente, con o sin 1 seta robusta, corta a cada lado del borde distal; pleópodo 4 con el endopodito aplanado, subcuadrado y del largo del artejo 2 del exopodito.....*Antromysis* (ocurre también como troglobia) (Figs. 1C, 1D, 1E)
 28. Telson con setas robustas laterales en la mitad distal; pleópodo 3 largo y con 1 rama; escama antenal estrecha distalmente.....*Mysidium* (Figs. 11G, 11H, 11I)
 - Telson con setas robustas laterales en toda la extensión; pleópodo 3 con 1 rama corta; escama antenal foliácea.....*Taphromysis* (Figs. 12A, 12B)

Tribu Mancomysini

29. Endopodito del toracópodo 1 con el artejo distal alargado y ensanchado distalmente.....*Mysidella* (Figs. 12C, 12D)
 - Endopodito del toracópodo 1 con el artejo distal muy corto.....*Gironomysis* (Figs. 12E, 12F, 12G)

Discusión

Este trabajo contribuye con la actualización de los 38 géneros marinos, estuarinos y estigobios de misidáceos que habitan el Mar Intra-Americano donde se incluyen las regiones geográficas del Mar Caribe, el Golfo de México, Florida, las Bahamas y las Bermudas.

Estos crustáceos peracáridos se agrupan taxonómicamente en 6 familias, 5 subfamilias y 5 tribus dentro de los órdenes Lophogastrida y Mysida. El primero agrupó a 5 géneros y el segundo a 33. De estos géneros, 35 habitan tanto el ambiente marino como el salobre, 2 el cársico y 1, *Antromysis*, puede habitar en cualquiera de los 3 ambientes.

Los géneros *Anchialina*, *Siriella*, *Mysidopsis*, *Mysidium* y *Heteromysis* se distribuyen ampliamente en las 5 grandes regiones biogeográficas del Mar Intra-Americano. Contrariamente a *Euchaetomera* que habita en las Bermudas, *Palaumysis* en las Bahamas, *Chalaraspidium* y *Pseudomma* en el Golfo de México y *Eucopia*, *Gironomysis*, *Metamblyops*, *Platymysis*, *Mysidella*, *Pleurerythrops* y *Synergythrops* para el Mar Caribe (Cuadro 1).

De acuerdo con la distribución de géneros por región geográfica dentro del Mar Intra-Americano, el Mar Caribe se distingue por el número mayor de géneros, con 32, que disminuye para el Golfo de México con 26, la Florida con 16, las Bahamas con 13 y, finalmente, las Bermudas con 6 géneros.

Esta diferencia en el número de géneros de misidáceos registrados por cada región biogeográfica del Mar

Cuadro 1. Presencia de los géneros de misidáceos en las regiones geográficas del Mar Intra-Americano

| Géneros | Golfo de México | Mar Caribe | Florida | Bahamas | Bermudas |
|------------------------|-----------------|------------|---------|---------|----------|
| <i>Amathimysis</i> | X | X | X | X | |
| <i>Americamysis</i> | X | X | X | | |
| <i>Anchialina</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Antromysis</i> | | X | X | X | |
| <i>Bowmaniella</i> | X | X | X | | |
| <i>Brasilomysis</i> | X | X | X | | |
| <i>Chalaraspidium</i> | X | | | | |
| <i>Coifmaniella</i> | | X | | X | |
| <i>Cubanomysis</i> | X | X | | | |
| <i>Diopromysis</i> | X | X | X | X | |
| <i>Erythrops</i> | X | X | | | |
| <i>Euchaetomera</i> | | | | | X |
| <i>Eucopia</i> | | X | | | |
| <i>Gironomysis</i> | | X | | | |
| <i>Gnathophausia</i> | X | X | | | |
| <i>Heteromysis</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Heteromysoides</i> | X | X | | | |
| <i>Hypererythrops</i> | | X | X | | |
| <i>Katerythrops</i> | X | X | | | |
| <i>Lophogaster</i> | X | X | | X | |
| <i>Metamblyops</i> | | X | | | |
| <i>Metamysidopsis</i> | X | X | X | | |
| <i>Mysidella</i> | | X | | | |
| <i>Mysidium</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Mysidopsis</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Neobathymysis</i> | X | | X | | |
| <i>Palaumysis</i> | | | | X | |
| <i>Paralophogaster</i> | X | X | | X | |
| <i>Petalophtalmus</i> | X | X | | | |
| <i>Platymysis</i> | | X | | | |
| <i>Pleurerythrops</i> | | X | | | |
| <i>Promysis</i> | X | X | X | | |
| <i>Pseudomma</i> | X | | | | |
| <i>Siriella</i> | X | X | X | X | X |
| <i>Spelaeomysis</i> | X | X | | | |
| <i>Stygiomysis</i> | X | X | | X | |
| <i>Synergythrops</i> | | X | | | |
| <i>Taphromysis</i> | X | | X | | |
| Totales | 26 | 32 | 16 | 13 | 6 |

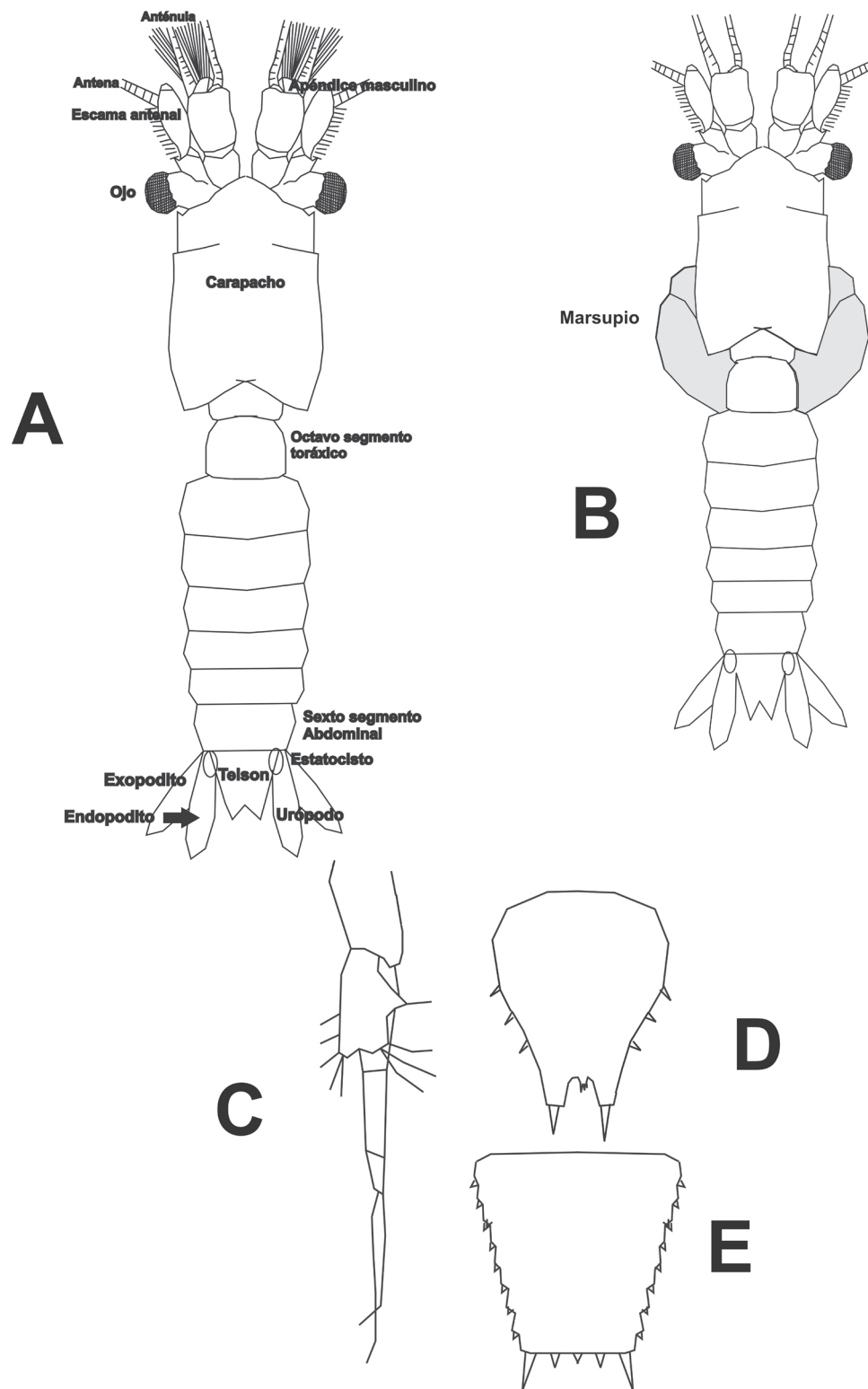


Figura 1. A, vista dorsal de un misidáceo macho; B, vista dorsal de una hembra con oostegitos. *Antromysis*, C, pleópodo 4; D-E, tipos de telson.

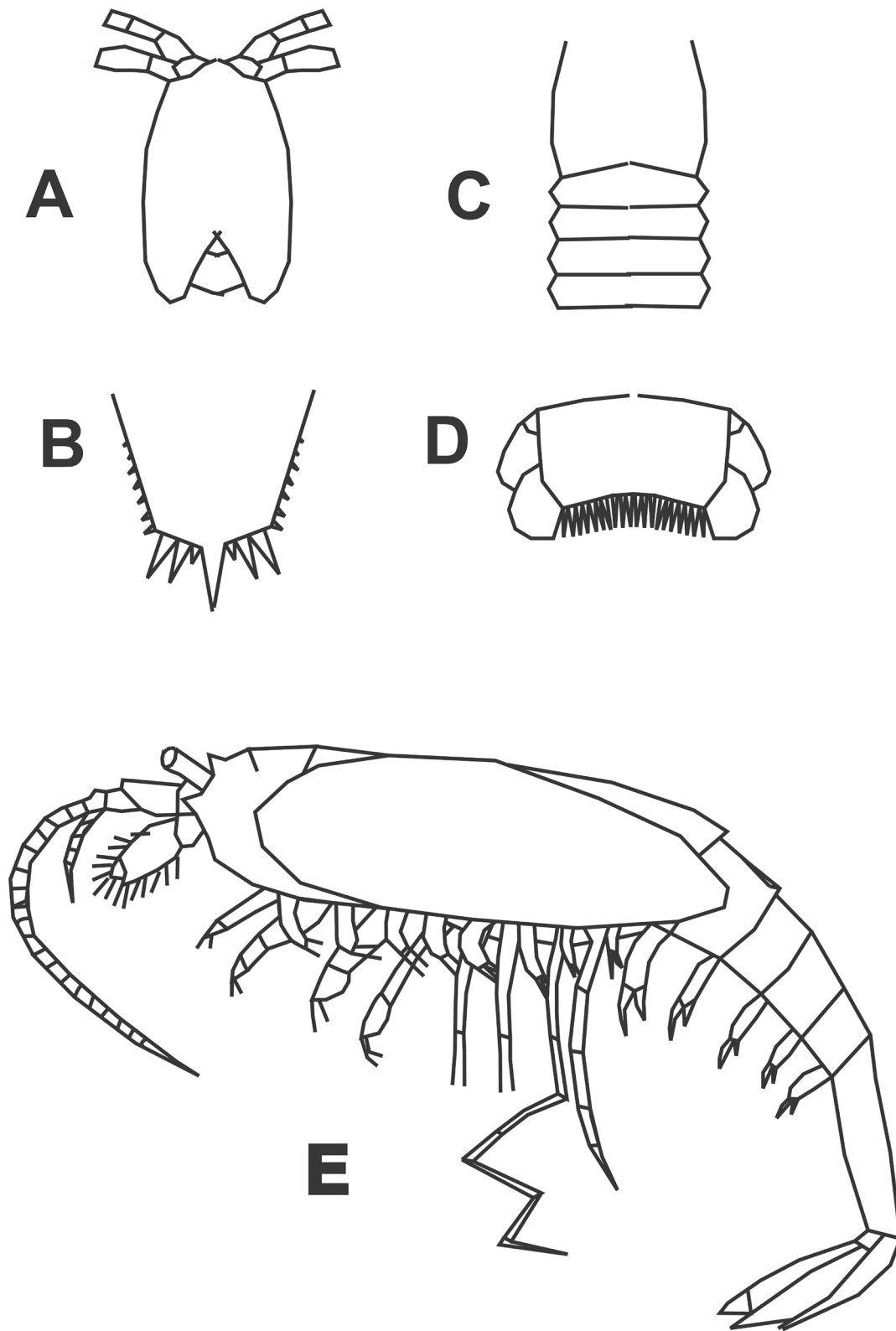


Figura 2. *Spelaemysis*, A, región anterior en vista dorsal; B, telson. *Stygiomysis*, C, márgenes de la región anterior del abdomen; D, telson. *Eucopia*, E, vista lateral.

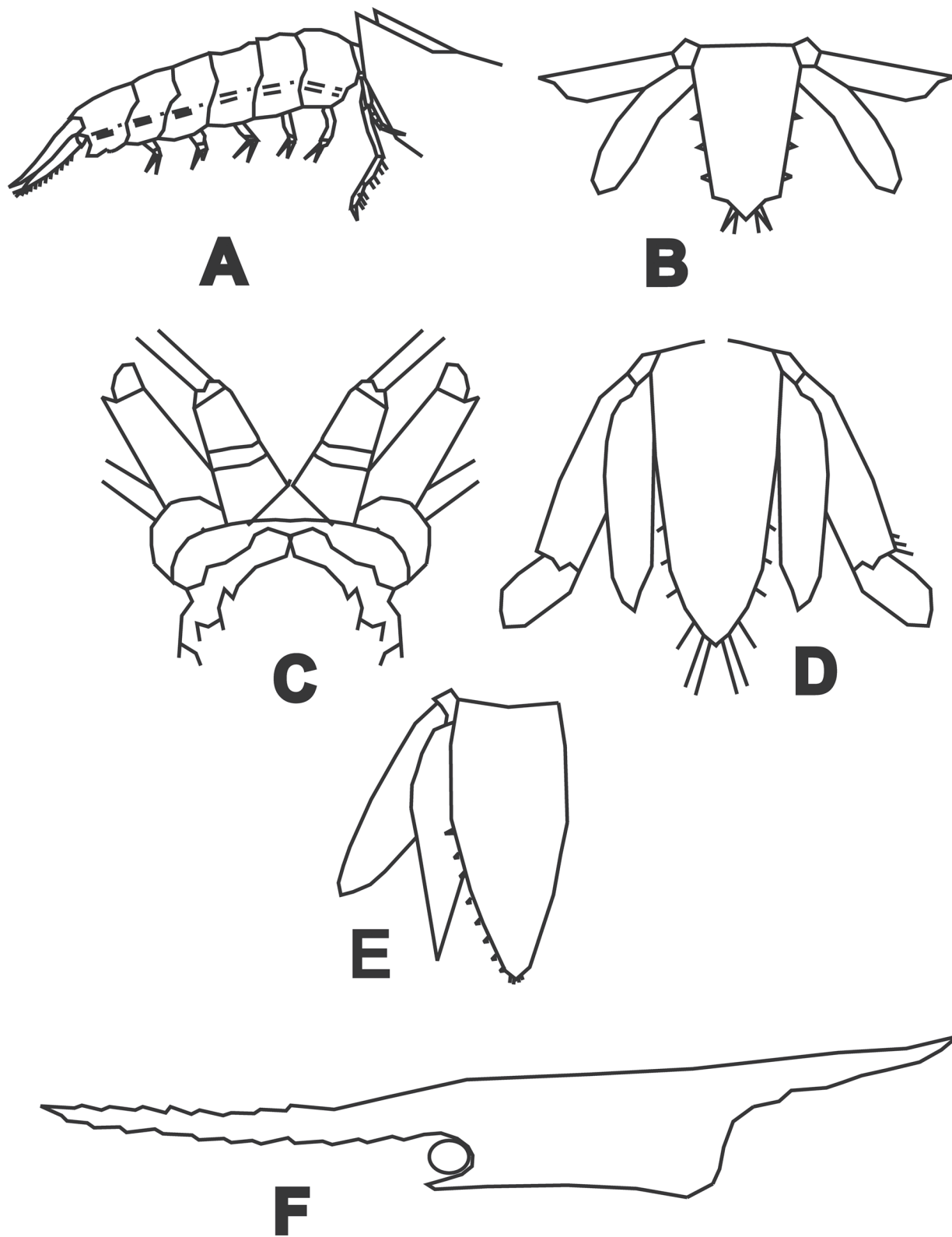


Figura 3. *Lophogaster*, A, abdomen; B, telson. *Paralophogaster*, C, cabeza; D, telson. *Chalaraspidum*, E, telson. *Gnathophausia*, F, vista lateral de la región anterior del cuerpo.

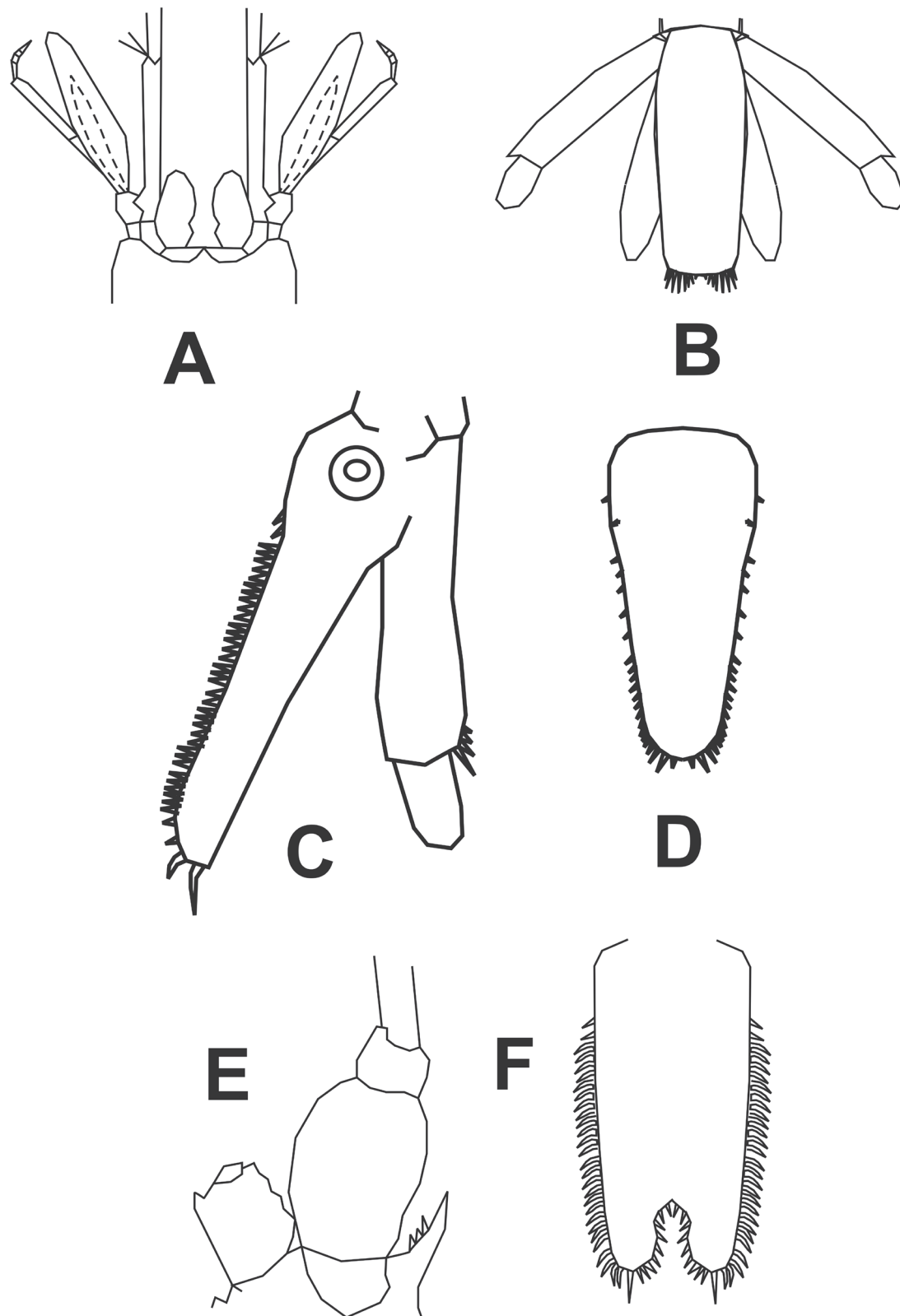


Figura 4. *Petalophthalmus*, A, cabeza; B, telson. *Siriella*, C, urópodo; D, telson. *Anchialina*, E, base de la antena; F, telson.

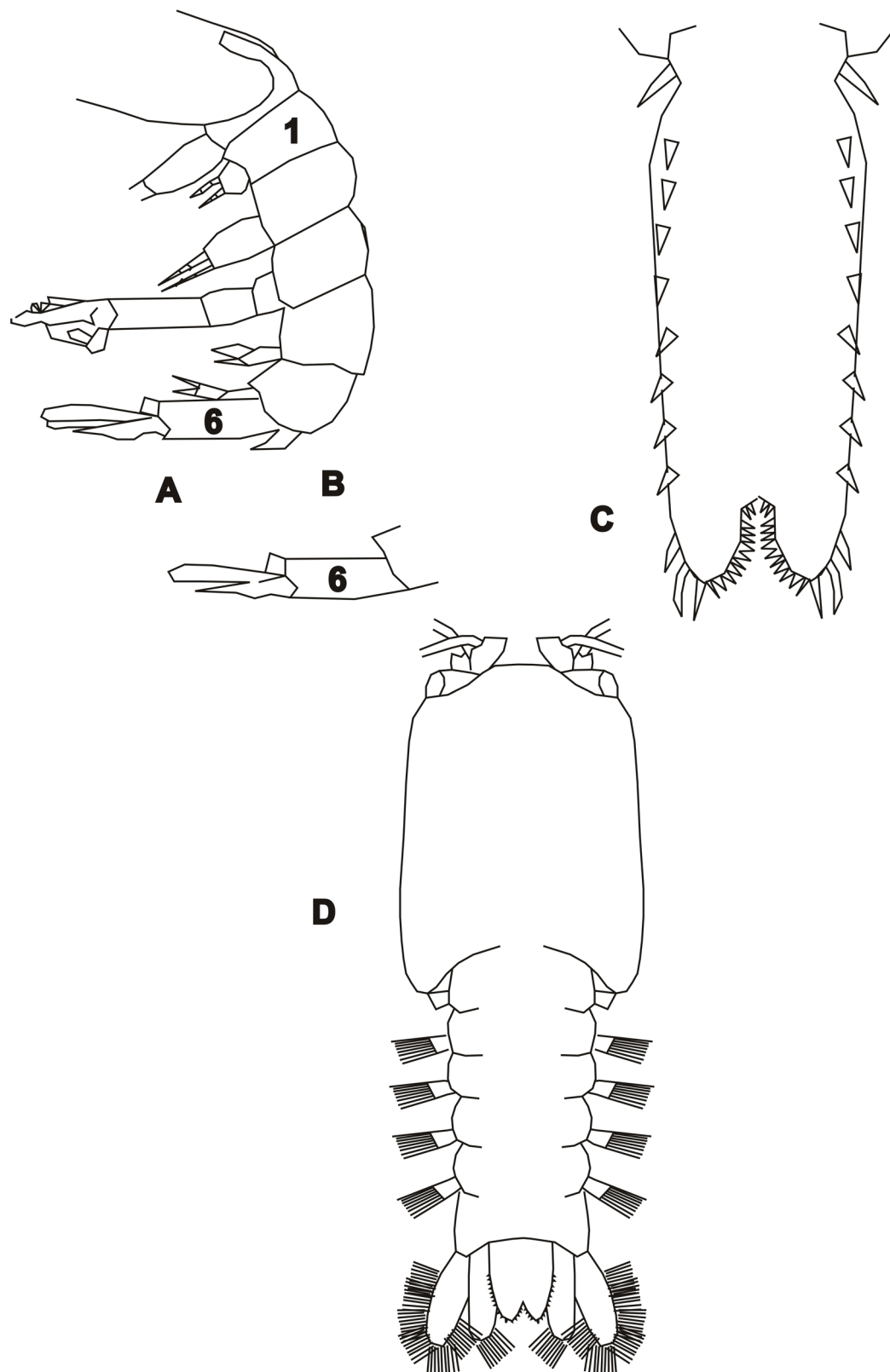


Figura 5. *Bowmaniella*, A, vista lateral del abdomen. *Coifmaniella*, B, región caudal; C, telson. *Platymysis*, D, vista dorsal del cuerpo.

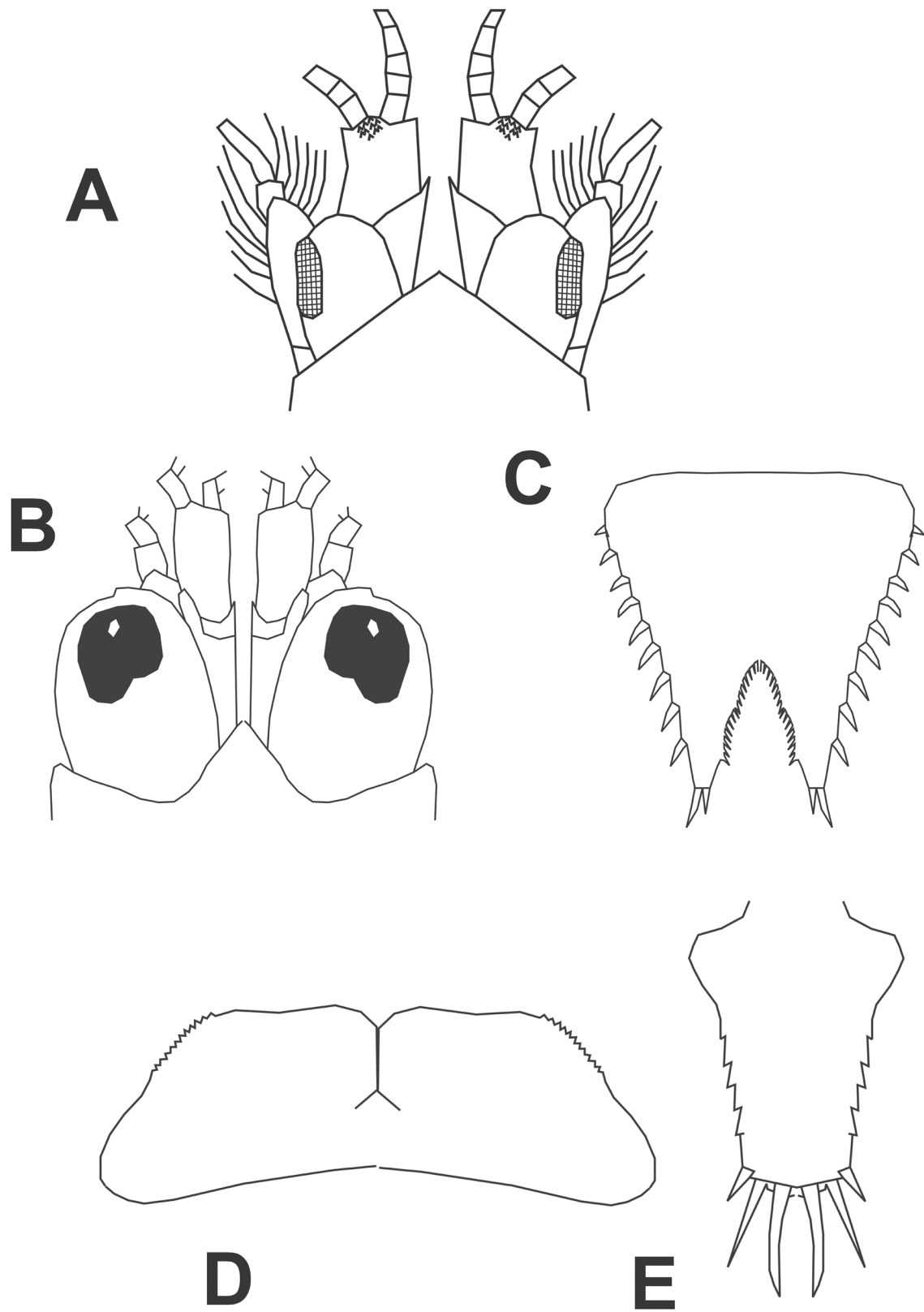


Figura 6. *Heteromysoides*, A, cabeza. *Heteromysis*, B, cabeza; C, telson. *Pseudomma*, D, ojos fusionados; E, telson.

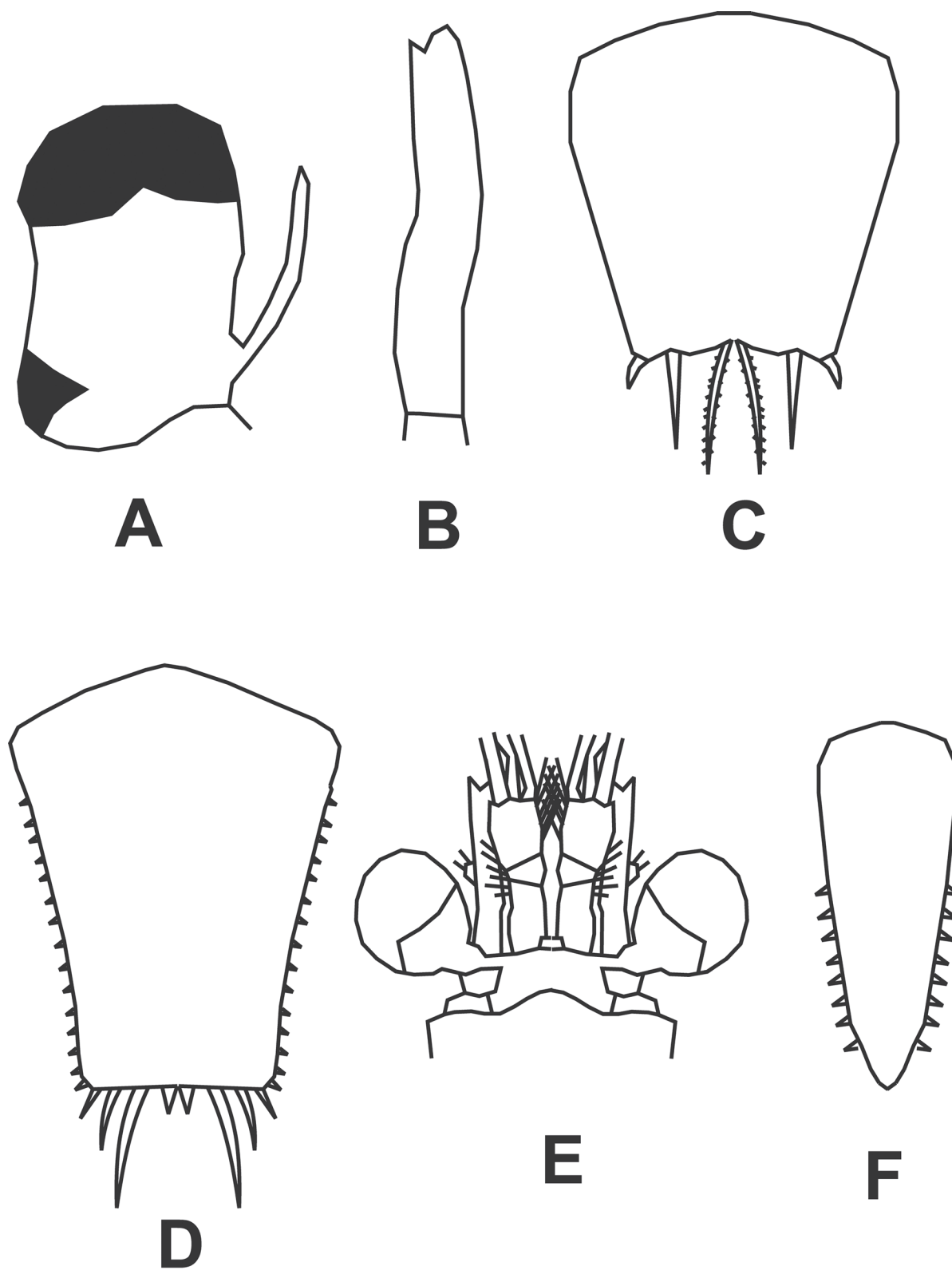


Figura 7. *Euchaetomera*, A, vista lateral del ojo; B, escama antenal. *Erythrops*, C, telson. *Hypererythrops*, D, telson. *Metamblyops*, E, vista dorsal de la cabeza; F, telson.

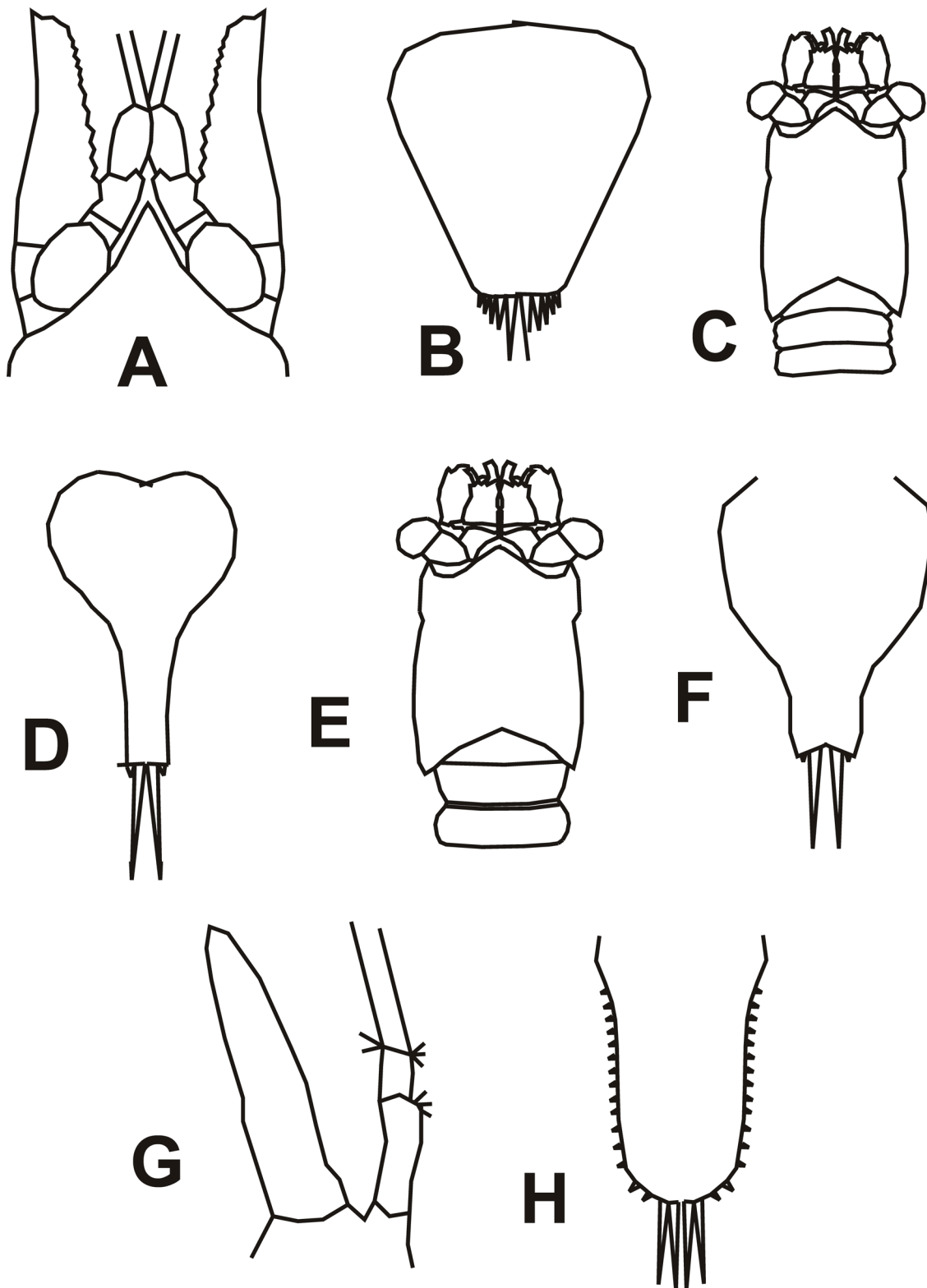


Figura 8. *Synergythrops*, A, vista dorsal de la cabeza; B, telson. *Amathimysis*, C, región anterior en vista dorsal; D, telson. *Pleurerythrops*, E, región anterior en vista dorsal; F, telson. *Americamysis*, G, base de la antena; H, telson.

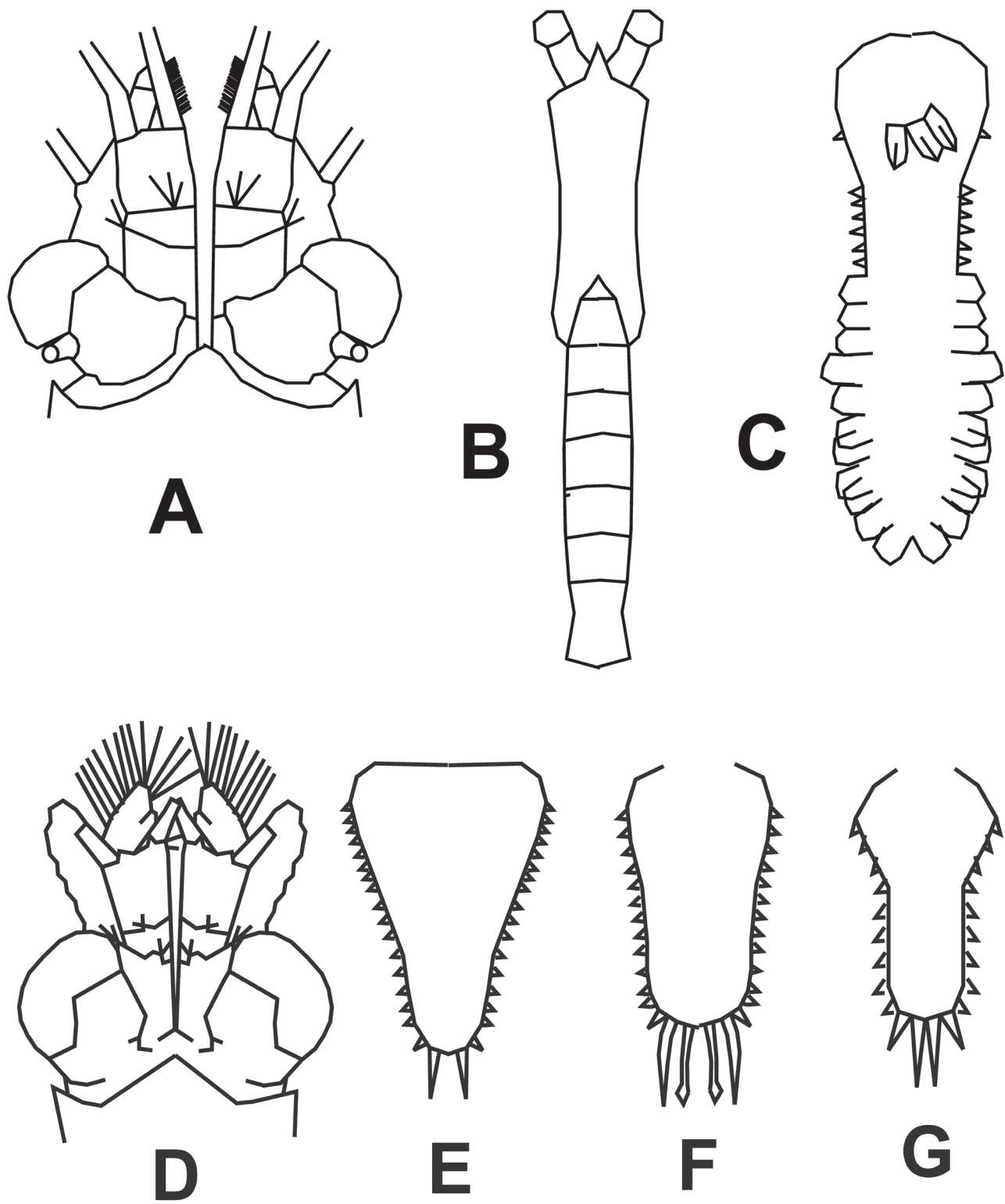


Figura 9. *Dioptromyxis*, A, vista dorsal de la cabeza. *Brasilomysis*, B, cuerpo en vista dorsal; C, telson. *Mysidopsis*, D, vista dorsal de la cabeza; E-G, tipos de telson.

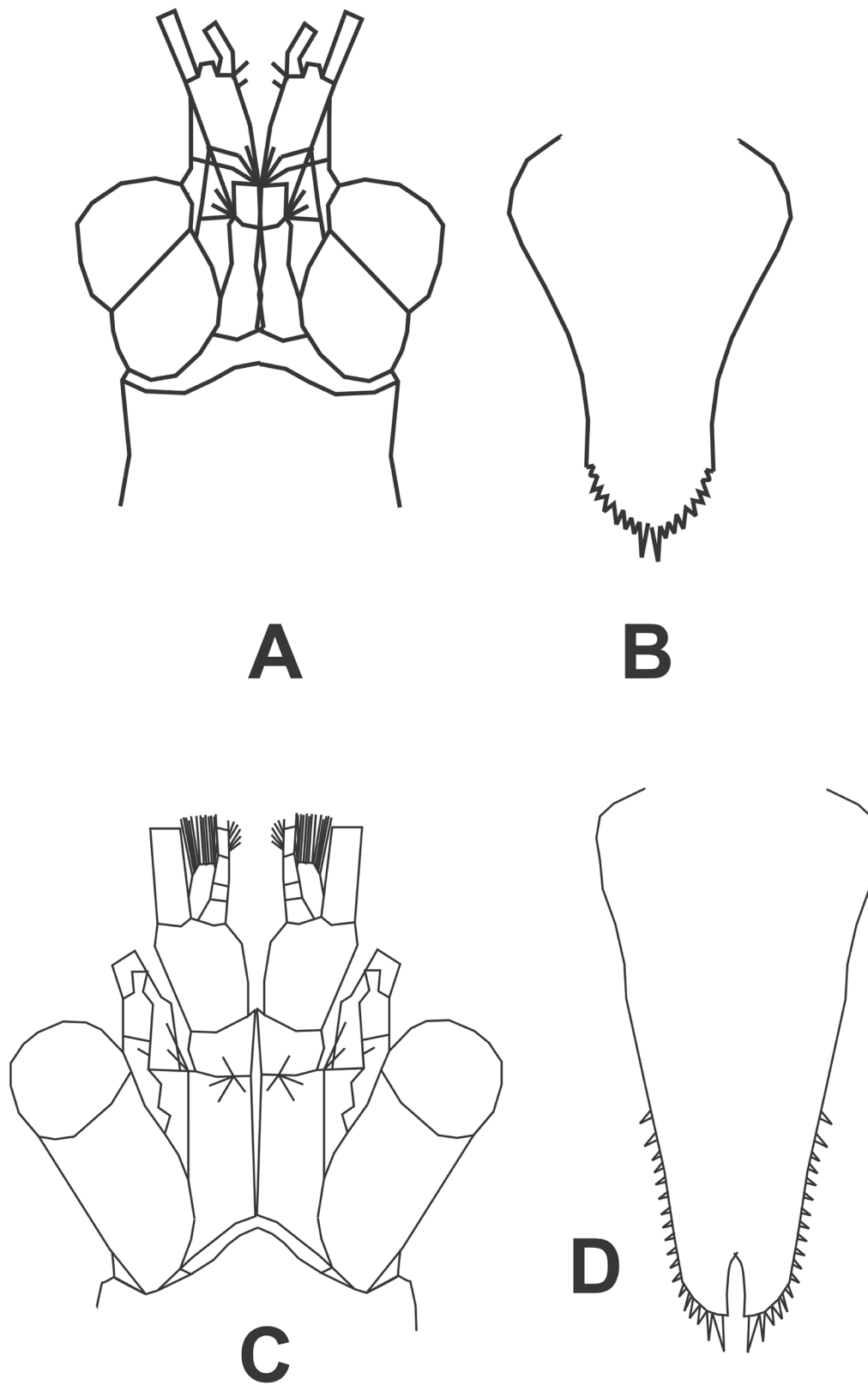


Figura 10. *Metamysidopsis*, A, vista dorsal de la cabeza; B, telson. *Promysis*, C, vista dorsal de la cabeza; D, telson.

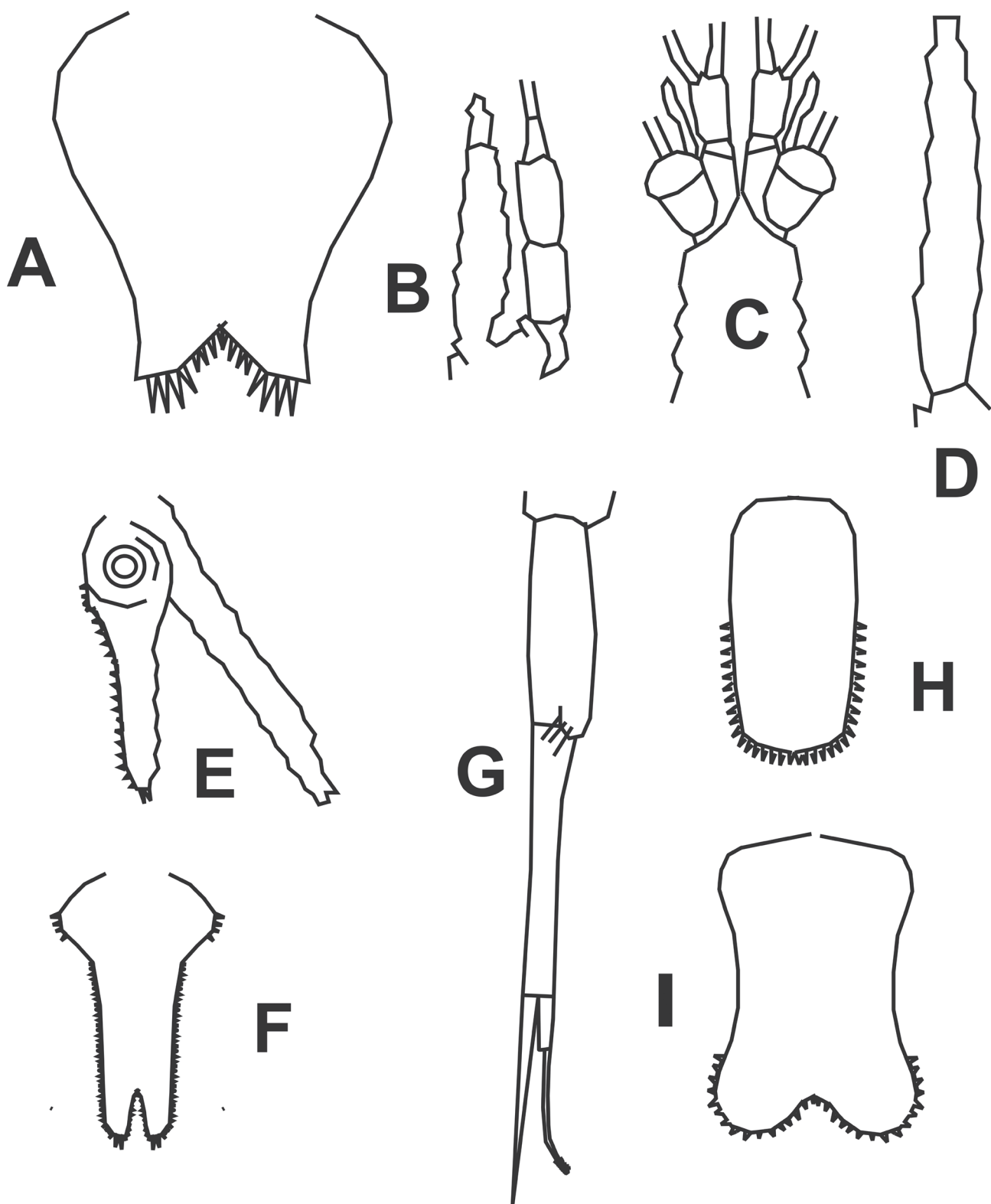


Figura 11. *Cubanomysis*, A, telson; B, antena. *Neobathymysis*, C, cabeza; D, escama antenal; E, urópodo; F, telson. *Mysidium*, G, pleópodo 4; H-I, tipos de telson.

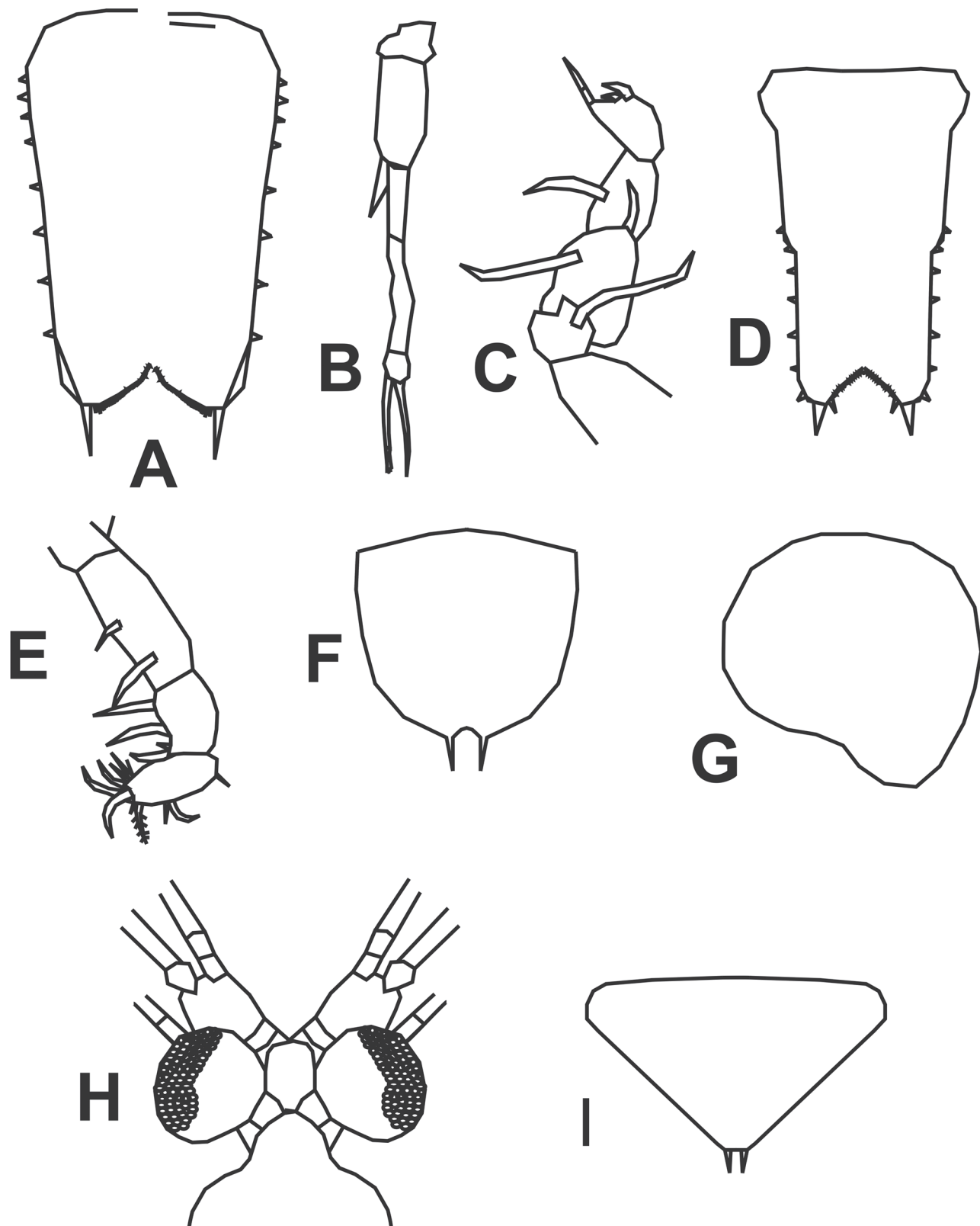


Figura 12. *Taphromysis*, A, telson; B, pleópodo 4. *Mysidella*, C, pereiópodo 1; D, telson. *Gironomysis*, E, pereiópodo 1; F, telson; G, labio superior. *Palaumysis*, H, cabeza (sin escama antenal); I, telson.

Intra-Americano se puede atribuir al esfuerzo de colecta científica realizado hasta el momento; sin embargo, y de acuerdo con la propuesta inicial para elaborar la segunda clave de identificación del nivel específico de estos peracáridos, se podrá realizar un análisis biogeográfico exhaustivo para detallar la distribución y afinidades por especie.

Agradecimientos

A los programas PAPIME-UNAM-2011-2013, número PE207311 y PAPIIT-UNAM-2011-2013, número IN229011, por los apoyos otorgados para realizar estudios para el mejoramiento en la enseñanza y colecta de los crustáceos peracáridos en ecosistemas diferentes del golfo de México.

Literatura citada

- Anderson, G. 2010. Peracarida taxa and literature - Cumacea, Lophogastrida, Mysida, Stygiomysida and Tanaidacea. http://peracarida.usm.edu/iwp_home.html; última consulta: 2.IX.2011.
- Bacescu, M. 1968a. Contribution to the knowledge of the *Gastrossaccinae psammobionts* of the tropical America with the description of a new genus (*Bowmaniella* n. g.) and three new species of its frame. *Travaux Museum d'Histoire Naturelle Grigore Antipa* 8:355-373.
- Bacescu, M. 1968b. Etudes de quelques Leptomysini (Crustacea, Mysidacea) de eaux du Bresil et de Cuba; description d'un genre et ci nq autres taxons nouveaux. Genova, Tipografia LLi, Pagano 233-248.
- Bacescu, M. 1968c. Heteromysini nouveaux des eaux cubaines. Trois especes nouvelles de *Heteromysis* et *Heteromysoides spongicola* n.g., n. sp. *Revue Rouman de Biologie, Zoologie* 13:221-237.
- Bacescu, M. 1970. New spongicolous *Heteromysis* of the Caribbean Sea. *Revue Rouman Biologie, Zoologie* 15:11-16.
- Bacescu, M. y T. Orghidan. 1973. *Antromysis cubanica* n. sp., *Spelaeomysis nuniezi* n. sp. mysids cavernicoles nouvelles de Cuba. *Revue Rouman de Biologie, Zoologie* 15:223-231.
- Bacescu, M. y T. Orghidan. 1977. New contribution to the knowledge of the troglobian Mysids of Cuba: *Antromysis juberthiei* n. sp. *Resultats des expeditions biospeologiques cubano-roumaines a Cuba 2*. Editura Academiei Republicii Socialiste Romania. p. 263-265.
- Bacescu, M. y M. Ortiz. 1984. Contribution to the knowledge of the Mysidacea (Crustacea) of the Cuban insular shelf waters. *Travaux Museum d'Histoire Naturelle Grigore Antipa* 26:1-17.
- Banner, A. H. 1954. A supplement to W. Tattersall's review of the Mysidacea of the United State of the Natural Museum 103:575-585.
- Barba, E. y A. J. Sánchez. 2005. Peracarid crustaceans of central Laguna Madre Tamaulipas in the southwestern Gulf of Mexico. *Gulf of Mexico Science* 23:241-247.
- Barberá, C., C. M. Ribeiro-da Cunha, P. Sánchez-Jerez y A. A. Ramos-Esplá. 2001. Mysidáceos asociados a fanerógamas marinas en el sudeste ibérico. *Boletín del Instituto Español Oceanográfico* 17:97-106.
- Bowman, T. E. 1973. Two new American species of *Spelaeomysis* (Crustacea, Mysidacea) from a Mexican cave and land crab burrows. *Association for Marine Cave Studies* 5:13-20.
- Brattegard, T. 1969. Marine Investigations in the Bahamas I. Mysidacea from shallow waters in the Bahamas and Southern Florida, Part 1. *Sarsia* 39:17-106.
- Brattegard, T. 1970a. Marine Biological Investigations in the Bahamas II. Mysidacea from shallow waters in the Bahamas and Southern Florida. Part 2. *Sarsia* 41:3-32.
- Brattegard, T. 1970b. Mysidacea from shallow waters in the Caribbean Sea. *Sarsia* 43:111-154.
- Brattegard, T. 1973. Mysidacea from the Caribbean Coast of Colombia. *Sarsia* 54:1-66.
- Brattegard, T. 1974a. Aditional Mysidacea from shallow water on the Caribbean Coast of Colombia. *Sarsia* 57:47-86.
- Brattegard, T. 1974b. Mysidacea from shallow water on the Caribbean coast of Panama. *Sarsia* 57:87-108.
- Brattegard, T. 1975. Shallow water mysidacea from the Lesser Antilles and other Caribbean regions. *Studies of the fauna of Carcao and other Caribbean Islands* 157:107-114.
- Brattegard, T. 1977. Three species of mysidacea (crustacean) from Surinam. *Zoologische Mededelingen* 50:283-293.
- Brattegard, T. 1980. *Platymysis facilis* gen. et sp. nov. (Crustacea: Mysidacea: Heteromysini) from the Saba Bank, Caribbean Sea. *Sarsia* 65:49-52.
- Escobar-Briones, E. 2002. Lophogastrida y Mysida. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol., 3, cap. 13, J. Llorente-Bouquets y J. J. Morrone (eds.). CONABIO/ Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 291-304.
- Escobar-Briones, E. 2004. Structure and function in the ecosystems of the Intra-Americas Sea (IAS). *In* The sea, vol. 14, A. R. Robinson y K. H. Brink (eds.). Harvard College, Cambridge, Massachusetts. p. 225-258.
- Escobar-Briones, E. y L. Soto. 1988. Mysidacea from Terminos Lagoon, southern Gulf of Mexico, and description of of a new species of *Taphromysis*. *Journal of Crustacean Biology* 8:639-655.
- Escobar-Briones, E. y L. Soto. 1991. Biogeografía de los mysidáceos (Crustacea: Peracarida) del Golfo de México. *Caribbean Journal of Science* 27:80-89.
- Fuentes, L. y J. Iglesias. 2001. Influencia del tipo de presa viva en las primeras fases del cultivo de *Sepia officinalis* L. 1758. *Boletín del Instituto Español Oceanográfico* 17:327-331.
- García-Garza, M. E., G. A. Rodríguez-Almaraz y T. E. Bowman. 1992. Distribution of the opossum shrimp *Taphromysis*

- louisianae* (Mysidacea), including new far inland records. *Journal of Crustacean Biology* 12:101-103.
- García-Garza, M., G. A. Rodríguez-Almaraz y T. E. Bowman. 1996. *Spelaeomysis villalobosi* a new species of mysidacean from northeastern Mexico (Crustacea, Mysidacea). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 109:97-102.
- Hansen, H. J. 1910. The Schizopoda of the Siboga Expedition. *Siboga Report* 37:1-123.
- Mauchline, J. 1980. The biology of Mysids. In *Advances in marine biology*, part 1, J. S. Blaxter, R. Russell y M. Yonge (eds.). Academic, New York. p. 1-369.
- Mauchline, J. y M. Murano. 1977. World list of the Mysidacea, Crustacea. University of Fisheries, *Journal of the Tokyo University of Fisheries*. p. 39-58.
- Meland, K. 2002. Mysidacea: Families, Subfamilies and Tribes. Version 1: 2 October 2000. <http://crustacea.net/>; última consulta: 20 VI.2011.
- Meland, K. y E. Willassen. 2007. The disunity of "Mysidacea" (Crustacea). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44:1083-1104.
- Modlin, R. 1984. Mysidacea from the Florida middle ground northeast (Gulf of Mexico), with the description of three new species of *Heteromysis* and a key to the Heteromysini of the Western Atlantic. *Journal Crustacean Biology* 4:278-296.
- Ortiz, M. y R. Lalana. 1996. El primer registro del género *Stygiomysis* (Crustacea, Mysidacea) en la isla de Cuba y la descripción de una especie nueva. *Revista de Investigaciones Marinas* 17:107-113.
- Ortiz, M. y R. Lalana. 2010. Claves taxonómicas para identificar a crustáceos cubanos (Arthropoda, Crustacea). *Cocuyo* 18:5-32.
- Price, W. W. 2001. World list of Mysidacea. *WORMS: World registers of marine species*, <http://www.marinespecies.org/aphia/php>. última consulta: 2.IX.2011.
- Price, W. W. y R. W. Heard. 2000. Studies on the Crustacea of the Turks and Caicos Islands, British West Indies. IV. *Heteromysis* (*Heteromysis*) *spottei*, a new species (Peracarida: Mysidacea: Mysidae) from Pine Cay. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 113:88-94.
- Price, W. W. y R. W. Heard. 2009. Mysida (Crustacea) of the Gulf of Mexico. In *Gulf of Mexico, origin, waters, and biota*, vol. 1. Biodiversity, D. Felder y D. Camp (eds.). T&M University Press, College Station, Texas. p. 929-941.
- Price, W. W. y R. W. Heard. 2011. Two new species of *Heteromysis* (*Olivemysis*) (Mysida, Mysidae, Heteromysinae) from the tropical northwest Atlantic with diagnostics on the subgenus *Olivemysis* Bacescu, 1968. *Zootaxa* 2823:32-46.
- Price, W. R., R. Heard y L. Stuck. 1994. Observations on the genus *Mysidopsis* Sars, 1864 with the designation of a new genus *Americamysis* and the description of *A. alloni* and *A. stucki* (Peracarida, Mysidacea, Mysidae) from the Gulf of Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 107:680-698.
- Richter, S. y G. Sholtz. 2001. Phylogenetic analysis of the Malacostraca (Crustacea). *Journal of Zoology, Systematic and Evolution Research* 39:113-136.
- Sorbe, J. C., A. Martin y Y. Diaz. 2007. New records of Mysida (Crustacea, Peracarida) from shallow waters of the Caribbean coast of Venezuela. *Marine Biology Research* 3:175-181.
- Spear, T., R. W. DeBry, I. G. Abele y K. Chodyla. 2005. Peracarid monophyly and interordinal phylogeny inferred from nuclear small-subunit ribosomal DNA sequences (Crustacea: Malacostraca: Peracarida). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 118:117-157.
- Stuck, K. C., H. M. Perry y R. Heard. 1979. An annotated key to the Mysidacea of the North Central Gulf of Mexico. *Gulf Research Report* 6:225-238.
- Tattersall, W. M. 1951. A review of the Mysidacea of the United States National Museum. *United States of the Natural Museum Bulletin* 201:1-292.
- Winfield, I. y M. Ortiz. 2011. Crustáceos con bolsa incubadora (Crustacea, Malacostraca, Peracarida). In *La biodiversidad de Veracruz*, vol. II., F. G. Lorea-Hernández, V. Hernández-Ortiz y J. M. Morales-Mavil (eds.). CONABIO/ Gobierno del estado de Veracruz, México, D. F. p. 277-287.
- Zoppi de Roa, E. y M. Delgado. 1989. *Pleurerythrops americana*, a new species of Mysidacea from the coast of Venezuela. *Sarsia* 74:91-93.



Especie nueva de *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae) de Puerto Vallarta, Jalisco y nuevos registros para México

A new species of *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae) from Puerto Vallarta, Jalisco, and new records for Mexico

José Luis Ortega-De Santiago y Miguel Vásquez-Bolaños✉

Entomología, Centro de Estudios en Zoología, Departamento de Botánica y Zoología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 134, 45100 Zapopan, Jalisco, México.

✉ mvb14145@hotmail.com

Resumen. Se describe *Dolichoderus tridentanodus* sp. nov. recolectada en Puerto Vallarta, Jalisco, México, con base en obreras y que pertenece al complejo *lugens*. Esta especie se distingue de *D. lugens* por presentar 6 dientes en el margen interno de la mandíbula, 2 espinas dorsales en el propodeo, 2 protuberancias a los costados del peciolo y 1 espina central; el cuerpo con abundante pubescencia de color dorado y cubierto por puntuaciones densas y marcadas; es negro, con mandíbulas, clipeo, antenas y patas de color amarillo. Se cita para los estados de Jalisco, Nayarit y San Luis Potosí. Se proporciona una clave para las especies de *Dolichoderus* en México, así como la distribución de las especies con nuevos registros para algunos estados.

Palabras clave: Dolichoderinae, complejo *lugens*, taxonomía alfa, Jalisco, Formicidae.

Abstract. We describe *Dolichoderus tridentanodus* sp. nov. collected in Puerto Vallarta, Jalisco, Mexico based on workers, which is placed in the *lugens* complex. This species can be distinguished from *D. lugens* by the presence of 6 teeth in the internal margin of the mandible, 2 spines on the dorsal face of the propodeum, 2 lateral projections on the petiole and 1 central spine; body with abundant golden pubescence, densely and uniformly covered with coarse punctures; dark color, with yellow mandibles, clipeus, antenna and legs. This species is known for the states of Jalisco, Nayarit and San Luis Potosí. We provide a key for all the species of *Dolichoderus* in Mexico, and data of distribution with new records for some states.

Key words: Dolichoderinae, *lugens* complex, alpha taxonomy, Jalisco, Formicidae.

Introducción

Dolichoderus Lund pertenece a la tribu Dolichoderini de la subfamilia Dolichoderinae (Cuezzo, 2003). Se conocen más de 183 especies en el mundo (Bolton et al., 2006) y para América se registran 64 (Ortiz y Fernández, 2011), agrupadas en complejos por tratarse de un grupo difícil taxonómicamente (Mackay, 1993). Estas hormigas son principalmente arborícolas y de amplia distribución en las regiones Neártica, Neotropical, Paleártica, Oriental y Australiana (Fisher, 2010), aunque la mayoría se encuentra en la región Neotropical (Ortiz y Fernández, 2011). Las hormigas pertenecientes al género se reconocen por la presencia de una expansión anterolateral en el hipostoma, mesoesternon expandido anteriormente, espinas o protuberancias en el propodeo; en vista dorsal, la línea superior del mesosoma se interrumpe por una constricción; además, presenta un

nodo peciolar relativamente grueso y abultado (Cuezzo, 2003; Shattuck, 1992).

En México se registran 4 complejos de los 12 conocidos para América, *bispinosus*, *diversus*, *luges* y *quadripunctatus*. Las especies del complejo *bispinosus* tienen la cabeza en forma de corazón, presentan espinas pronotales cortas (exceptuando *D. mesonotalis*) y 1 espina en el dorso del peciolo; las reinas son muy similares, sólo se diferencian por el tamaño de las espinas, que son más pequeñas (Ortiz y Fernández, 2011; MacKay, 1993). De este complejo, está registrada para México *D. bispinosus* (Vásquez-Bolaños, 2011). El complejo *diversus* se caracterizan por presentar pelos suberectos en el escape, la superficie dorsal del propodeo tiene un declive y usualmente está separada por una carina transversal y el nodo peciolar es muy angosto en vista lateral y raramente es bidentado, son relativamente más pequeñas, al menos las distribuidas de México a Brasil; los ángulos del propodeo están poco desarrollados y conectados con las carinas transversales; las reinas son similares a las

Recibido: 05 marzo 2012; aceptado: 14 mayo 2012

obreras (Ortiz y Fernández, 2011; Mackay, 1993). De este complejo, hasta el momento se han registrado para México *D. diversus*, *D. germaini* y *D. lutosus* (Vásquez-Bolaños, 2011). El complejo *lugens* se reconoce por las gruesas puntuaciones que cubren el cuerpo y su coloración negra con los apéndices castaños; el nodo peciolar grueso y redondeado, el propodeo no se extiende por encima del peciolo y el mesonoto es más ancho que largo (Ortiz y Fernández, 2011; Mackay, 1993). Este complejo sólo contiene una especie, *D. lugens*, registrada por primera vez para México en 1998 (Vásquez, 1998). Las especies del complejo *quadripunctatus* se caracterizan por que el propodeo que se extiende sobre el peciolo y el pronoto carece de ángulos o espinas (MacKay, 1993). De este complejo, está registrada para México *D. plagiatus* (Vásquez-Bolaños, 2011).

En México están registradas 6 de las especies del género: *D. bispinosus* Olivier, 1792, para los estados mexicanos de Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán; *D. diversus* Emery, 1894, para Quintana Roo y Tabasco; *D. germaini* Emery, 1894, sin localidad; *D. lugens* Emery, 1894, para Jalisco; *D. lutosus* Smith, 1858, para Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz y *D. plagiatus* Mayr, 1870, que sólo se conoce para Nuevo León (Vásquez-Bolaños, 2011).

Materiales y métodos

Los ejemplares fueron recolectados en la región sur de Puerto Vallarta, Jalisco. El municipio de Puerto Vallarta se localiza en la costa occidental del estado de Jalisco, entre los 20°27'00" y 20°59'00" N, 104°55'00" y 105°33'00" O, en alturas que van desde 0 hasta 1 600 m. Limita al norte con el estado de Nayarit, al sur con el municipio de Cabo Corrientes y Talpa de Allende, al este con San Sebastián del Oeste y Mascota, y al oeste con el océano Pacífico. Tiene una extensión de 1 300.67 km²; la mayor parte de la superficie está ocupada por zonas accidentadas, que forman parte de la sierra Madre Occidental. Cuenta con un clima semitropical y húmedo, temperatura máxima de 31° C en verano y mínima de 19° C en invierno; la media anual es de 25° C. La temporada de lluvias abarca de mediados de junio a finales de agosto; la precipitación media anual es de 1 417 mm. Los vientos dominantes van en dirección suroeste y no se presentan heladas (SEGOB, 2010). La zona donde se realizaron las recolectas se encuentra cerca del río Palo María en las coordenadas 20°33'6" N, 105°16'0.9" O, con vegetación perturbada de bosque tropical subcaducifolio a una altitud de 10 m. La recolecta se realizó de manera directa sobre la vegetación y con trampas de caída cebadas con atún.

Los ejemplares recolectados se examinaron con las claves que se incluyen en la revisión más reciente para el género (MacKay, 1993) y se compararon con los depositados en la Colección Entomológica de la Universidad de Guadalajara; se determinó que pertenecen al complejo *lugens* que hasta hoy sólo incluye 1 especie: *D. lugens* Emery. Los ejemplares examinados difieren significativamente de la especie conocida, por lo que se concluyó que pertenecen a una especie nueva, que aquí se describe.

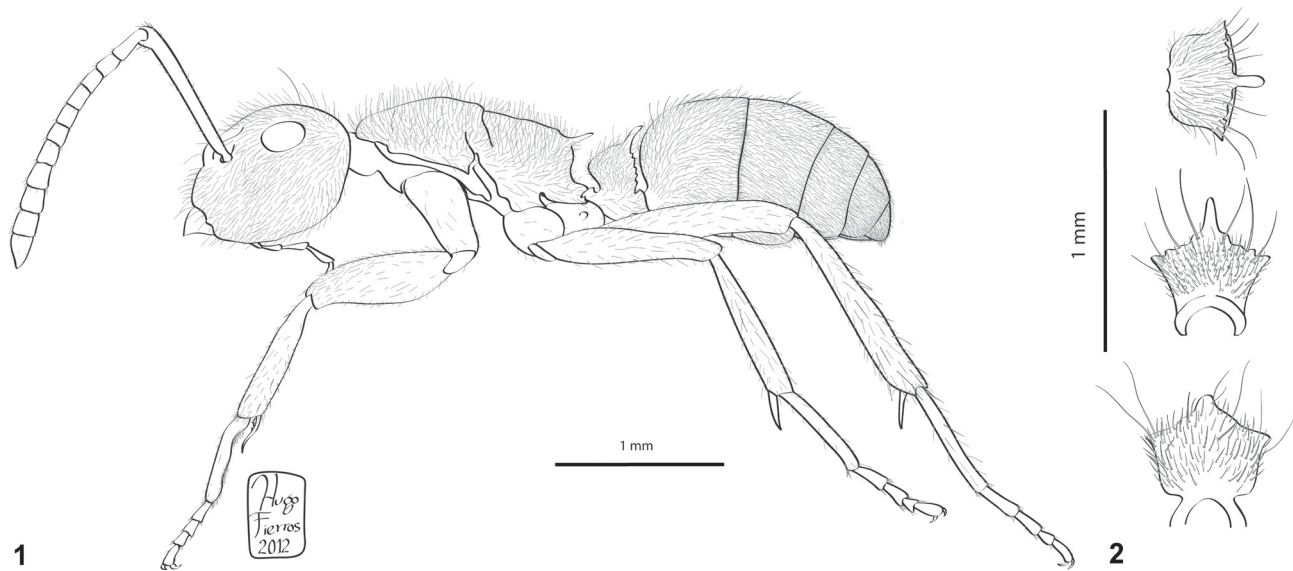
Se midieron 14 ejemplares con un estereomicroscopio Carl-Zeiss SV40. Las medidas son las propuestas por MacKay (1993), en milímetros y con las siguientes abreviaturas: LC, longitud de la cabeza; AC, ancho de la cabeza; LO, longitud del ojo; LE, longitud del escapo; LW, longitud de Weber; LM, longitud del mesonoto; AM, ancho del mesonoto; AP, ancho del peciolo; LP, longitud del peciolo; IC, índice cefálico; IO, índice ocular; IE, índice del escapo; IM, índice del mesonoto.

Descripción

***Dolichoderus tridentanodus* sp. nov.** Ortega-De Santiago y Vásquez-Bolaños (Figs. 1-3).

Holotipo (obrero). Medidas (mm)- LC 0.9; AC 0.95; LO 0.25; LE 1.0; LW 1.05; LM 1.5; AM 0.7; AP 0.35; LP 0.25; IC 105; IO 27; IE 111; IM 214. Mandíbulas con 6 dientes; clipeo en forma de trapecio, de color castaño claro; pronoto con ángulos marcados; metanoto con constricción y 2 lóbulos laterales; propodeo con 2 espinas pequeñas; peciolo con 2 proyecciones laterales y 1 espina central, que se pueden presentar reducidas o gastadas pero siempre presentes; escultura en cabeza, mesosoma y peciolo con puntos pronunciados; pilosidad formada por pelos más largos que el ancho del escapo cubriendo todo el cuerpo; pelos erectos en el dorso de la cabeza y gáster más gruesos que el resto, pelos decumbentes en el dorso del gáster abundantes. Paratipos (once individuos medidos; obreros).- LC 0.8-1.0; AC 0.8-1.05; LO 0.025; LE 0.9-1.0; LW 1.15-1.4; LM 1.45-1.6; AM 0.6-0.75; AP 0.25-0.35; LP 0.25-0.3; IC 94.7-112; IO 2.5-3.1; IE 100-112.5; IM 200-242.

Obrero. Mandíbulas con 6 dientes en el margen interno; clipeo diferenciado en forma de trapecio de color café claro a castaño; pronoto con ángulos marcados; metanoto con constricción y 2 lóbulos laterales; propodeo con un par de espinas pequeñas; peciolo con 2 proyecciones laterales y una espina central; cabeza, mesosoma y peciolo con ornamentación a manera de puntos pronunciados; pelos en el dorso del cuerpo más largos que el ancho del escapo; pelos abundantes y erectos en el dorso de la cabeza y gáster, más gruesos que en el resto del cuerpo;



Figuras 1-2. *Dolichoderus tridentanodus* sp. nov., obrera. 1, vista lateral; 2, vista frontal del peciolo.



Figura 3. Mapa de distribución de las especies conocidas de *Dolichoderus* en México. Símbolos oscuros, localidades conocidas; símbolos claros, registros nuevos.

y pelos decumbentes abundantes en el dorso del gáster (Figs. 1, 2).

Resumen taxonómico

Material examinado. Serie tipo. Holotipo, obrera etiquetada: **México**, Jalisco, Puerto Vallarta, Palo María, río Palo María, BTSCpert, 10m., 20°33'6" N, 105°16'0.9" O, 3.I.2009, colecta directa, A. Meza-López col. **Paratipos**, 11 obreras etiquetadas como sigue: 5, misma información, 6.VI.2009; 1, misma información, 2.V.2009, trampa de caída con atún; 2, misma información, 2.V.2009; 1, misma información, 5.IX.2009; 2, misma información, 5.XII.2009.

Material adicional. Una obrera etiquetada como sigue: **México**, Nayarit, Sayulita, 23.V.2011, 0 m, palmar-dunas costeras, 20°52'19.03" N, 105°20'48.8" O, P. Montiel-Moncayo col.; 1 obrera misma información: M. A. García-Martínez col.; 1 obrera etiquetada como sigue: México, San Luis Potosí, Tamasopo, Cascadas de Tamasopo, BTSC, 21°56'3.4" N, 99°23'7.1" O, 475 m., 30.VII.2003, M. Vásquez col.

El material se encuentra depositado en la Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología de la Universidad de Guadalajara, Jalisco, México, CZUG (holotipo y 8 paratipos); Colección de Hormigas del Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México, LESM (1 paratipo); Colección de Insectos del Instituto de Ecología, A. C., Veracruz, México, INECOL (1 paratipo); Colección de hormigas de William y Emma MacKay, Texas, Estados Unidos de América, CWEM (1 paratipo).

Macho y reina: desconocidos.

Etimología: se le da el nombre de *tridentanodus* por los 3 dientes que presenta en el nodo del pecíolo, 2 laterales y 1 central.

Comentarios taxonómicos

Los ejemplares (obreras) se recolectaron de manera directa sobre vegetación y 1 con trampa de caída, cebada con atún, en sitios húmedos o cerca de cuerpos de agua. Se encuentran en lugares de baja altitud, menor a 50 m, aunque el ejemplar de San Luis Potosí se colectó a casi 500 m.

Adicionalmente se revisó material que corresponde a otras especies del *Dolichoderus* depositado en varias colecciones: Colección Entomológica de la Universidad de Guadalajara (CZUG); Colección de Hormigas de la Universidad de Quintana Roo (CHUQROO); Colección Santiago Niño Maldonado (SNM). Complejo *lugens*, *D. lugens* Emery, 1894: 1 obrera etiquetada: México, Jalisco, Zapopan, ex Hacienda del Lazo, BTCpert., 1 150 m., M. Vásquez col. 16.XI.1996; 20 obreras etiquetadas: México, Jalisco, Tequila, camino a La Toma, BTSCpert.,

2.XI.2010, M. Vásquez-Bolaños col.; 2 obreras etiquetadas: México, Jalisco, Chamela, La Huerta, Estación Científica, BTC, 24.VII.2010, 19°31'26.5" N, 105°2'13.2" O, 37 m, M. Vásquez-Bolaños col.; 2 obreras etiquetadas: México, Campeche, Xpujil, Reseva de Calakmul, 54 km al N. de Xpujil, BTSP, 11.IX.1999, 264m, 18°51'31.57" N, 89°31'44.90" O, J. A. Rodríguez-Garza col.; 3 obreras etiquetadas como sigue: México, Hidalgo, Huazalingo, Zoquicualoya, 560m., 20°59'33.1" N, 98°28'3.4" O, 10.III.2010, I. Hernández Pérez y L. Ramírez Martínez cols.; 1 obrera etiquetada como sigue: mismos datos, Tepemaxac, 31.III.2010, 780m., 21°1'51.3" N, 98°29'28.4" O; 1 obrera etiquetada como sigue: mismos datos, Santa María, 5.IV.2011, 525m., 20°59'52.9" N, 98°28'8.9" O; 1 obrera etiquetada como sigue: mismos datos, 7.IV.2011; 1 obrera etiquetada como sigue: mismos datos, San Francisco, 23.VI.2011, 560m., 21°0'54.8" N, 98°29'9" O; 3 obreras etiquetadas como sigue: mismos datos, San Pedro, 396m., 20°57'2.1" N, 98°3'33.6" O, 16.VIII.2009. Complejo *bispinosus*, *D. bispinosus* (Olivier, 1792): 1 obrera con los siguientes datos de etiqueta: México, Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, ZOOMAT, BTSC, 16°43'22" N, 93°05'52" O, 720 m., 1.XII.2008, J. Reynoso col.; 5 obreras etiquetadas como sigue: México, Quintana Roo, Otón P. Blanco, Chetumal, Reserva de la Biosfera San Felipe Bacalar, 6.IX.2011, 18m, 18°46'19.9" N, 88°24'53.3" O, M. Vásquez-Bolaños col.; 1 obrera y 1 reina: México, Campeche, Calakmul, 7.VII.2011, 17°59'48.3" N, 89°44'11.5" O, 234m., G. Contreras col.; 6 obreras México, Quintana Roo, Felipe Carrillo Puerto, Sian Ka'an, 1.VIII.2011, 18°59'31.3" N, 87°43'50.1" O, 2 m., G. Contreras col.; 7 obreras etiquetadas: México, Oaxaca, Valle Nacional, Km. 56 Carretera Oaxaca-Valle Nacional, BG, 577m, 17°43'50.3" N, 96°19'47.6" O, M. Vásquez-Bolaños col. Complejo *diversus*, *D. diversus* Emery, 1894: 2 obreras etiquetadas como sigue: México, Quintana Roo, Bacalar, Reserva de la Biosfera San Felipe Bacalar, 18°46'19.9" N, 88°24'53.3" O, 18m., 6.IX.2011, M. Vásquez-Bolaños col.; 2 obreras etiquetadas como sigue: México, Quintana Roo, Othón P. Blanco, Subteniente López, río Hondo, 5m manglar, SE-6-D-N, H. Suárez col.; *D. lutosus* (Smith, 1858): 3 obreras etiquetadas como sigue: México, Quintana Roo, Othón P. Blanco, Río Hondo, 3m manglar, DK-4-V, H. Suárez col. (Fig. 3).

Dolichoderus tridentanodus sp. nov. puede distinguirse de *D. lugens* por presentar 6 dientes del borde interno de la mandíbula (8 en *D. lugens*), 1 par de espinas en el propodeo, 2 protuberancias a los costados del pecíolo y 1 espina central (espinas y protuberancias ausentes en *D. lugens*), abundante pubescencia (ausente en *D. lugens*) de color dorado y marcadas puntuaciones en todo el cuerpo,

así como las mandíbulas y el clipeo de color amarillo (puntuaciones y mandíbulas amarillas ausentes en *D. lugens*).

Se han citado 7 especies de *Dolichoderus* para México. Se registra por primera vez *D. lugens* para los estados de Campeche e Hidalgo; así como *D. bispinosus* para el estado de Oaxaca (Fig. 3). Las especies se distribuyen por debajo de los 1 500 m, en vegetación de tipo caducifolio a perennifolio, en lugares húmedos o cerca de cuerpos de agua.

Lista de las especies de *Dolichoderus* citadas para México: complejo *bispinosus*, *D. bispinosus* (Olivier, 1792); complejo *diversus*, *D. diversus* Emery, 1894, *D. germaini* Emery, 1894, *D. lutosus* (Smith, 1858); complejo *lugens*, *D. lugens* Emery, 1894, *D. tridentanodus* sp. nov.; complejo *quadripunctatus*, *D. plagiatus* (Mayr, 1870).

Agradecimientos

A Abraham Meza López, por la recolecta de los ejemplares que corresponden a la serie tipo y a Pablo Montiel Moncayo y Miguel Ángel García Martínez, por la recolecta de los ejemplares adicionales. A Juan Antonio Rodríguez Garza (Universidad de Quintana Roo) y Santiago Niño Maldonado (Universidad Autónoma de Tamaulipas), por permitir revisar sus respectivas colecciones. A Hugo Eduardo Fierros López (Universidad de Guadalajara), por la elaboración de los esquemas, a Marco Antonio Carrasco Ortiz, por la elaboración del mapa. Al personal de la Colección Entomológica CZUG, por el apoyo brindado. A Fabiana Cuezco y a Steven O. Shattuck por la aportación de literatura.

Clave para las especies de *Dolichoderus* de México

1. Pronoto con un par de espinas (complejo *bispinosus*); sur de México: Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Veracruz y Yucatán *D. bispinosus*
- 1'. Pronoto sin espinas 2
2. Propodeo desarrollado por encima del pecíolo (complejo *quadripunctatus*); norte de México: Nuevo León..... *D. plagiatus*
- 2'. Propodeo no desarrollado por encima del pecíolo 3
3. Pecíolo grueso y redondeado; color oscuro en el cuerpo con mandíbulas, antenas y patas claras (complejo *lugens*); Campeche, Hidalgo, Jalisco, Nayarit y San Luis Potosí..... 4
- 3'. Pecíolo delgado y no redondeado; color uniforme en todo el cuerpo (complejo *diversus*); Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz 5
4. Propodeo y pecíolo sin espinas; Campeche, Jalisco e Hidalgo..... *D. lugens*
- 4'. Propodeo y pecíolo con espinas; Jalisco, Nayarit y San Luis Potosí..... *D. tridentanodus* sp. nov.
5. Escapo y tibias sin pilosidad; Chiapas, Quintana Roo, Tabasco y Veracruz..... *D. lutosus*
- 5'. Escapo y tibias con pilosidad 6
6. Superficie dorsal, laterales y posterior del propodeo redondeada; Quintana Roo y Tabasco..... *D. diversus*
- 6'. Superficie dorsal del propodeo separada por una carina de las laterales y posterior..... *D. germaini*

Literatura citada

- Bolton, B., G. Alpert, P. S. Ward y P. Naskrecki. 2006. Bolton's catalogue of ants of the world: 1758-2005. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. CD.
- Cuezco, F. 2003. Subfamilia Dolichoderinae. In Introducción a las hormigas de la región neotropical, F. Fernández (ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander van Humboldt, Bogotá. p. 291-298.
- Fisher, B. L. 2010. Biogeography. In Ant ecology, L. Lanch, C. L. Parr y L. Abbott (eds.). Oxford University Press, New York. p. 18-37.
- MacKay, W. P. 1993. A review of the New World ants of the genus *Dolichoderus* (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology 22:1-148.
- Ortiz, C. M. y F. Fernández. 2011. Hormigas del género *Dolichoderus* Lund (Formicidae: Dolichoderinae) en Colombia. III Monografías de Fauna de Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 118 p.
- SEGOB (Gobierno del Estado de Jalisco). 2010. Los municipios de Jalisco. Colección Enciclopedia de los Municipios de México. Instituto para el Federalismo y el Desarrollo Municipal (INAFED)-Secretaría de Gobernación / Gobierno del Estado de Jalisco, Guadalajara. http://www.inafed.gob.mx/wb2/ELOCAL/ELOC_Enciclopedia; última consulta: 18.X.2011.
- Shattuck, S. O. 1992. Generic revision of the ant subfamily Dolichoderinae (Hymenoptera: Formicidae). Sociobiology 21:1-184.
- Vásquez, B., M. 1998. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) colectadas en necrotrampas, en tres localidades de Jalisco, México. Tesis, División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco. 43 p.
- Vásquez-Bolaños, M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. Dugesiana 18:95-133.



Description of some immature stages of *Nabis (Tropiconabis) capsiformis* (Hemiptera: Nabidae)

Descripción de algunos estadios inmaduros de *Nabis (Tropiconabis) capsiformis* (Hemiptera: Nabidae)

Marcela Cornelis¹, Estela M. Quirán¹ and María C. Coscarón^{2✉}

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La Pampa, Uruguay 151, L6300CLB Santa Rosa, La Pampa, Argentina.

²División Entomología, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, B1900DNG La Plata, Buenos Aires, Argentina.

✉ mcoscaron@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract. Instars III-V of *Nabis (Tropiconabis) capsiformis* Germar are described and illustrated, based on specimens from La Pampa, Argentina (new record).

Key words: Heteroptera, Nabidae, Nabinae, *Nabis (Tropiconabis) capsiformis*, nymphs.

Resumen. Se describen e ilustran los estadios III-V de *Nabis (Tropiconabis) capsiformis* German, con base en ejemplares de La Pampa, Argentina (nueva cita).

Palabras clave: Heteroptera, Nabidae, Nabinae, *Nabis (Tropiconabis) capsiformis*, ninfas.

Introduction

Nabidae, also known as “damsel bugs”, belong to the infraorder Cimicomorpha (Leston et al., 1954) and consist of 31 genera and about 386 species distributed in all the biogeographic regions of the world (Henry, 2009). *Nabis* belongs to the subfamily Nabinae and has 15 species (Volpi and Coscarón, 2010). Péricart (1987) gave a general contribution to the knowledge of the immature stages of Nabidae. Up to this moment, contributions on instars included 3 species of *Nabis*: *N. alternatus* Parshley (Taylor, 1949), *N. roseipennis* Reuter and *N. rufuluscus* Reuter (Mudinger, 1922); several species of *Nabicula*: *N. americanolimbata* Carayon, *N. flavomarginata* Scholtz, *N. limbata* Dahlbom, *N. nigrovittata nearctica* Kerzhner, *N. propinqua* Reuter, *N. subcoleoprata* Kirby and *N. vanduzeei* Kirkaldy (Larivière, 1994); *Lasiomerus annulatus* Reuter (Larivière, 1993); and *Arachnocoris albomaculatus* Scott (Myers, 1925) (Nabinae); and *Alloeorhynchus trimacula* Stein (Cervantes-Peredo, 2004) (Prostenmatinae). Ojeda-Peña (1971) described the nymphs, eggs, and biology of *Nabis (Tropiconabis) capsiformis* German in Peru. Elvin and Sloderbeck (1984) made a key to the nymphs of 4 species of Nabidae from southeastern USA: *N. roseipennis* Reuter, *N. americanoferus*

Carayon, *N. (Tropiconabis) capsiformis* (Germar), and *Hoplistocelis deceptivus* (Harris).

Nabids are generalist predators, feeding on a wide variety of small arthropods (Harris, 1928; Irwin and Shepard, 1980; Jervis, 1990). Many species are numerically important in crops such as soybean, cotton, alfalfa and snuff. The Heteroptera predators of soybean, including *Nabis* spp., constitute 40 to 89% of the total insect predators (Irwin and Shepard, 1980). Frascarolo and Nasca (1997) cite *N. capsiformis* as the most common predator in soybeans in the province of Tucumán, Argentina. Additional information in relation to the biology was given by Jessep (1964), Hormchan et al. (1976), Samson and Blood (1979) and Fathipour and Jafari (2008). According to Kerzhner (1983), “pale damsel bugs” are long-winged bugs that fly well, and are the most widespread species in the Nabidae.

Our purpose is to describe the immature stages III-V of *N. (T.) capsiformis*. Instars I and II were not found.

Materials and methods

The material was collected using a sweep net on May 1, 2010 in *Medicago sativa* L. (Fabaceae) in Winifreda, La Pampa, Argentina (36°19'28.59" S, 64°19'50.84" W). Measurements are in millimeters. Images were taken with a stereoscopic microscope Kyowa 72X and digital camera Samsung L700. The material was deposited in the Museo de La Plata, Argentina.

Recibido: 23 marzo 2012; aceptado: 07 junio 2012

Descriptions

Instar III (Fig. 1a): body elongate light brown (in some specimens is brown) and setose. Length 2.52–3.11 (mean= 2.93; n= 4). Head: length 0.55–0.60 (mean= 0.58), width 0.45–0.48 (mean= 0.46), light brown at the base of the antennae and clypeus, and eyes and post-ocular region; eye width 0.18–0.22 (mean= 0.20), vertex width 0.21–0.27 (mean= 0.24). Rostrum: lengths of segment I: 0.15–0.18 (mean= 0.16), II: 0.36–0.42 (mean= 0.38), III: 0.36–0.40 (mean= 0.37), IV: 0.27–0.30 (mean= 0.28); ratio of segment lengths about 1: 2.37: 2.31: 1.68. Antenna: lengths of antennal segments I: 0.30–0.42 (mean= 0.39), II: 0.45–0.63 (mean= 0.57), III: 0.88–0.93 (mean= 0.91), IV: 0.76–0.84 (mean= 0.81); ratio of segment about 1: 1.41: 2.11: 1.88. Pronotum brown with a red stripe that runs from the pronotum and anterior half of pteroteca and abdomen length 0.40–0.45 (mean= 0.43), width 0.49–0.51 (mean= 0.50). Wing pads length 0.46–0.49 (mean= 0.47) light brown. Abdomen: length 1.95–2.10 (mean= 2.04), width 0.66–0.70 (mean= 0.70). Legs light brown, fore femora: length 0.90–0.96 (mean= 0.94), width 0.16–0.18 (mean= 0.17); middle femora: length 0.81–0.85 (mean= 0.83), width 0.10–0.15 (mean= 0.12); hind femora: length 1.20–1.26 (mean= 1.22), width 0.09–0.12 (mean= 0.10).

Instar IV (Fig. 1b): body elongate light brown (in some specimens is brown) and setose. Length 3.44–3.70 (mean= 3.54; n= 3). Head: length 0.70–0.77 (mean= 0.72), width 0.52–0.61 (mean= 0.56), buccula + maxillary plate with a red stain, brown at the base of the antennae and clypeus, and eyes and post-ocular region; eye width 0.21–0.28 (mean= 0.24), vertex width 0.24–0.28 (mean= 0.27). Rostrum: lengths of segment I: 0.21–0.24 (mean= 0.22), II: 0.45–0.52 (mean= 0.48), III: 0.42–0.52 (mean= 0.47), IV: 0.30–0.33 (mean= 0.31); ratio of segment lengths about 1: 2.22: 2.18: 1.40. Antenna: lengths of antennal segments I: 0.49–0.56 (mean= 0.53), II: 0.88–0.94 (mean= 0.91), III: 1.26–1.29 (mean= 1.28), IV: 0.85–0.91 (mean= 0.87); ratio of segment about 1: 1.68: 2.37: 1.61. Pronotum dark brown with a red stripe that runs from the pronotum and anterior half of pteroteca and abdomen; length 0.45–0.52 (mean= 0.49), width 0.63–0.70 (mean= 0.66). Wing pads length 0.77–0.80 (mean= 0.78), brown. Ventral abdomen stripe in the connexival suture, length 2.10–2.38 (mean= 2.22), width 0.75–0.84 (mean= 0.79). Legs light brown, fore femora: length 1.26–1.33 (mean= 1.30), width 0.22–0.24 (mean=

0.23); middle femora: length 1.08–1.15 (mean= 1.12), width 0.14–0.17 (mean= 0.15); hind femora: length 1.70–1.80 (mean= 1.75), width 0.10–0.14 (mean= 0.12). *Instar V* (Fig. 1c): body elongate light brown (in some specimens brown) and setose. Length 4.99–5.51 (mean= 5.19; n= 7). Head: length 0.84–1.00 (mean= 0.89), width 0.65–0.71 (mean= 0.67), with 1+1 red in the post-ocular region (Fig. 1d), buccula + maxillary plate with a red stain (Fig. 1e), brown at the base of the antennae and clypeus, and eyes and post-ocular region; eye width 0.27–0.31 (mean= 0.29), width vertex 0.32–0.37 (mean= 0.33). Rostrum: lengths of segment I: 0.25–0.31 (mean= 0.28), II: 0.69–0.77 (mean= 0.71), III: 0.69–0.75 (mean= 0.71), IV: 0.37–0.41 (mean= 0.38); ratio of segment lengths about 1: 2.57: 2.53: 1.35. Antenna: lengths of antennal segments I: 0.80–0.86 (mean= 0.82), II: 1.25–1.30 (mean= 1.27), III: 1.59–1.68 (mean= 1.64), IV: 0.79–1.05 (mean= 0.94); ratio of segment about 1: 1.54: 2: 1.15. Pronotum darker with a red stripe that runs from the pronotum and anterior half of pteroteca and abdomen; length 0.71–0.80 (mean= 0.76), width 0.88–1.00 (mean= 0.96). Wing pads length 1.87–1.93 (mean= 1.90), brown. Ventral abdomen stripe in the connexival suture (Fig 1e); length 3.02–3.99 (mean= 3.57), width 0.96–1.55 (mean= 1.15). Legs light brown, fore femora: length 1.74–1.81 (mean= 1.77), width 0.31–0.35 (mean= 0.33); middle femora: length 1.57–2.18 (mean= 1.80), width 0.19–0.26 (mean= 0.21); hind femora: length 2.35–2.64 (mean= 2.44), width 0.13–0.19 (mean= 0.15).

Taxonomic summary

Distribution: **Argentina:** Buenos Aires (without locality); La Pampa (Winifreda), new record; Mendoza: Potrerillos (32°57'2.67" S, 69°12'20.26" W); Misiones (without locality); Salta: Río Bermejo, Salto. **Brazil:** Corumbá (19°0'35.36" S, 57°39'17.08" W), Piporá, Rio de Janeiro (22°54'12.74" S, 43°12'34.51" W), Santarem (2°26'21.97" S; 54°41'55.45" W). **British Guyana.** **Chile:** Arica (18°29'14.56" S, 70°19'19.77" W). **Mexico.** **Peru:** Lima (12°2'36" S, 77°1'42" W). **Uruguay:** Montevideo (34°49'59.69" S, 56°9'59.83" W).

Observations: According to Harris (1928), this is a cosmopolitan species occurring in the USA from North Carolina to Texas and southward into South America. In a later publication Harris (1939) gives more information about locality records (which are mentioned above) and states that Potrerillos is in Misiones, but the only Potrerillos found in Argentina is in Mendoza; whereas Arica is in Chile and not in Peru, as mentioned in his publication.

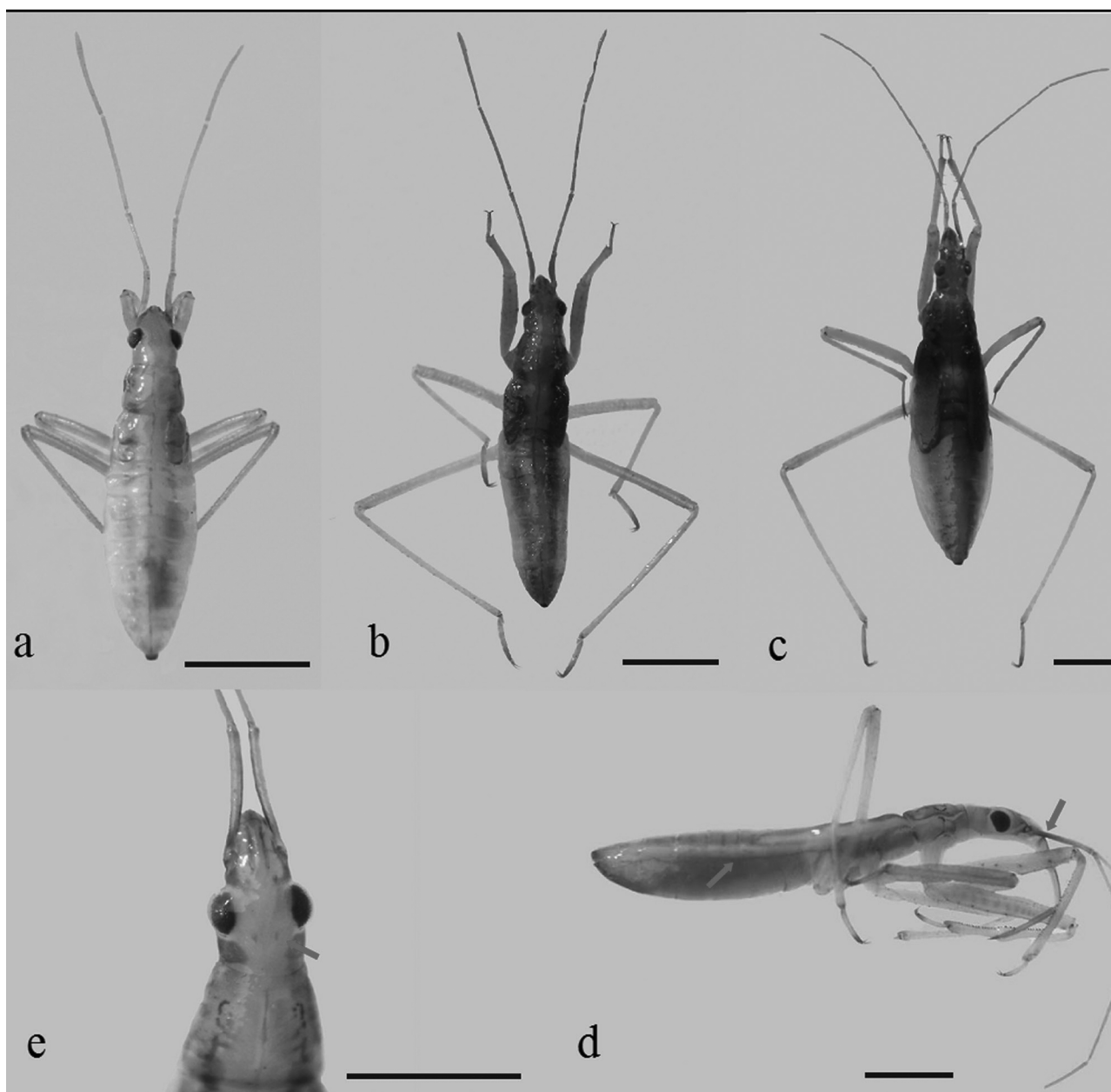


Figure 1. *Nabis capsiformis*. a), third instar dorsal view; b), fourth instar dorsal view; c), fifth instar dorsal view; d), head with 1+1 red in the post-ocular region, and e), abdomen ventrally with a stripe in the connexival suture. Scale line: 1 mm.

Acknowledgements

This work was supported by the Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET - Argentina).

Literature cited

Cervantes-Peredo, L. 2004. *Alloeorhynchus trimacula* (Stein)

(Heteroptera: Nabidae: Prostemmatinae), a predator of Rhyparochromidae (Lygaeoidea) associated with figs in Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 106:346-351.

Elvin, M. K. and P. E. Sloderbeck. 1984. A key to the nymphs of selected species of Nabidae (Hemiptera) in the southeastern USA. *Florida Entomologist* 67:269-273.

Fathipour, Y. and A. Jafari. 2008. Biology of *Nabis capsiformis* (Het., Nabidae) preying upon *Creontiades pallidus* (Het.,

- Miridae) in laboratory conditions. *Journal of Science and Technology of Agriculture and Natural Resources* 12:157-166.
- Frascarolo, D. and A. J. Nasca. 1997. Estudios biológicos de *Nabis capsiformis* (Hemiptera: Nabidae). *Vedalia* 4:49-50.
- Harris, H. M. 1928. A monographic study of the hemipterous family Nabidae as it occurs in North America. *Entomologica Americana* 9:1-97.
- Harris, H. M. 1939. Miscelanea sobre Nabidae sudamericanos. *Notas del Museo de La Plata, Tomo IV, Zoología* 26:368-377.
- Henry, T. J. 2009. Biodiversity of Heteroptera. In *Insect Biodiversity: science and society*, R. Foottit and P. Adler (eds.). Wiley-Blackwell. p. 223-263.
- Hormchan, P., M. F. Schuster and L. W. Hepner. 1976. Biology of *Tropiconabis capsiformis*. *Annals of the Entomological Society of America* 69:1016-1018.
- Irwing, M. E. and M. Shepard. 1980. Sampling predaceous Hemiptera on soybeans. In *Sampling methods in soybean entomology*, M. Kogan and D. Herzog (eds.). Springer-Verlag, New York. p. 503-531.
- Jervis, M. A. 1990. Predation of *Lissonota coracinus* (Gmelin) (Hymenoptera: Ichneumonidae) by *Dolichonabis limbatus* (Dahlbom) (Hemiptera: Nabidae). *Entomologist's Gazette* 41:231-233.
- Jessep, I. M. 1964. A note on the feeding habits of *Nabis capsiformis* Germar. *New Zealand Entomologist* 3:23.
- Kerzhner, I. M. 1983. Airbone *Nabis capsiformis* (Heteroptera: Nabidae) from the Atlantic, Indian, and Pacific Oceans. *International Journal of Entomology* 25:273-275.
- Larivière, M. 1993. *Lasiomerus annulatus* (Reuter) (Hemiptera: Nabidae) in Southern Canada: ecology and phenology, with a description of the last-instar nymph. *The Canadian Entomologist* 125:513-519.
- Larivière, M. 1994. Biodiversity of *Nabicula* Kirby species (Hemiptera: Nabidae) in Canada: faunistic review, bioecology, biogeography. *The Canadian Entomologist* 126:327-378.
- Leston, D., J. G. Pendergrast and T. R. E. Southwood. 1954. Classification of the terrestrial Heteroptera (Geocorisae). *Nature* 174:91-92.
- Mundinger, F. G. 1922. The life history of 2 species of Nabidae (Hemiptera: Heteroptera). *New York State College of Forestry Publication* 16:149-167.
- Myers, J. G. 1925. Biological notes on *Arachnocoris albomaculatus* Scott (Hemiptera: Nabidae). *Journal of the New York Entomological Society* 33:136-146.
- Ojeda-Peña, D. 1971. Biología y hábitos de *Nabis capsiformis* Germar (Hemip.: Nabidae). *Sociedad Entomológica de Perú* 14:297-303.
- Péricart, J. 1987. Hémiptères Nabidae d' Europe Occidentale et du Maghreb. *Faune de France* 71:1-185.
- Samson, P. R. and P. R. B. Blood. 1979. Biology and temperature relationships of *Chrysopa* sp., *Micromus tasmaniae* and *Nabis capsiformis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 25:253-259.
- Taylor, E. J. 1949. A life history study of *Nabis alternatus*. *Journal of Economic Entomology* 42:991.
- Volpi, L. N. and M. C. Coscarón. 2010. Catalog of Nabidae (Hemiptera: Heteroptera) for the Neotropical Region. *Zootaxa* 2513:50-68.



Cuatro especies nuevas de *Lattinestus* (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae: Amnestinae)

Four new species of *Lattinestus* (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae: Amnestinae)

María Cristina Mayorga-Martínez[✉] y Harry Brailovsky

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

✉ mayorgac@ibunam2.ibiologia.unam.mx

Resumen. Se describen 4 especies nuevas de *Lattinestus* de Guatemala (2) y de México (2); se incluyen ilustraciones de algunas estructuras importantes para su identificación y una clave para separar las 7 especies conocidas. La mayoría de los ejemplares fueron recolectados en hojarasca de bosques mesófilos por arriba de los 2 500 metros.

Palabras clave: Insecta, chinches negras, hojarasca.

Abstract. Four new species from Guatemala (2) and Mexico (2) are described; illustrations of important structures for identification, and a key to separate the 7 known species are included. Most of the specimens were collected in forest litter above 2 500 m.

Key words: Insecta, burrower bugs, leaf litter.

Introducción

El género *Lattinestus* Eger (2008) se separa de *Amnestus* Dallas Froeschner 1960 por la ausencia de ocelos y por la membrana hemelital reducida. Eger describe 3 especies, *L. amplus* de Costa Rica, *L. andersoni* de Ecuador, y *L. coleopteris* de México. En el presente trabajo se describen 4 especies, 2 de Guatemala y 2 de México y se describe por primera vez el macho de *L. amplus*. Se incluyen ilustraciones de las patas anteriores y posteriores, de la carina prosternal, del peritremo osteolar, parámetros y de los individuos en vista dorsal, *L. amplus* se encuentra en Eger (2008). También se incluye una discusión general y una clave para identificar las 7 especies conocidas.

Material y métodos

La mayoría de los ejemplares fueron recolectados en hojarasca de bosque húmedo por encima de los 2 500 m, dentro del proyecto Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica (LLAMA). Se examinaron 149 ejemplares depositados en la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México UNAM. Algunos ejemplares fueron depositados en las siguientes instituciones: National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, Washington, D.C., USA (USNM); American Museum of Natural History (AMNH) y Natural

History Museum in London (BMNH). Las medidas están expresadas en mm.

Descripciones

Lattinestus amplus Eger

Macho. Cuerpo ampliamente oval y desprovisto de protuberancias en margen posterior del pronoto. Coloración. Cabeza. Artejos antenales III-IV, carina prosternal, pronoto, escutelo, hemélitos y abdomen pardo oscuro; artejos rostrales, artejos antenales I-II y bordes anterolaterales expandidos del cuerpo pardo amarillento; propleura, mesopleura, metapleura y 3 pares de patas pardo claro. Estructura. Cabeza. Más ancha que larga; tylus rebasando levemente los juga y con 4 puntuaciones setíferas en el ápice; juga con 5 puntuaciones setíferas dando salida a pelos largos desde su base; ojos grandes y protuberantes; ocelos ausentes; rostro alcanzando parte media de procoxa; artejo rostral II comprimido; artejos II y IV más cortos que el III. Tórax. Pronoto bien desarrollado, con el margen anterior fuertemente cóncavo; márgenes anterolaterales ampliamente expandidos y desde su base totalmente redondeados, con el margen convexo, dentado y con puntuaciones profundas emergiendo de ellos pelos finos; margen posterior convexo. Propleura con superficie brillante, sin puntuaciones; carina prosternal elevada en parte media y con depresión en parte posterior (Fig. 2A); mesopleura plana con evaporatorio extendido y alcanzando margen posterior y lateral de pleura; metapleura plana

Recibido: 20 febrero 2012; aceptado: 11 mayo 2012

y se extiende a través de la pleura; peritremo osteolar alargado, apenas alcanzando parte media del margen lateral (Fig. 3A). Patas. Fémur anterior ventralmente sin espina bifida (Fig. 4A); tibia anterior comprimida, no sobrepasando inserción tarsal y con margen dorsal provisto de 5 espinas robustas (Fig. 4A); tibia media y posterior semicirculares con espinas del margen dorsal y ventral del mismo tamaño; tarsos con 3 segmentos, el II más pequeño que el I y III. Escutelo. Ensanchado, triangular, más ancho que largo, con ápice agudo, disco brillante y puntuaciones profundas. Hemélitro. Áreas coreales convexas bien definidas y uniformemente punteadas; clavus con 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud; bordes laterales dentados; membrana hemelital hialina y sobrepasando ápice del abdomen. Abdomen levemente convexo, brillante con sedas finas del III-VII esternito.

Genitalia. Parámetros alargados, apicalmente prolongados y 4 puntuaciones setíferas pequeñas a través del margen dorsal (Fig. 6A).

Medidas. Longitud del cuerpo 2.7 ± 0 , longitud de la cabeza $.52 \pm 0$, anchura a través de los ojos $.76 \pm 0$, distancia interocular $.52 \pm .04$; segmentos antenales I $.20 \pm 0$, II $.08 \pm 0$, III $.42 \pm .02$, IV $.34 \pm .02$, V $.42 \pm .02$; segmentos rostrales I $.24 \pm 0$, II $.34 \pm .02$, III $.38 \pm .02$, IV $.28 \pm 0$; longitud del pronoto $1.1 \pm .05$, anchura a través del margen anterior 1.0 ± 0 , anchura a través de los ángulos humerales $2.5 \pm .1$; escutelo, longitud $.96 \pm .04$; anchura $1.1 \pm .1$; longitud del fémur anterior $.80 \pm 0$; tibia anterior $.84 \pm 0$; tarsos, I $.08 \pm 0$, II $.04 \pm 0$, III $.12 \pm 0$; longitud del fémur posterior 1.0 ± 0 , tibia posterior $1.1 \pm .05$; tarsos, I $.08 \pm 0$, II $.04 \pm 0$, III $.14 \pm .02$.

Material examinado. **Costa Rica**, provincia San José: Estación Cuerici., 4.6 km E Villa Mills 2 600 m, 24-28-nov-1995, A. Picada Mantilla L-S 389400 499600# 6430 (UNAM). 2♂♂ 3♀♀. Provincia San José, Estación Cuerici, Sendero al Mirador 4.6 km E Villa Mills, 2 640 – 2 700 m, 17-VII-1996, B. Gamboa. Ls 389700-499600 3 7714 (UNAM) 1♀.

***Lattinestus barrerai* n. sp. (Fig. 1B)**

Holotipo macho. Jugum con 5 espinas; pronoto con márgenes anterolaterales ampliamente expandidos y con borde aserrado y con cerdas pequeñas; margen anterior fuertemente cóncavo y con pequeña protuberancia en tercio medio (Fig. 1B); carina prosternal baja con margen ventral semicircular (Fig. 2B). Coloración. Cabeza. Artejos antenales I-IV, pronoto, carina prosternal, propleura, mesopleura, metapleura, escutelo, hemélitros y abdomen de color pardo oscuro; artejos rostrales y 3 pares de patas pardo claro; artejo antenal V blanquecino. Estructura. Cabeza. Levemente inclinada y más ancha que larga; tylus liso excepto tercio medio basal con

rugosidades transversales; tylus rebasando levemente los juga y con 4 puntuaciones setíferas en ápice; jugum con 5 puntuaciones setíferas; rostro alcanzando tercio medio de la mesocoxa. Tórax. Pronoto. Margen anterior fuertemente cóncavo y con protuberancia mesial; dorsalmente convexo y con puntuaciones finas y dispersas en su superficie; márgenes anterolaterales ampliamente expandidos con el borde dentado y con pequeños pelos finos; protuberancias del margen posterior ausentes (Fig. 1B). Propleura, brillante; carina prosternal baja y con margen ventral semicircular (Fig. 2B); mesopleura con evaporatorio plano alcanzando margen anterior y lateral de pleura; metapleura con evaporatorio extendido a través de la pleura con rugosidades en margen posterior; peritremo osteolar alargado y curvado en tercio medio (Fig. 3B). Patas. Fémur anterior ventralmente con espina bifida cercana al tercio medio y una muy pequeña y simple, cercana al ápice de la superficie ventral (Fig. 4B); en la hembra la espina está ausente; tibia anterior plana con 7 espinas en margen dorsal; fémur posterior con margen ventral aserrado, con espina simple cercana al ápice y con espina simple más pequeña cercana al ápice del margen dorsal (Fig. 5B). Escutelo. Más ancho que largo, con puntuación uniforme. Hemélitro con puntuación uniforme; clavus con 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud; margen apical entero (Fig. 1B); membrana hemelital hialina sobrepasando ápice del abdomen. Abdomen. Ventralmente convexo y brillante, con pelos finos dispersos en su superficie.

Genitalia del macho. Parámetros alargados, prolongados apicalmente y con pliegue visible; puntuaciones setíferas en borde dorsal (Fig. 6B).

Medidas del macho. Longitud del cuerpo $3.1 \pm .1$; longitud de la cabeza $.49 \pm .05$; anchura a través de los ojos $.75 \pm .1$; distancia interocular $.54 \pm .05$; segmentos antenales I $.25 \pm 0$, II $.10 \pm 0$, III $.35 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$, V $.40 \pm 0$; segmentos rostrales I $.29 \pm .05$, II $.35 \pm 0$, III $.39 \pm .05$, IV $.30 \pm 0$; longitud del pronoto $1.2 \pm .2$; anchura a través del margen anterior $.95 \pm 0$; anchura a través de los ángulos humerales $2.2 \pm .1$; escutelo, longitud $.69 \pm .05$, anchura $.83 \pm .1$; longitud del fémur anterior $.73 \pm .1$; tibia anterior $.84 \pm .1$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.19 \pm .05$; longitud del fémur posterior $1.1 \pm .1$; tibia posterior 1.2 ± 0 ; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.20 \pm 0$.

Medidas de la hembra. Longitud del cuerpo 3.1 ± 0 ; longitud de la cabeza $.53 \pm .05$; anchura a través de los ojos $.76 \pm .05$; distancia interocular $.55 \pm 0$; segmentos antenales I $.25 \pm 0$, II $.10 \pm 0$, III $.36 \pm .05$, IV $.30 \pm 0$, V $.41 \pm .05$; segmentos rostrales I $.31 \pm .05$, II $.35 \pm 0$, III $.41 \pm .05$, V $.30 \pm 0$; longitud del pronoto $1.1 \pm .1$; anchura a través del margen anterior $.89 \pm .05$; anchura a través de los ángulos humerales $2.2 \pm .1$; escutelo, longitud $.74 \pm .1$, anchura $1.0 \pm .1$; longitud del fémur anterior $.74 \pm .01$;

tibia anterior $.82 \pm .03$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.20 \pm 0$; longitud del fémur posterior $1.0 \pm .1$; tibia posterior 1.2 ± 0 ; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.20 \pm 0$.

Resumen taxonómico

Holotipo macho. **Guatemala**, Jalapa: 4 km E Mataquescuintla, 14.52943- 90.14775 \pm 105-2 620 m, 2/junio/2009 LLAMA # Wm 8-07-1-06 cloud forest ex sifted leaf litter (UNAM). *Paratipos.* **Guatemala** 5 ♂♂ 7 ♀♀. Jalapa: 4 km E Mataquescuintla, 14.52 943-90.14775 \pm 105-2 620 m, 2/junio/ 2009 LLAMA # Wm 8-07-1-06 cloud forest ex sifted leaf litter (UNAM, USNM, BMNH). *Distribución.* Guatemala.

Etimología. Especie nombrada en honor de Ernesto Barrera Vargas, como un reconocimiento a su trabajo en hemipteros.

Comentarios taxonómicos. El pronoto fuertemente convexo y el margen anterolateral ampliamente expandido y con el borde aserrado, la tibia anterior con 7 espinas en el margen externo, la carina prosternal baja y con el borde ventral semicircular y la ausencia de callos pronotales, la separan de *L. egeri*, donde la carina prosternal es baja pero con el borde ventral recto y los callos pronotales evidentes.

Lattinestus branstetteri n. sp. (Fig. 1C)

Holotipo macho. Cuerpo oval; juga con 5 espinas; pronoto con márgenes laterales levemente expandidos y borde dentado; dorso fuertemente convexo, con puntuaciones finas en tercio medio longitudinal y con puntuaciones dispersas en áreas laterales; callos pronotales levemente marcados; márgenes posterolaterales sinuados (Fig. 1C); carina prosternal elevada con margen ventral semicircular (Fig. 2C). Coloración. Cabeza. Artejos antenales I-IV, pronoto, carina prosternal, escutelo y hemélitros de color pardo oscuro; propleura, mesopleura, metapleura, abdomen y 3 pares de patas pardo claro; artejos rostrales amarillos; artejo antenal V blanquecino. Estructura. Cabeza. Más ancha que larga, ligeramente convexa y con tercio medio posterior uniformemente punteado; tylus con tercio medio apical sin puntuaciones y tercio medio posterior con rugosidades transversales; ocelos ausentes; antenas con 5 segmentos, el II muy pequeño, el I más pequeño que el III y IV y el V el más grande; rostro alcanzando la base del metasterno. Tórax: pronoto. Convexo, expandido y con márgenes laterales dentados; borde anterior cóncavo; ángulos frontales alcanzando parte media de los ojos; dorsalmente con puntuaciones finas en tercio medio longitudinal y las áreas laterales con puntuaciones dispersas; márgenes posterolaterales basales sinuados, con ángulos ligeramente proyectados; callos pronotales levemente realzados; impresión transversal ausente (Fig. 1C); margen posterior convexo. Propleura brillante; carina prosternal elevada con margen ventral

semicircular (Fig. 3C); mesopleura con evaporatorio plano alcanzando margen anterior y lateral de pleura; metapleura con evaporatorio extendido a través de la pleura y con pequeñas rugosidades en margen posterior; peritremo osteolar alargado y levemente curvado en parte media (Fig. 3C). Patas. Fémur anterior ventralmente con espina bífida en parte media (Fig. 4C), en la hembra están ausentes; tibia anterior aplanada con 6 espinas en margen externo (Fig. 4C); fémur posterior con margen ventral aserrado, provisto de espina simple cercana al ápice y espina más pequeña en ápice del margen dorsal (Fig. 5C). Escutelo. Más ancho que largo, con ápice agudo; disco con puntuación uniforme. Hemélitro con margen basal dentado, y con puntuaciones en toda su superficie; clavus con 2 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud; margen apical entero (Fig. 1C); membrana hemelital hialina apicalmente estrecha y sobrepasando el ápice del abdomen. Abdomen ventralmente convexo, brillante y desprovisto de pelos finos en su margen lateral.

Genitalia del macho. Parámetros alargados, apicalmente angostos, con el ápice truncado y con puntuaciones setíferas en margen dorsal (Fig. 6C).

Medidas del macho. Longitud del cuerpo $2.4 \pm .2$; longitud de la cabeza $.47 \pm .07$; anchura a través de los ojos $.67 \pm .02$; distancia interocular $.45 \pm .0$; segmentos antenales I $.18 \pm .05$, II $.10 \pm 0$, III $.33 \pm .01$, IV $.30 \pm 0$, V $.40 \pm 0$; segmento rostrales I $.26 \pm .03$, II $.28 \pm .0$, III $.37 \pm .07$, IV $.30 \pm 0$; longitud del pronoto $1.2 \pm .06$; anchura a través del margen anterior $.87 \pm .02$; anchura a través de los ángulos humerales $1.9 \pm .1$; escutelo, longitud $.75 \pm 0$; anchura 1.0 ± 0 ; longitud del fémur anterior $.63 \pm .03$; tibia anterior $.75 \pm 0$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$. Longitud del fémur posterior $1.1 \pm .1$; tibia posterior $.98 \pm .08$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Medidas de la hembra. Longitud del cuerpo 2.4 ± 0 ; longitud de la cabeza $.40 \pm 0$; anchura a través de los ojos $.65 \pm 0$; distancia interocular $.45 \pm 0$; segmentos antenales I $.20 \pm 0$, II $.10 \pm 0$, III $.30 \pm 0$, IV $.28 \pm .03$, V $.38 \pm .03$; segmentos rostrales I $.30 \pm 0$, II $.28 \pm .03$, III $.36 \pm .03$, IV $.31 \pm .03$; longitud del pronoto 1.1 ± 0 ; anchura a través del margen anterior $.88 \pm .03$; anchura a través de los ángulos humerales $1.8 \pm .1$; escutelo, longitud $.75 \pm 0$, anchura 1.0 ± 0 ; longitud del fémur anterior $.61 \pm .03$, tibia anterior $.68 \pm .03$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$; longitud del fémur posterior $.97 \pm .02$; tibia $.98 \pm .08$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Resumen taxonómico

Holotipo macho. **México:** Oaxaca. 27. 4 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009 de 55 a 2 280 m, 17.59635 N, 96.47449 O, M.G. Branstetter #1371 (UNAM). *Paratipos:* 11 ♂♂ 37 ♀♀. Oaxaca. 27.4 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009 de 55 a 2 280 m, 17.59635 N, 96.47449 O, M.G.

Branstetter # 1371, (UNAM, USNM, AMNH, BMNH). 2 ♂♂ 4 ♀♀ Oaxaca. 27 km SO Valle Nacional, 11-VIII-2009, de 20 a 2 290 m, 17.59582 N, 96.47572 O, M.G. Branstetter 1366, (UNAM) 1 ♂ 1 ♀. Oaxaca. 26 km SO Valle Nacional, 11-VIII-2009, de 20 a 2 160m, 17.58667 N, 96.44948 O, M.G. Branstetter # 1367 (UNAM) 1 ♀. Oaxaca. 31 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009, de 20 a 2 840 m, 17. 58569 N, 96. 51192 O, M.G. Branstetter # 1369 (UNAM) 4 ♂♂ 3 ♀♀. Oaxaca. 29. 4 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009, de 53 a 2 460 m, 17. 58775 N, 96.49150 O, M.G. Branstetter # 1370 (UNAM) 2 ♂♂ 3 ♀♀. Oaxaca. 20. 5 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009. De 20 a 1 770 m, 17.60560 N, 96.38398 O, M.G. Branstetter #1372 (UNAM).

Distribución. México.

Etimología. Especie dedicada a Michael Branstetter como reconocimiento al trabajo de recolección de gran parte del material aquí utilizado.

Comentarios taxonómicos. Pronoto con los márgenes anterolaterales levemente expandidos y con el borde dentado, carina prosternal elevada y con el borde ventral semicircular, clavus con 2 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud y la tibia anterior con 6 espinas robustas en su margen dorsal lo acercan a *L. cervantesi* y *L. egeri*.

Lattinestus cervantesi n. sp. (Fig. 1D)

Holotipo macho. Cuerpo oval; juga con 5 espinas, tercio medio basal de cabeza convexo y densamente punteado; carina prosternal elevada con margen ventral circular (Fig. 2D); tibia anterior con leve angulación en parte basal del margen ventral (Fig. 4D). Coloración, tercio media basal de la cabeza, pronoto y escutelo pardo oscuro; artemos antenales I - IV, carina prosternal, propleura, mesopleura, metapleura, tercio medio longitudinal de los hemélitros y 3 pares de patas pardo claro; artemos rostrales amarillos; artemo antenal V blanquecino; margen expandido del pronoto, parte media basal del clavus y área lateral de los hemélitros de color castaño. Estructura. Cabeza. Convexa y densamente punteada en tercio medio posterior; tylus liso y con rugosidades transversales; juga punteada en tercio medio basal; rostro alcanzando base del metasterno. Tórax. Pronoto, margen anterior fuertemente cóncavo; dorso convexo con tercio basal plano y puntuación dispersa en superficie; márgenes anterolaterales levemente expandidos y con borde dentado; márgenes posterolaterales basalmente sinuados (Fig. 1D); propleura brillante y lisa; carina prosternal elevada, con margen ventral circular (Fig. 2D); mesopleura con evaporatorio provisto de pliegue elevado en parte media y proveniente del evaporatorio metapleural; metapleura con evaporatorio extendido a través de pleura y con rugosidades transversales;

peritremo osteolar alargado y levemente curvado en tercio medio (Fig. 3D). Patas. Fémur anterior con espina bífida en parte media (Fig. 4D); tibia anterior aplanada, con 6 espinas en margen dorsal y con angulación levemente marcada en tercio medio basal del margen ventral (Fig. 4D), fémur posterior con superficie ventral aserrada provista de espina simple cercana al ápice y de espina simple muy pequeña en ápice del margen dorsal (Fig. 5D). Escutelo. Más ancho que largo y con puntuación uniforme. Hemélitro con puntuaciones en toda su superficie; clavus con 2 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud; margen apical entero (Fig. 1D); membrana hemelital hialina sobrepasando ápice del abdomen. Abdomen. Ventralmente convexo, brillante y con serie de pelos finos dispersos en su superficie.

Genitalia del macho. Parámetros alargados, con el ápice redondeado y con puntuaciones setíferas en el borde dorsal del tercio medio (Fig. 6D).

Medidas del macho. Longitud del cuerpo $2.7 \pm .2$; longitud de la cabeza $.45 \pm .1$; anchura a través de los ojos $.80 \pm .05$; distancia interocular $.50 \pm 0$; segmentos antenales I $.20 \pm .05$, II $.10 \pm 0$, III $.32 \pm .02$, IV $.30 \pm 0$, V $.45 \pm 0$; segmentos rostrales I $.30 \pm 0$, II $.37 \pm .02$, III $.45 \pm 0$, IV $.27 \pm .02$; longitud del pronoto $1.3 \pm .1$; anchura a través del margen anterior $.95 \pm 0$; anchura a través de los ángulos humerales 2.10 ± 0 ; escutelo, longitud $.80 \pm 0$; anchura $1.0 \pm .02$; longitud del fémur anterior $.67 \pm .02$; tibia anterior $.75 \pm 0$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$; longitud del fémur posterior $1.2 \pm .02$; tibia posterior $1.0 \pm .1$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Medidas de la hembra. Longitud del cuerpo 2.7 ± 0 ; longitud de la cabeza $.50 \pm 0$, anchura a través de los ojos $.75 \pm 0$; distancia interocular $.50 \pm 0$; segmentos antenales I $.20 \pm 0$, II $.10 \pm 0$, III $.35 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$, V $.45 \pm 0$; segmentos rostrales I $.30 \pm 0$, II $.35 \pm 0$, III $.45 \pm 0$, IV $.25 \pm 0$; longitud del pronoto 1.1 ± 0 ; anchura a través del margen anterior $.90 \pm 0$; anchura a través de los ángulos humerales 1.90 ± 0 ; escutelo, longitud $.65 \pm 0$; anchura 1.0 ± 0 ; longitud del fémur anterior $.65 \pm 0$; tibia anterior $.75 \pm 0$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$; longitud del fémur posterior 1.0 ± 0 ; tibia posterior $.95 \pm 0$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Resumen taxonómico

Holotipo macho. **México:** Oaxaca 31 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009, de 20 a 2 840 m, 17.58569 N, 96.51192 O, M.G. Branstetter # 1369 (UNAM) *Paratipos.* 1 ♂ Oaxaca 20.5 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009, de 20 a 1 770 m, 17.60560 N, 96.38398 O, M.G. Branstetter # 1372 (UNAM) 1 ♀ Oaxaca 27.4 km SO Valle Nacional, 12-VIII-2009 de 55 a 2 280 m. 17.59635 N, 96.47449 O, M.G. Branstetter # 1371 (UNAM).

Distribución. México.

Etimología. Especie dedicada a Luis Cervantes Peredo, por su apoyo continuo en el trabajo científico.

Comentarios taxonómicos. Se separa de las otras especies por presentar margen posterolateral del pronoto sinuado; la carina prosternal alta y con borde ventral circular, y tibia anterior con 6 espinas en margen dorsal y angulación levemente marcada en parte media basal.

***Lattinestus egeri* n. sp. (Fig. 1E)**

Holotipo macho. Cuerpo oval; tylus rebasando los juga; juga con 5 espinas; pronoto y hemélitros con márgenes anterolaterales expandidos y con borde dentado; dorso convexo con puntuación fina en toda su superficie; carina prosternal baja y con borde ventral recto (Fig. 2E). Coloración. Cabeza, artejos antenales I-IV, pronoto, carina prosternal, escutelo, abdomen y hemélitros pardo oscuro; tercio medio anterior de la cabeza, márgenes expandidos del pronoto, hemélitros y 3 pares de patas pardo claro; artojo antenal V y artejos rostrales amarillo pálido. Estructura. Cabeza: más ancha que larga y el tercio medio posterior con puntuaciones; tylus rebasando los juga y con tercio medio posterior con rugosidades transversales; juga con 5 espinas y tercio medio anterior sin puntuaciones; ocelos ausentes; antenas con 5 artejos, el II muy pequeño; el I más pequeño que el III y V; artojo IV del mismo tamaño que el I; rostro alcanzando la base del metasterno. Tórax. Pronoto. Bien desarrollado con margen anterior fuertemente cóncavo; dorsalmente convexo con puntuación finas en toda su superficie, márgenes anterolaterales levemente expandidos desde su base, con borde dentado; protuberancias del margen posterior evidentes (Fig. 1E); propleura brillante con depresión bien definida; carina prosternal baja y con el margen ventral recto (Fig. 2E); mesopleura con evaporatorio plano alcanzando el margen anterior y lateral de la pleura; metapleura con evaporatorio extendido a través de pleura y con margen posterior dentado; peritremos osteolares alargados y curvados en parte media (Fig. 3E). Patas. Fémur anterior ventralmente con espina bifida en parte media basal; (Fig. 4E); tibia anterior aplanada con 6 espinas robustas en margen dorsal (Fig. 4E); margen dorsal del fémur posterior liso y con espina simple cercana al ápice y margen ventral aserrado con espina simple cercana al ápice (Fig. 5E). Escutelo. Más ancho que largo; ápice agudo; disco con puntuación uniforme. Hemélitro con margen apical recto y entero y con puntuación uniformemente esparcida en su superficie; clavus con 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud (Fig. 1E); membrana hemelital hialina reducida y sobrepasando ápice del abdomen. Abdomen, ventralmente convexo con serie de pelos finos en margen lateral de los esternitos V a VII.

Genitalia del macho. Parámetros alargados, prolongados apicalmente y con 3 puntuaciones setígeras cortas en el

margen interno y serie de más de 3 en el borde externo y cercanas al ápice (Fig. 6E).

Medidas del macho. Longitud del cuerpo 3.1 ± 0.1 , longitud de la cabeza $0.55 \pm .01$; anchura a través de los ojos $.80 \pm 0$; distancia interocular $.54 \pm .01$; segmentos antenales I $.30 \pm 0$, II $.10 \pm 0$, III $.40 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$, V $.40 \pm 0$, segmentos rostrales, I $.30 \pm 0$, II $.35 \pm 0$, III $.45 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$; longitud del pronoto $1.3 \pm .1$; anchura a través del margen anterior 1.0 ± 0 ; anchura a través de los ángulos humerales $2.4 \pm .1$; escutelo. Longitud $.97 \pm .03$; anchura $1.1 \pm .06$; Longitud del fémur anterior $.83 \pm .06$; tibia anterior $.86 \pm .04$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$. Longitud del fémur posterior $1.1 \pm .08$ tibia posterior $1.2 \pm .04$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Medidas de la hembra. Longitud del cuerpo $3.1 \pm .1$; longitud de la cabeza $.60 \pm .05$; anchura a través de los ojos $.80 \pm 0$; distancia interocular $.55 \pm 0$; segmentos antenales, I $.30 \pm 0$, II $.10 \pm 0$ III $.40 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$, V $.40 \pm 0$; segmentos rostrales, I $.30 \pm 0$, II $.35 \pm 0$, III $.45 \pm 0$, IV $.30 \pm 0$; longitud del pronoto $1.2 \pm .1$; anchura a través del margen anterior 1.0 ± 0 ; anchura a través de los ángulos humerales $2.3 \pm .08$; escutelo, longitud $.94 \pm .01$; anchura 1.1 ± 0 ; longitud del fémur anterior $.80 \pm 0$; tibia anterior $.87 \pm .03$; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$; longitud fémur posterior 1.0 ± 0 , tibia posterior 1.2 ± 0 ; tarsos I $.10 \pm 0$, II $.05 \pm 0$, III $.15 \pm 0$.

Resumen taxonómico

Holotipo macho. Guatemala: El Progreso, Cerro el Pinalón; 15.08407° N, 89.94548° O, 200-2 560 m. 30-IV-2009 LLAMA # Wa-B- 01-1, all, cloud forest, ex. sifted leaf litter (UNAM). Paratipo 15♂♂, 41♀♀. El Progreso, Cerro el Pinalón; 15.08407° N, 89.94548° O, 200-2 560 m. 30-IV-2009, LLAMA # Wa-B-01-1-all, cloud forest, ex. sifted leaf litter (UNAM, USNM, AMNH, BMNH).

Distribución. Guatemala.

Etimología. Especie dedicada a Joe Eger, por facilitarnos parte del material utilizado para este estudio.

Comentarios taxonómicos. La carina prosternal baja con el borde ventral recto, los callos pronotales evidentes, y el clavus con 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud, son características que lo separan de *L. barrerai* en donde la carina prosternal es baja pero con el borde ventral semicircular así como la ausencia de los callos pronotales.

Discusión

Las especies de *Lattinestus* Eger se reconocen con relativa facilidad. En *L. coleopterus* Eger, la membrana hemelital no es visible, carácter que la separa de las especies restantes; *L. barrerai* n. sp. y *L. amplius* Eger son parecidas en los márgenes anterolaterales del pronoto y en el

abdomen, pero se separan por la carina prosternal, la cual en *L. barrerae* es baja con el margen ventral semicircular y en *L. amplus* es elevada en el tercio medio y con depresión en la parte posterior. *L. branstetteri* n. sp. y *L. cervantesi* n. sp. son cercanas en las estructuras externas pero se separan por el tamaño de la membrana hemelital que en *L. branstetteri* es más reducida y el clavus presenta 2 hileras

de puntuaciones a través de toda su longitud, mientras que en *L. cervantesi*, el clavus tiene 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud y por la angulación que se observa en el tercio basal del margen ventral de la tibia anterior. *L. egeri* n. sp. se separa de *L. andersoni* Eger por la membrana hemelital que es más amplia y por la carina prosternal, que es baja con el margen ventral recto.

Clave para las especies de *Lattinestus* Eger.

1. Cuerpo de lados paralelos en la mitad anterior del abdomen y en la mitad posterior del pronoto; comisura claval casi alcanzando el margen posterior del abdomen; membrana hemelital no visible.....*L. coleopterus* Eger
- 1' Cuerpo oval; comisura claval alcanzando la mitad o menos de la distancia entre el ápice del escutelo y el margen posterior del hemélitro; membrana hemelital evidente pero reducida en gran medida.....2
2. Pronoto lateralmente algo redondeado; ángulos posterolaterales proyectados; hemélitro levemente aplanado; proyección lateral del margen abdominal con distancia menor a la longitud del primer segmento antenal.....*L. andersoni* Eger
- 2' Pronoto lateralmente fuertemente redondeado; ángulos posterolaterales no proyectados; hemélitros fuertemente aplanados; proyección lateral del margen abdominal con distancia igual o superior a la longitud del primer segmento antenal.....3
3. Carina prosternal elevada en tercio medio y con depresión en parte posterior; fémur anterior sin espina bifida en el tercio medio ventral (Fig. A); clavus con 3 hileras de puntuaciones a través de toda su longitud.....*L. amplus* Eger
- 3' Carina prosternal baja con el margen ventral recto (Fig. 2E); fémur anterior ventralmente con espina bifida cercana al tercio medio; clavus con tres hileras de puntuaciones a través de toda su longitud.....4
4. Tylus con el tercio medio apical sin puntuaciones y el tercio medio posterior con rugosidades transversales; fémur posterior con el margen ventral aserrado, con espina simple cercana al ápice y con espina pequeña en el ápice del margen dorsal (Fig. 5D).....*L. egeri* n. sp.
- 4' Tylus con el tercio medio apical sin puntuaciones y sin rugosidades transversales; fémur posterior con el margen ventral aserrado, con espina simple muy aguda cercana al ápice y con una simple y muy pequeña en margen dorsal.....5
5. Pronoto con los márgenes anterolaterales ampliamente expandidos y con el borde aserrado; tibia anterior con 7 espinas en su margen dorsal callos pronotales ausentes (Fig. 1B).....*L. barrerae* n. sp.
- 5' Pronoto con los márgenes anterolaterales levemente expandidos y con el borde dentado; tibia anterior con 6 espinas en su margen dorsal callos pronotales levemente marcados.....6
6. Fémur anterior ventralmente con espina bifida en la parte media basal; tibia anterior con angulación levemente marcada en la parte basal del margen ventral (Fig. 4D); clavus con 3 hileras de puntuaciones.....*L. cervantesi* n. sp.
- 6' Fémur anterior ventralmente con espina bifida en la parte media basal, tibia anterior sin angulación en la parte basal del margen ventral; clavus con 2 hileras de puntuaciones (Fig. 1C).....*L. branstetteri* n. sp.

Agradecimientos

A John Longino (The Evergreen State College, Washington), Jorge de León Cortes (Chiapas, México), Robert Anderson (Ottawa, Ontario), Michael Branstetter (Davis, California, EUA) y Joe Eger (Tampa, Florida), por las facilidades brindadas para estudiar el material recolectado en el proyecto Leaf Litter Arthropods of Mesoamerica (LLAMA) y a Sergio A. Chavero Cruz, por las ilustraciones en vista dorsal.

Literatura citada

- Eger, J. E. 2008 A new genus and three new species of burrowing bugs (Hemiptera: Heteroptera: Cydnidae: Amnestinae) Proceedings of the Entomological Society of Washington 110:940-947.
- Froeschner, R. C. 1960. Cydnidae of the western hemisphere. Proceedings of the United States National Museum 11:337-680.

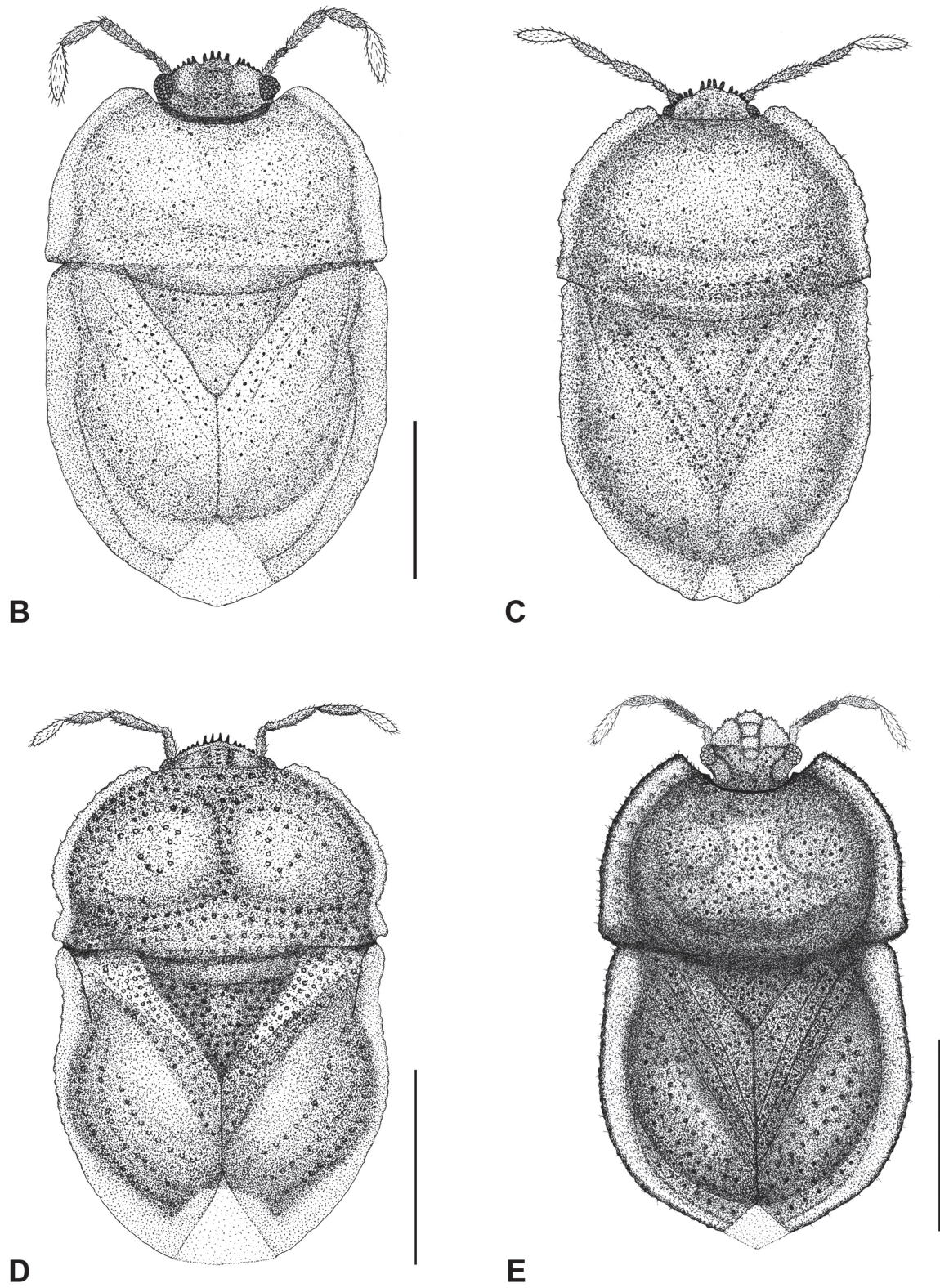


Figura 1. Vista dorsal de los adultos de *Lattinestus*. A, *L. amplius*; B, *L. barrerai*; C, *L. branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.

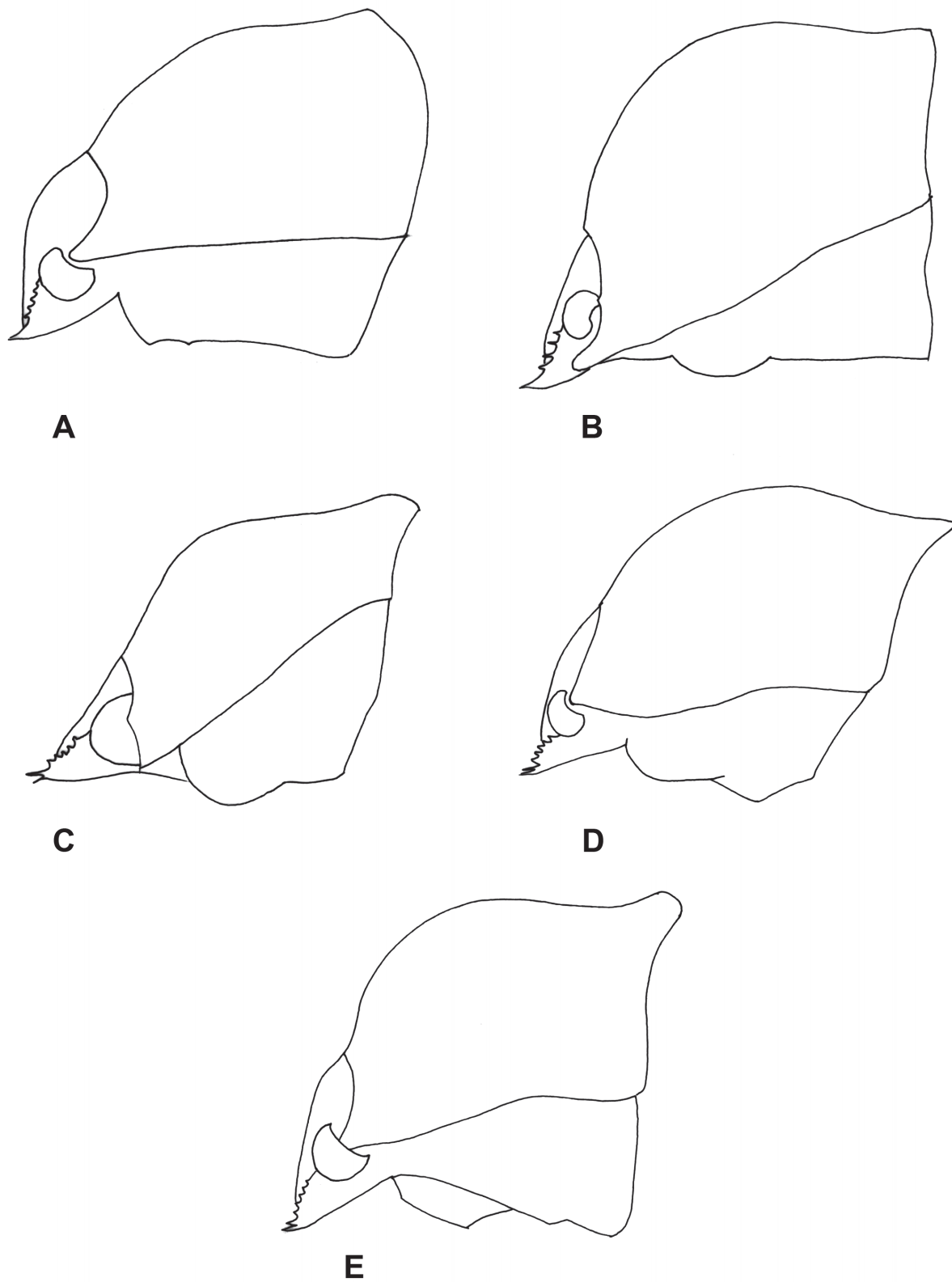


Figura 2. Vista lateral de la cabeza en *Lattinestus*, mostrando la carina prosternal. A, *L. amplus*; B, *L. Barrera*; C, *L. branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.

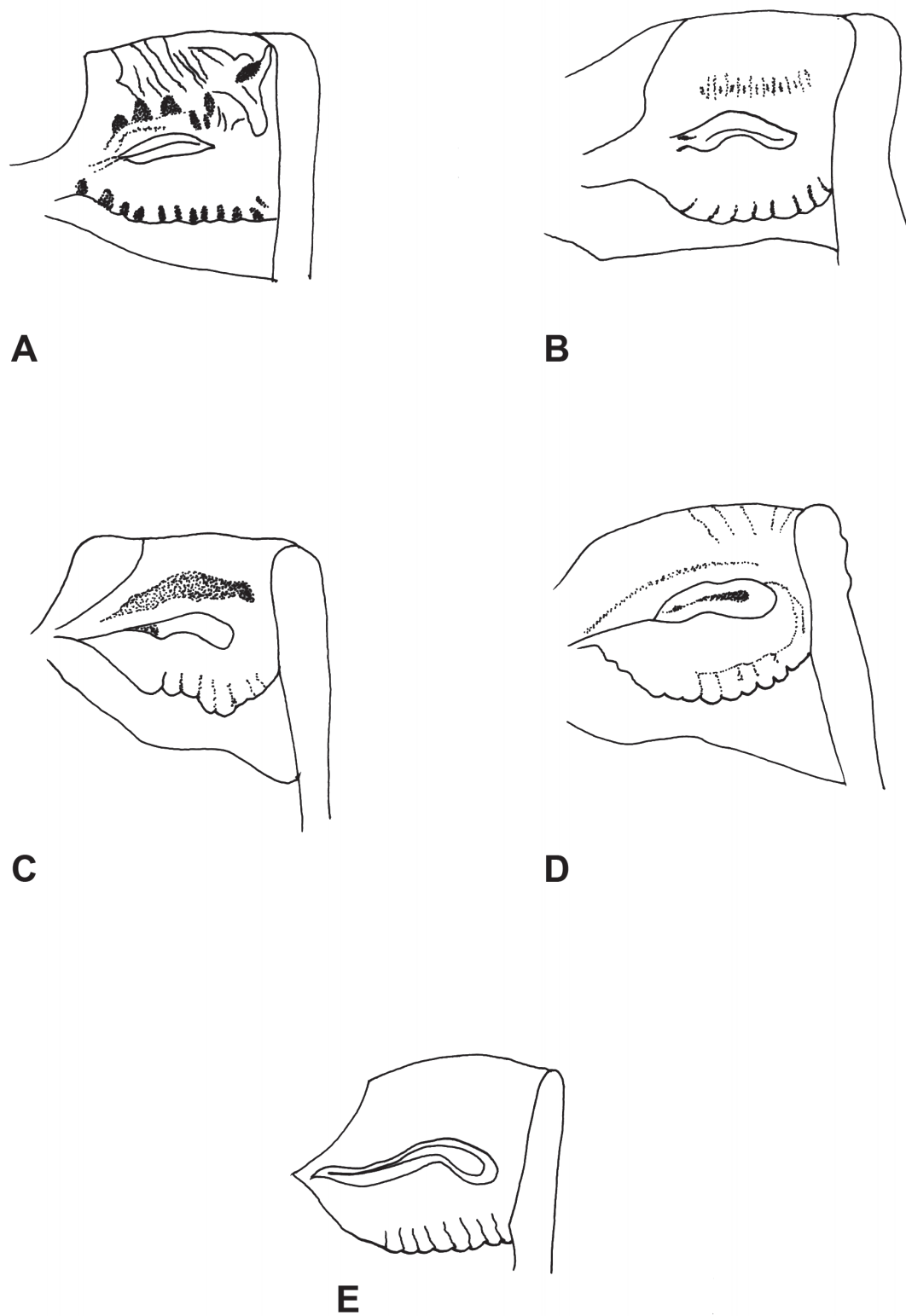


Figura 3. Glándula senescente metatorácica de las especies de *Lattinestus*. A, *L. amplus*; B, *L. barrerai*; C, *L. branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.

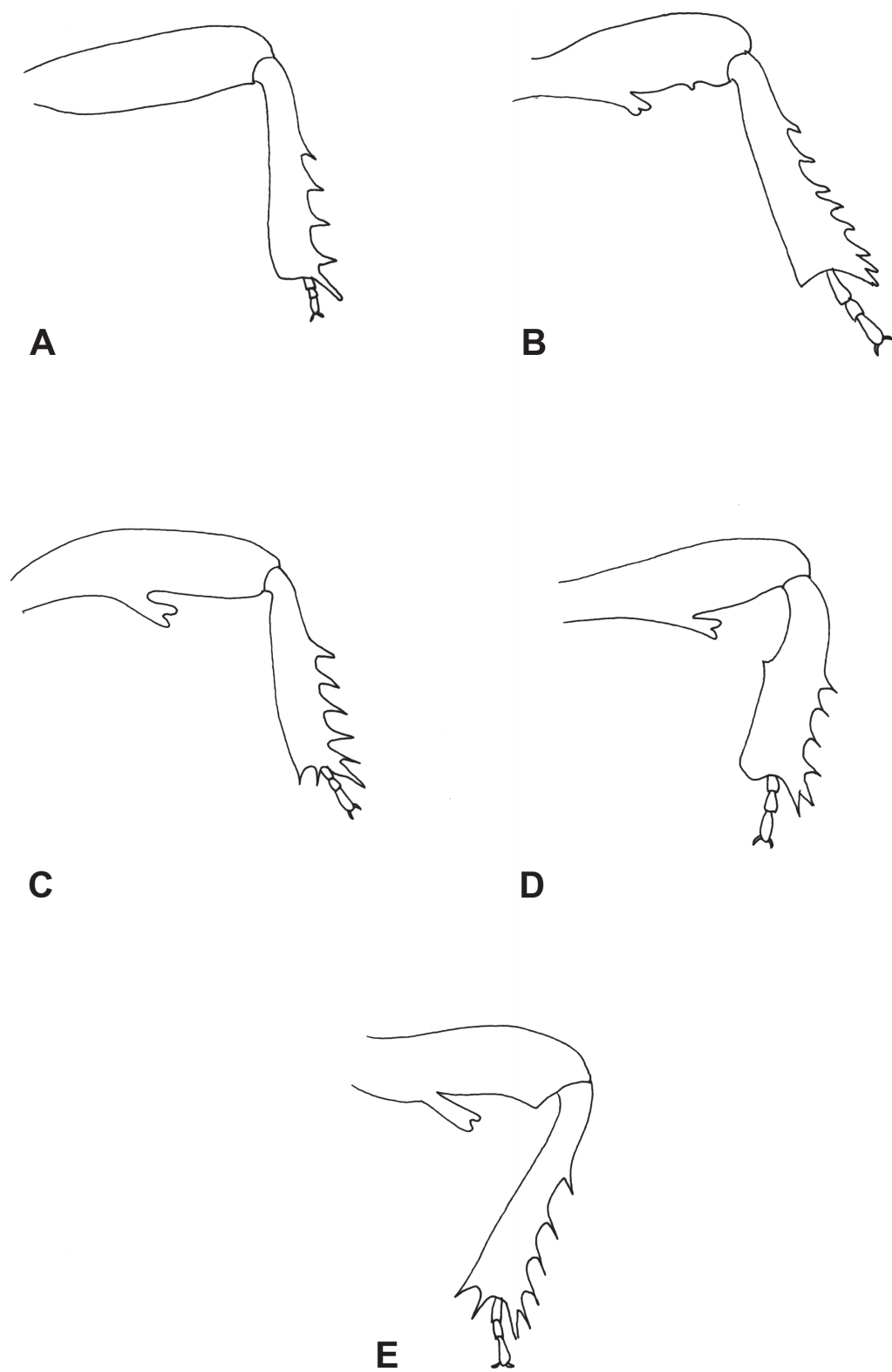


Figura 4. Tibia anterior del macho de las especies de *Lattinestus*. A, *L. amplus*; B, *L. barrerai*; C, *L. Branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.

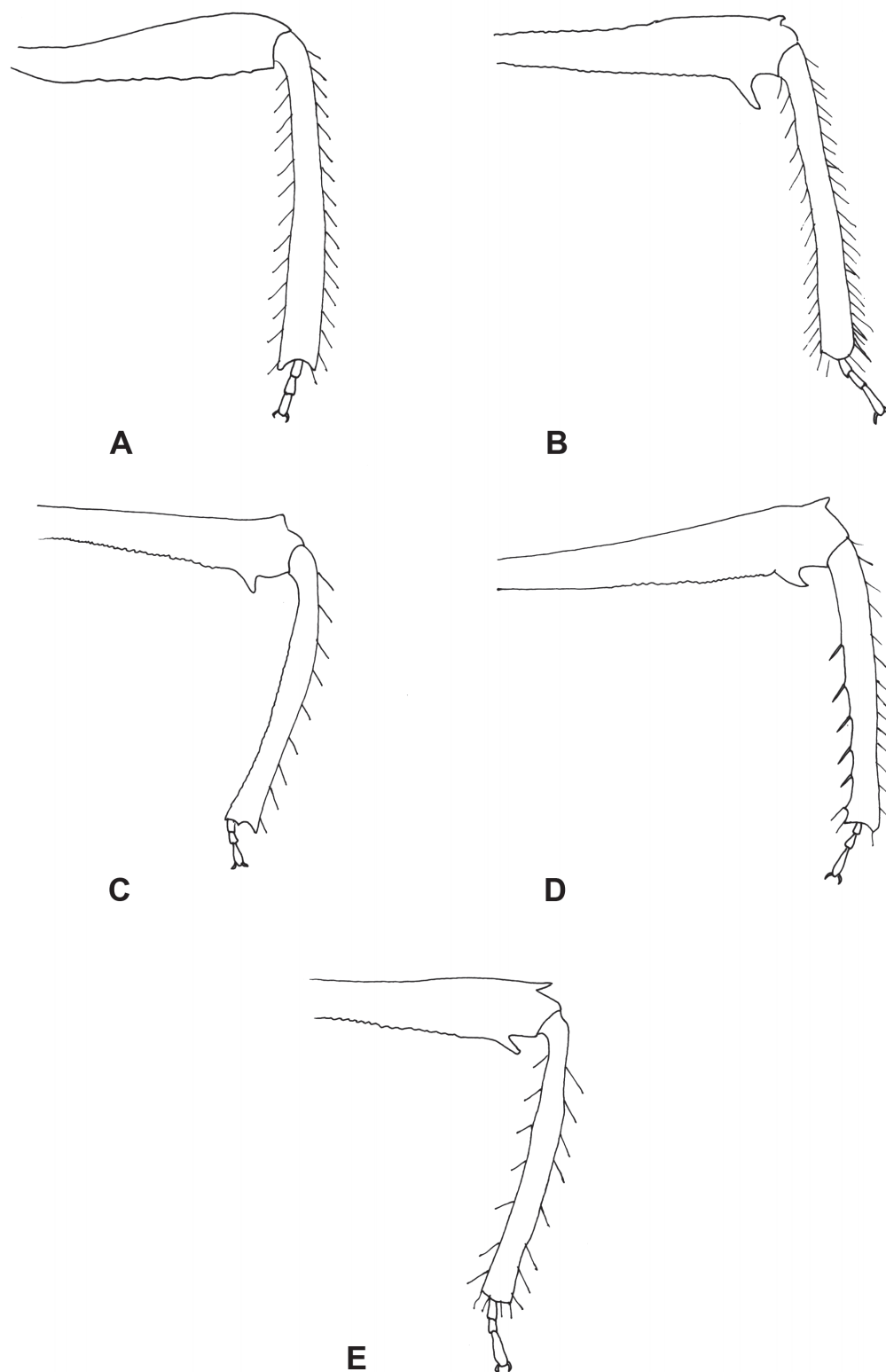


Figura 5. Fémur posterior del macho de las especies de *Lattinestus*. A, *L. amplus*; B, *L. barrerai*; C, *L. branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.

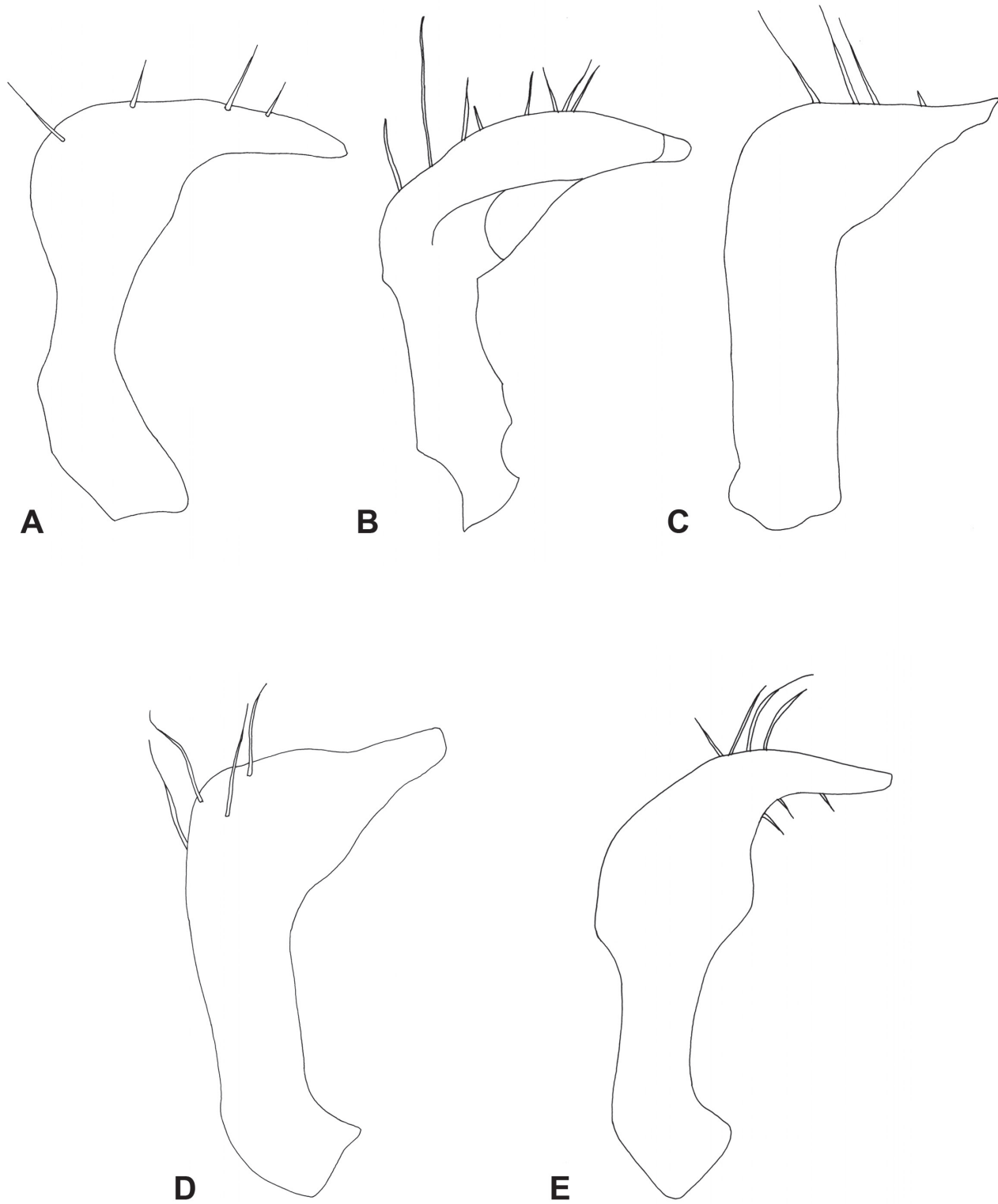


Figura 6. Vista lateral de los parámetros de *Lattinestus*. A, *L. amplus*; B, *L. barrerai*; C, *L. branstetteri*; D, *L. cervantesi*; E, *L. egeri*.



Especies mexicanas de Curculionidae (Insecta: Coleoptera) asociadas con agaves (Asparagaceae: Agavoideae)

Mexican species of Curculionidae (Insecta: Coleoptera) associated to agaves (Asparagaceae: Agavoideae)

Alberto Romo y Juan J. Morrone✉

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

✉ juanmorrone2001@yahoo.com.mx

Resumen. Se estudiaron las especies de picudos o gorgojos (Coleoptera: Curculionidae) asociadas con agaves (Asparagaceae: Agavoideae) en México. Se registraron 5 especies asociadas con especies de *Agave*, *Furcraea*, *Hesperoyucca*, *Polianthes* y *Yucca*; de éstas, 4 pertenecen a la subfamilia Dryophthorinae (*Scyphophorus acupunctatus*, *S. yuccae*, *Rhinostomus frontalis* y *Cactophagus spinolae*) y 1 a la Baridinae (*Peltophorus polymitus*). Se presentan diagnósticos, ilustraciones y una clave para la identificación de las 5 especies de curculiónidos asociados con agaves. Se establecen las siguientes sinonimias: *Sphenophorus validus* LeConte, 1858 = *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal, 1838); y *Zygops polymitus seminiveus* LeConte, 1884, *Z. p. leopardinus* Desbrochers, 1891 y *Z. p. suffusus* Casey, 1892 = *Peltophorus polymitus* Boheman, 1845.

Palabras clave: *Agave*, Curculionidae, Dryophthorinae, Rhynchophorini, Baridinae, Conoderini.

Abstract. Weevils (Coleoptera: Curculionidae) associated with agaves (Asparagaceae: Agavoideae) from Mexico are analyzed. Five species were recorded associated with species of *Agave*, *Furcraea*, *Hesperoyucca*, *Polianthes*, and *Yucca*. Four of these species belong to the subfamily Dryophthorinae (*Scyphophorus acupunctatus*, *S. yuccae*, *Rhinostomus frontalis*, and *Cactophagus spinolae*) and 1 belongs to the subfamily Baridinae (*Peltophorus polymitus*). Diagnoses, illustrations and a key are presented for identifying the 5 species of weevils found on agaves. The following synonymies are established: *Sphenophorus validus* LeConte, 1858 = *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal, 1838); and *Zygops polymitus seminiveus* LeConte, 1884, *Z. p. leopardinus* Desbrochers, 1891, and *Z. p. suffusus* Casey, 1892 = *Peltophorus polymitus* Boheman, 1845.

Key words. *Agave*, Curculionidae, Dryophthorinae, Rhynchophorini, Baridinae, Conoderini.

Introducción

La subfamilia Agavoideae (Asparagaceae) —conocida hasta hace unos años como Agavaceae— incluye plantas con o sin tallos aparentes, con hojas en roseta, suculentas, coriáceas o herbáceas, flores bisexuales y semillas de color negro (Gentry, 1982). Existen en casi todos los ambientes, incluyendo áreas tropicales y templadas (Rzedowski, 1981), Forman parte importante de los ecosistemas áridos y semiáridos de México, donde se presenta un alto grado de endemismo. Dentro de ellas, destacan los agaves (*Agave*), endémicos de América, cuya distribución abarca desde la región meridional de los Estados Unidos de América llegando hasta América Central. De un total de 131 especies, 120 (91.6%) se distribuyen en México y el 8.4% restante se encuentra en los Estados Unidos

de América, Guatemala, Belice, El Salvador, Nicaragua, Costa Rica, Ecuador y Colombia (Gentry, 1982). Las especies de este género se encuentran especialmente adaptadas a ambientes áridos y con baja precipitación anual (Cronquist, 1991), predominan en más de la mitad del territorio nacional (Rzedowski, 1981) y caracterizando el matorral desértico rosetófilo. La mayoría de las especies de agaves representan un recurso natural importante desde el punto de vista económico, ya que son materia prima para producir fibras textiles como el ixtle y el henequén o bebidas como el aguamiel, pulque, mezcal y tequila. Los picudos, como es el caso de *Scyphophorus acupunctatus* (Aquino-Bolaños et al., 2007, 2010; Servín et al., 2006; Solís et al., 2001), que atacan especies de agaves pueden llegar a causar daños graves a los cultivos, provocando pérdidas económicas cuantiosas

Nuestro objetivo es actualizar el conocimiento de las especies mexicanas de picudos asociadas con agaves.

Recibido: 13 marzo 2012; aceptado: 22 junio 2012

Si bien, existen varias publicaciones donde se registran estas especies, hasta el momento no hay diagnosis ni ilustraciones ni una clave para facilitar su identificación.

Materiales y métodos

Se examinaron ejemplares depositados en las siguientes colecciones: American Museum of Natural History, Nueva York, E.U.A. (AMNH); Colección Entomológica del Centro de Estudios en Zoología, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco (CZUG); Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad

Nacional Autónoma de México, México, D. F. (IBUNAM); Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca, Hidalgo (UAEH); Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. (MZFC); Universidad Autónoma de Baja California, Baja California (UABC). Para este estudio, se consideraron aquellos ejemplares cuyos rótulos indicaban que habían sido coleccionados sobre agaves, además de analizar los registros previos en la literatura.

Cada especie tratada se acompaña de una breve diagnosis, sinonimia, distribución geográfica, plantas huésped, fotografías y mapas de distribución.

Resultados

Clave para la identificación de las Curculionidae asociadas con agaves

1. Longitud total menor a 10 mm; tegumento con escamas blancas; antena con funículo de 7 antenómeros y clava compacta; mandíbulas sin dientes; ojos grandes, dorsalmente contiguos ocupando gran parte de la cabeza; canal prosternal para recibir el rostro en reposo; escutelo trapezoidal; coxas anteriores separadas por canal prosternal; tibias posteriores con diente bien desarrollado.....*Peltophorus polymitus*
- 1'. Longitud total mayor a 10 mm; tegumento sin escamas; antena con funículo de 6 antenómeros y clava truncada; mandíbulas con 2-3 dientes; ojos laterales; sin canal prosternal para recibir el rostro en reposo; escutelo triangular; coxas anteriores subcontiguas; tibias posteriores sin dientes.....2
2. Clava antenal con ápice alargado; pronoto subcircular; mandíbulas exodontas; escutelo pequeño; tarsómero 2 largo; tarsómero 3 fuertemente bilobulado; pigidio ligeramente expuesto.....*Rhinostomus frontalis*
- 2'. Clava antenal con ápice levemente alargado, truncado o cóncavo; pronoto subrectangular o subtriangular; mandíbulas endodontas; escutelo grande; tarsómero 2 corto; tarsómero 3 bilobulado; pigidio claramente expuesto.....3
3. Cuerpo robusto; élitros con franjas rojas-anaranjadas; clava antenal con ápice tomentoso cónico; escroba no extendida hacia superficie ventral; lóbulos dermales en tarsitos ausentes; tarsómero 3 con sedas abundantes en toda la superficie ventral.....*Cactophagus spinolae*
- 3'. Cuerpo pequeño; élitros sin franjas; clava antenal con ápice truncado o cóncavo; escroba ligeramente extendida hacia superficie ventral; lóbulos dermales en tarsitos bien desarrollados; tarsómero 3 con sedas ventrales abundantes en parte apical.....4
4. Clava antenal con ápice cóncavo; antenómero funicular 2 de la misma longitud que el 3; rostro ligeramente corto y grueso; mandíbulas con 2 dientes; pronoto subrectangular, finamente punteado; escutelo pequeño; élitros con intervalos finamente punteados en 1-2 líneas; tarsómero 2 no excavado, con sedas apicales ventrales; pigidio corto.....*Scyphophorus acupunctatus*
- 4'. Clava antenal con ápice truncado ligeramente carenado; antenómero funicular 2 más largo que el 3; rostro ligeramente largo y delgado; mandíbulas con 3 dientes; pronoto subtriangular, profundamente punteado; escutelo grande; élitros con intervalos profundamente punteados en una sola línea; tarsómero 2 excavado, con sedas apicales laterales; pigidio largo.....*Scyphophorus yuccae*

Familia Curculionidae

Subfamilia Dryophthorinae

La subfamilia Dryophthorinae posee 14 géneros y cerca de 1 200 especies, de las cuales 127 especies y 14 géneros se distribuyen en México (Morrone y Cuevas, 2004). Se caracterizan por las antenas con clava truncada en el último antenómero funicular, brillante y desnudo; prementón no visible en vista ventral; uñas tarsales separadas ventral y dorsalmente por lóbulos dermales; edeago con surco o línea lateral; y apodemas edeagales en línea con el cuerpo

edeagal en vista lateral (Thompson, 1992; Morrone, 2000; Morrone y Cuevas, 2004).

Tribu Rhynchophorini

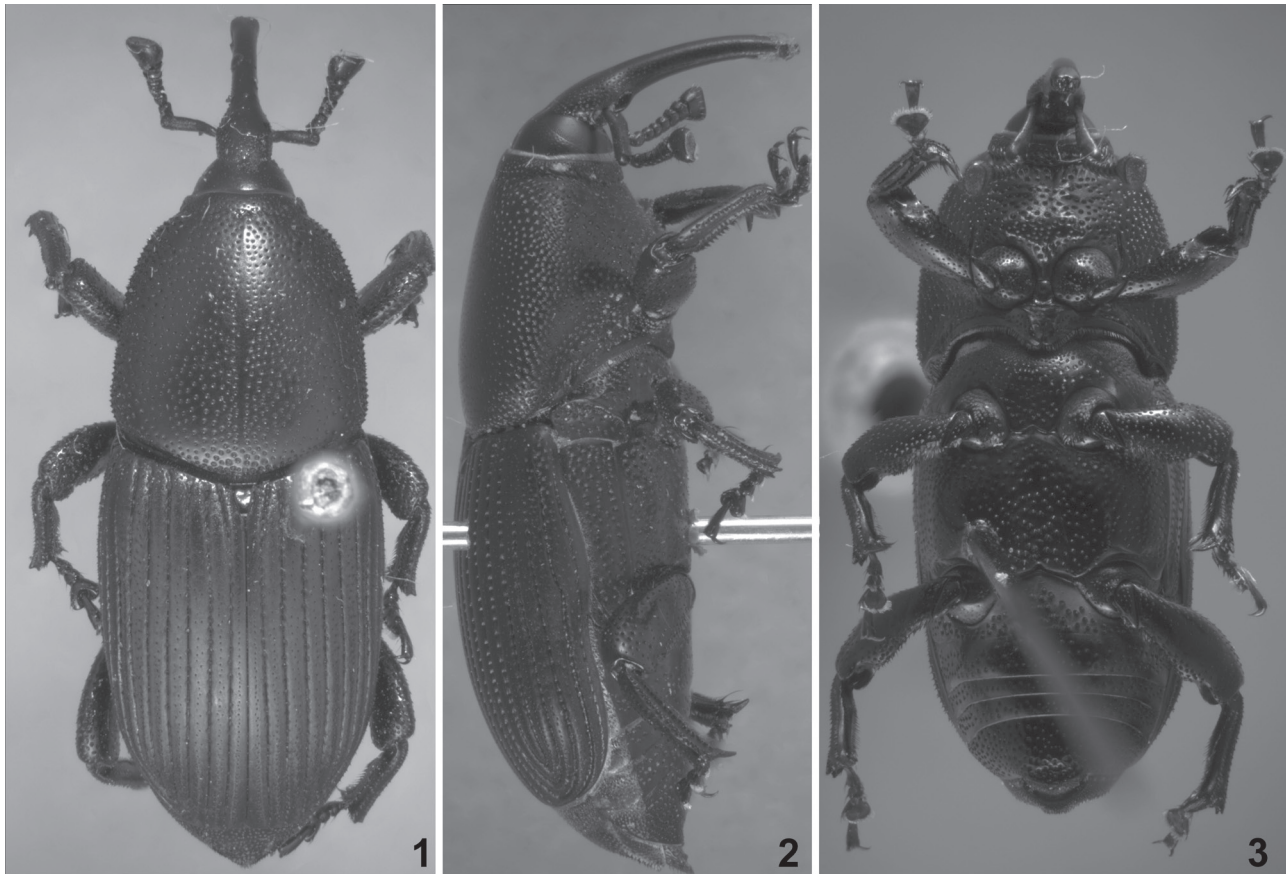
Es el grupo más diverso de la subfamilia en el Nuevo Mundo, donde se encuentran representadas 4 subtribus (Rhynchophorina, Litosomina, Polytina y Sphenophorina) y 9 géneros (Anderson, 2002). Sphenophorina es la mejor representada en México, con 5 géneros: *Cactophagus*, *Metamasius*, *Rhodobaenus*, *Scyphophorus* y *Sphenophorus*. Se caracteriza por la forma de la articulación entre el fémur y

la tibia, que consiste en un conjunto de pestañas; carecen del segundo segmento apical del diente de la tibia; y el escutelo es triangular, ensanchado cerca de la base (Anderson, 2002). En México existen 9 especies de *Cactophagus*, 17 de *Metamasius*, 51 de *Rhodobaenus*, 2 de *Scyphophorus* y 29 de *Sphenophorus* (Morrone y Cuevas, 2004).

Las especies de *Scyphophorus* se encuentran en especies de agave (maguey pulquero y henequenero), atacando los cultivos y provocando pérdidas económicas. El género posee sólo 2 especies. *Scyphophorus acupunctatus*, conocida como el gorgojo del sisal, es de importancia económica y se ha llevado accidentalmente junto con agaves a muchas partes del mundo (Hawai, Borneo, Java, Australia y África). *Scyphophorus yuccae* se alimenta de plantas de *Yucca* en el suroeste de los Estados Unidos y Baja California. Ambas especies son de color negro, aladas, carecen de escamas dorsales, son bastante robustas, por lo general de 10 a 19 mm de largo, con rostro y pronoto largo y dimorfismo sexual poco notorio. Como otros Rhynchophorini presentan el pigidio expuesto.

Scyphophorus acupunctatus Gyllenhal, 1838
Scyphophorus acupunctatus Gyllenhal, 1838: 857.
Scyphophorus anthracinus Gyllenhal, 1838: 858.
Scyphophorus interstitialis Gyllenhal, 1838: 858.
Rhynchophorus asperulus LeConte, 1857: 58.
Scyphophorus robustior Horn, 1873: 409.

Diagnosis. Longitud de 11 a 20 mm. Color negro brillante, con fina puntuación en todo el cuerpo; mandíbulas bidentadas, endodontas; ojos laterales ovales poco separados ventralmente; antena geniculada con clava truncada, insertada en la base del rostro, funículo de 6 antenómeros, el 2 y 3 son de igual tamaño, clava con ápice tomentoso, cóncavo; rostro casi recto, largo, ligeramente ancho; pronoto subrectangular; escutelo pequeño, triangular, más largo que ancho; élitros con base emarginada; pigidio expuesto por detrás de los élitros, ligeramente corto; coxas anteriores subcontiguas, tarsómero 3 bilobulado con sedas ventrales abundantes en la parte apical, lóbulos dermales bien desarrollados, con un par de uñas simples (Figs. 1-3).



Figuras 1-3. *Scyphophorus acupunctatus*: 1, vista dorsal; 2, vista lateral; 3, vista ventral.

Resumen taxonómico

Material examinado. México. Baja California Sur: Comitán, 30-XI-2010, 2 (UABC). Chiapas: Comitán, IV-1950, 4 (IBUNAM). Chihuahua: La Saucedá, 21-VII-1947, 1 (AMNH). D.F.: Contreras, 10-VIII-1980, 2 (IBUNAM); Cuajimalpa, 6-II-1949, 1 (IBUNAM), 30-X-1971, 2 (IBUNAM); La Venta, 16-IX-1959, 1 (IBUNAM); San Bartolo, 8-III-1947, 1 (IBUNAM); S Guadalupe, 4-VI-1960, 1 (IBUNAM). Estado de México: Chiconautla, 21-I-1961, 1 (IBUNAM); Santiago Tilapa, 30-VIII-1979, 1 (IBUNAM); Temascalpetec, 1931, 1 (IBUNAM); Tepotzotlán, 30-VI-1957, 1 (IBUNAM); Zumpango, 23-VIII-1947, 1 (IBUNAM). Hidalgo: Almoloya, 27-III-1983, 6 (UNAM); Epazoyucan, 30-X-2002, 1 (UNAM), 30-X-2002, 2 (UAEH); Mineral de la Reforma, 15-VI-2003, 1 (UAEH); Singuilucan, 22-X-2002, 2 (UAEH); Taxquillo, 5-II-1987, 1 (IBUNAM), 31-IX-2005, 4 (UAEH); Zempoala, 19-IX-2002, 5 (UAEH). Jalisco: Ajijic, 20-III-1948, 2 (IBUNAM). Michoacán: Pátzcuaro, 21-IX-2001, 3 (UAEH). Morelos: Amacozac, 21-VI-1979, 1 (IBUNAM). Oaxaca: Tehuantepec, 2-V-1981, 1 (IBUNAM). San Luis Potosí: Huehuetlán, 29-XII-2003, 1 (IBUNAM). Tamaulipas: El Pachón, 13-V-1950, 1 (IBUNAM). Veracruz: Coatepec, 30-III-1990, 1 (UNAM); Las Vigas, 19-XI-1998, 1 (UAEH); Xalapa, 29-IV-1994, 1 (UNAM), 1 (AMNH). **USA.** Arizona: Portal, Cochise, 8-VI-1955, 1 (AMNH), 4-VIII-1959, 2 (AMNH).

Distribución. Sur de los Estados Unidos de América (Arizona, California, Colorado, Kansas, Nuevo México

y Texas), prácticamente en todo México, Cuba, Jamaica, Haití, América Central y norte de América del Sur (Vaurie, 1971) (Fig. 4).

Plantas huéspedes. *Agave amaniensis*, *A. americana*, *A. angustifolia*, *A. atrovirens*, *A. attenuata*, *A. ferdinand-regis*, *A. fourcroydes*, *A. karwinskii*, *A. lechuguilla*, *A. mexicana*, *A. potatorum*, *A. rigida*, *A. salmiana*, *A. shawii*, *A. sisalana*, *A. tequilana*, *Furcraea tuberosa*, *Polianthes tuberosa*, *Yucca aloifolia*, *Y. elephantipes*, *Y. glauca* y *Y. recurvifolia* (Aquino-Bolaños et al., 2010; Maddison y Crosby, 2009; Pott, 1975; Solís et al., 2001; Vaurie, 1971; Woodruff y Pierce, 1973).

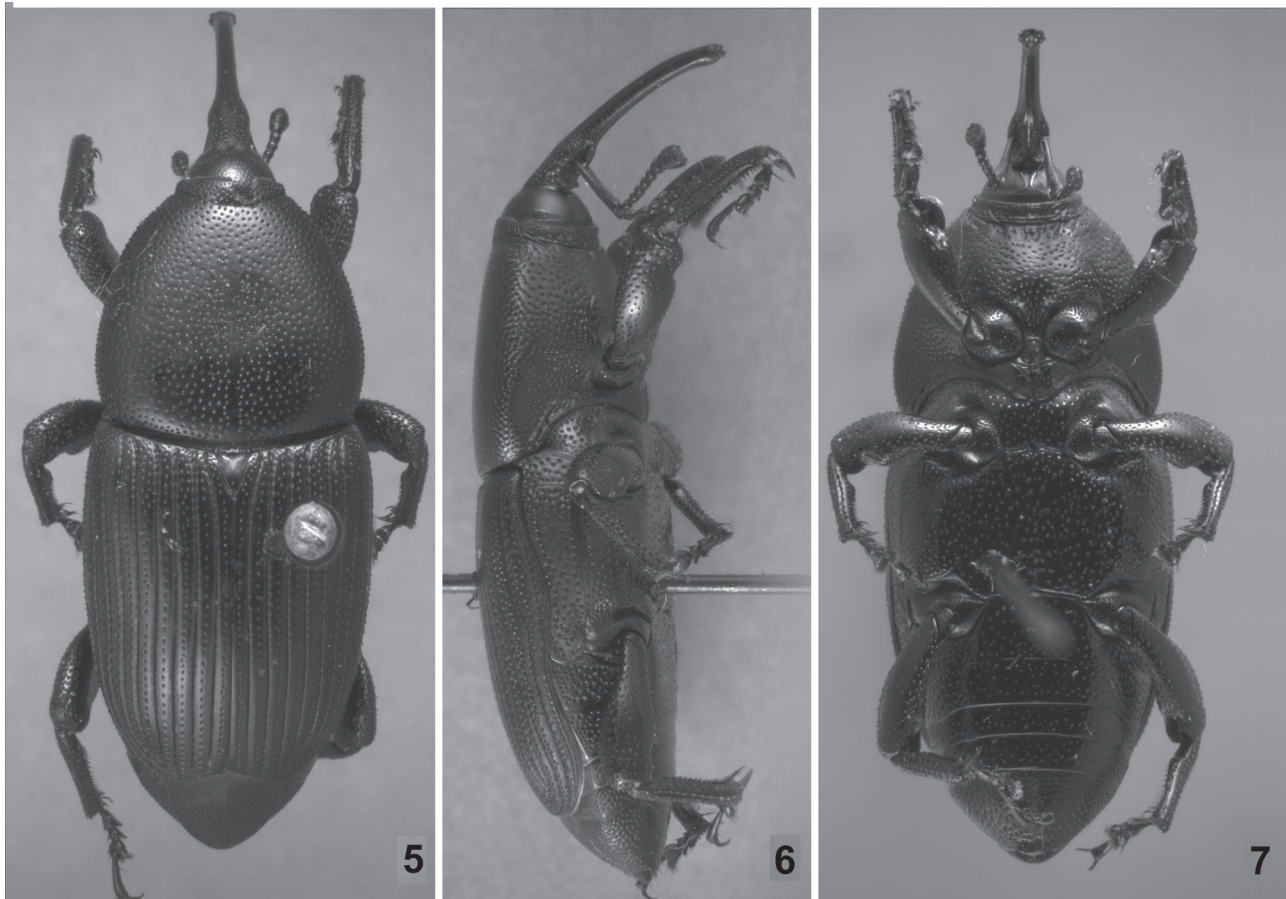
***Scyphophorus yuccae* Horn, 1873**

Scyphophorus yuccae Horn, 1873: 410.

Diagnosis. Longitud del cuerpo de 15 a 20 mm; color negro brillante, con puntuación profunda en todo el cuerpo; mandíbulas con 3 dientes, endodontas; ojos laterales ovales subcontiguos ventralmente; antena geniculada con clava truncada, insertada en la base del rostro, funículo de 6 antenómeros, el 2 es más largo que el 3, clava antenal con ápice tomentoso truncado, algo carenado; rostro levemente curvado, ligeramente delgado, largo; pronoto subtriangular; escutelo grande, triangular, tan largo como ancho; élitros con base casi recta; coxas anteriores subcontiguas; tarsómero 3 bilobulado, con sedas ventrales abundantes en la parte apical, lóbulos dermales bien desarrollados, con un par de uñas simples; pigidio expuesto por detrás de los élitros, ligeramente largo (Figs. 5-7).



Figura 4. Mapa de distribución de *Scyphophorus acupunctatus*; registros de la literatura y ejemplares examinados.



Figuras 5-7. *Scyphophorus yuccae*: 5, vista dorsal; 6, vista lateral; 7, vista ventral.

Resumen taxonómico

Material examinado. **USA.** California: Arroyo Seco, V-1959, 1 (AMNH); Cajon Pass, 14-V-1960, 1 (AMNH); Valle Vista, 30-IV-1961, 2 (AMNH).

Distribución. Sur de los Estados Unidos de América (California, Arizona y oeste de Texas) y en México al norte de Baja California (Huxman et al., 1997; Vaurie, 1971) (Fig. 8).

Plantas huésped. *Agave amaniensis*, *Hesperoyucca whipplei* y *Yucca gloriosa* (Maddison & Crosby, 2009; Vaurie, 1971).

Cactophagus spinolae (Gyllenhal, 1838)

Sphenophorus spinolae Gyllenhal, 1838: 883.

Sphenophorus procerus LeConte, 1858: 80.

Sphenophorus validus LeConte, 1858: 80.

Cactophagus procerus; LeConte, 1876: 332.

Cactophagus validus; LeConte, 1876: 332.

Cactophagus obliquefasciatus Chevrolat, 1883: 580.

Cactophagus subnitens Casey, 1892: 685.

Cactophagus spinolae; Champion, 1910: 84.

Cactophagus rubronigrum Fischer, 1927: 217.

Metamasius procerus; Vaurie, 1966: 230.

Metamasius spinolae; Vaurie, 1966: 230.

Metamasius subnitens; Vaurie, 1966: 230.

Metamasius validus; Vaurie, 1966: 230.

Cactophagus spinolae validus; Kuschel, 1986: 374, **syn. nov.**

Diagnosis. Longitud del cuerpo de 15 a 25 mm; color negro, cuerpo robusto; con 2 franjas transversales de color rojo anaranjado en los élitros; mandíbulas con 3 dientes, endodontas; ojos laterales ovales separados ventralmente; antena geniculada con clava truncada, insertada en la base del rostro, funículo de 6 antenómeros, el 2 es más largo que el 3, clava antenal con ápice tomentoso cónico; rostro levemente curvado, grueso, largo; pronoto subtriangular; escutelo grande, triangular, más largo que ancho; élitros con base emarginada; coxas anteriores subcontiguas; tarsómero 3 bilobulado, con sedas abundantes en toda la superficie ventral, lóbulos dermales no desarrollados, con un par de uñas libres; pigidio expuesto por detrás de los élitros (Figs. 9-11).

Nota nomenclatural: Consideramos que *Sphenophorus validus* LeConte, 1858, tratada recientemente como *Cactophagus spinolae validus*, no representa un taxón distinto de *Cactophagus spinolae*, por lo cual establecemos su sinonimia.

Resumen taxonómico

Material examinado. **MÉXICO.** D.F.: Milpa Alta, 2-VII-1981, 1 (IBUNAM); Mixcoac, 15-VII-1952, 1 (IBUNAM); San Ángel, VI-1939, 1 (IBUNAM); San Jerónimo, 1974, 1 (IBUNAM); Xochimilco San Mateo Xalpa, 29-VI-1975,

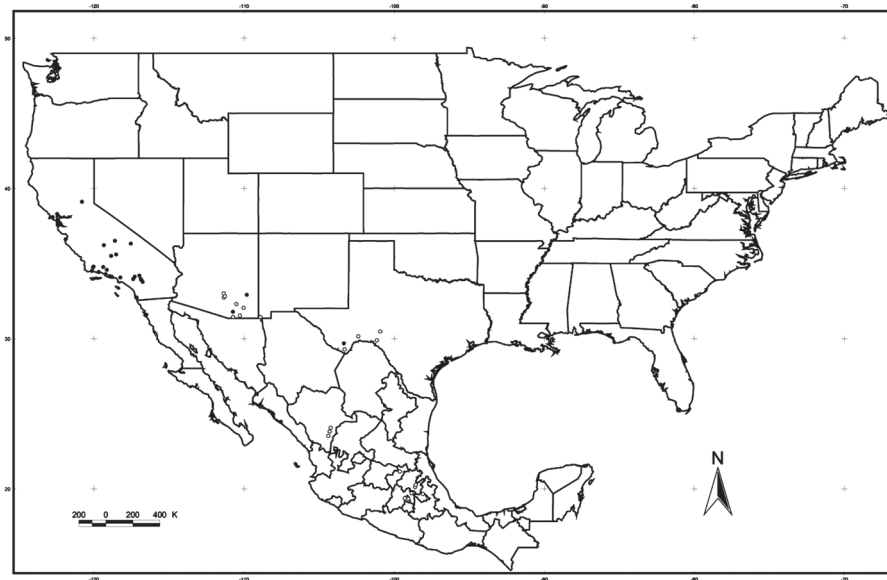
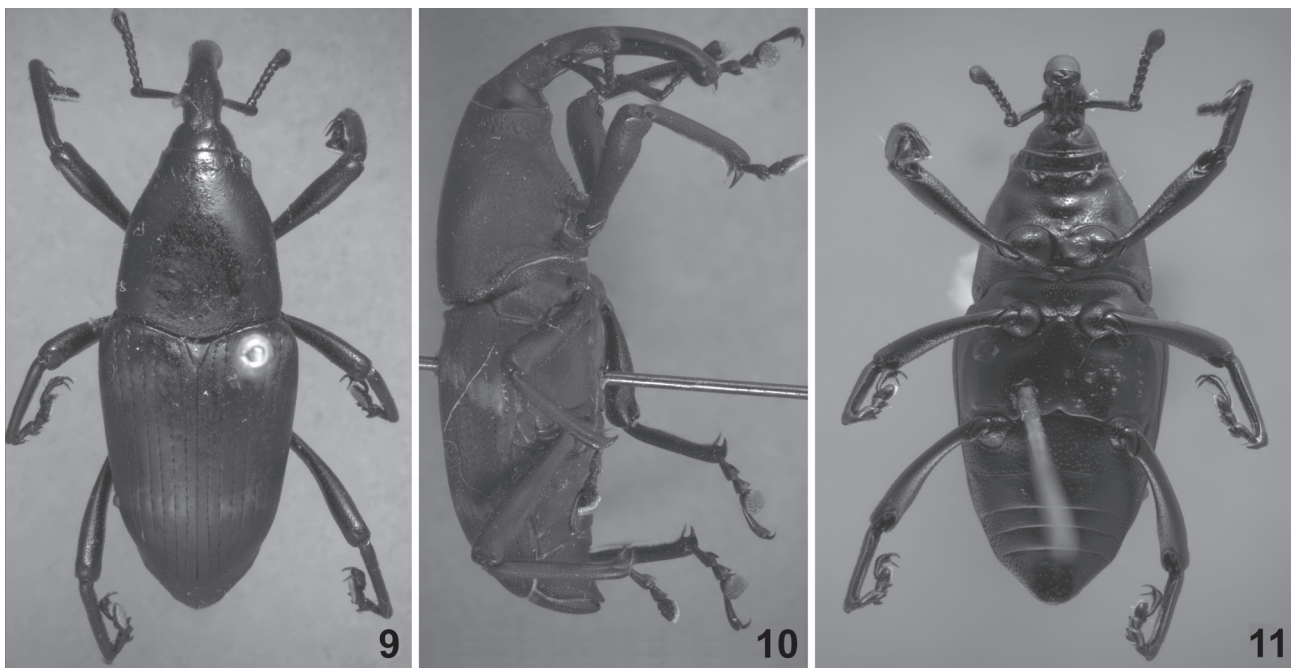


Figura 8. Mapa de distribución de *Scyphophorus yuccae* (●) y *Peltophorus polymitus* (○); registros de la literatura y ejemplares examinados.



Figuras 9-11. *Cactophagus spinolae*: 9, vista dorsal; 10, vista lateral; 11 vista ventral.

1 (IBUNAM). Durango: Palos Colorados, 5-VIII-1947, 1 (AMNH). Estado de México: Ameca-Meca, 27 -VIII-1978, 1 (IBUNAM); Temascalpetec, 1931, 1 (IBUNAM); Tepotzotlán, 30-VI-1957, 1 (IBUNAM); Zoquiapan, 10-VIII-1958, 1 (IBUNAM). Guerrero: Chilpancingo, 28-V-1986, 2 (IBUNAM). Hidalgo: Zimapan El Tablón, 7-IV-2006, 1 (UAEH). Jalisco: Ajijic, 21-V-1947, 2 (IBUNAM), 7-IV-1950, 1 (IBUNAM); Zacoalco Lago Villa Corona, 13-VII-1953, 1 (AMNH); Zapopan, Agua Prieta, 900 m, 8-VI-1996, 6 (CZUG). Michoacán: Acámbaro, X-1916, 1 (IBUNAM); Maravatio, El Oro, km 62, 2-VII-1983, 1 (IBUNAM). Morelos: Cocoyoc, 6-VII-1999, 1 (IBUNAM); Jonatepec, 19-IX-1984, 1 (IBUNAM); Laguna de Rodeo, 10-VII-1955, 1 (IBUNAM); Palmira, 22-VI-1947, 1 (IBUNAM); Tequesquitengo, 2-XI-1952, 1 (IBUNAM); Tlayacapan, 24-X-1948, 1 (IBUNAM). Oaxaca: Ojo de Agua, 12-VII-1973, 1 (IBUNAM); Huajuapán de León, IX-1937, 1 (IBUNAM). Zacatecas: Canutillo, 14-VIII-1947, 1 (AMNH).

Distribución. Sur de California y Arizona, y sur de Oaxaca hasta el norte de México (Vaurie, 1967) (Fig. 12).

Plantas huéspedes. *Hylocereus* spp., *Opuntia* spp. y *Agave* spp. (Ramírez-Delgadillo et al., 2011; Vaurie, 1967).

Tribu Orthognathini

Se caracteriza por presentar las coxas frontales contiguas. Comprende 2 subtribus: Orthognathina, con 3 géneros, y la subtribu monotípica Rhinostomina, que incluye el género *Rhinostomus* (Morrone y Cuevas, 2002,

2009). *Rhinostomus* es un taxón monofilético, definido por una combinación de los siguientes caracteres: mandíbulas exodontas, escapo antenal que pasa margen posterior del ojo, lóbulos postoculares ausentes, tibias por lo general dentadas, y tarsómero 3 bilobulado. *Rhinostomus* es pantropical y su distribución básicamente coincide con la de la familia de las palmas (Arecaceae). De sus 8 especies, 6 se encuentran en la región Neotropical y *R. frontalis* se extiende hasta a la región Neártica (Morrone y Cuevas, 2002).

Rhinostomus frontalis (LeConte, 1874)

Rhina frontalis LeConte, 1874: 70.

Yuccaborus frontalis; Casey, 1892: 688.

Yuccaborus sharpi Casey, 1892: 688.

Yuccaborus grossus Casey, 1892: 689.

Yuccaborus lentiginosus Casey, 1904: 324.

Yuccaborus frontalis sharpi; Vaurie, 1970: 49.

Rhinostomus frontalis; Morrone y Cuevas, 2002: 379.

Diagnosis. Longitud del cuerpo de 10 a 18 mm, cuerpo alargado, color negro, con puntuación muy profunda en todo el cuerpo; mandíbulas con 3 dientes curvadas hacia afuera (exodontas); ojos laterales ovales casi unidos en la parte ventral; antena geniculada con clava truncada, insertada en la mitad del rostro, funículo de 6 antenómero, el 2 es más largo que el 3, clava antenal con ápice tomentoso alargado; rostro recto mediano y ancho; pronoto subcircular; escutelo muy pequeño, triangular; élitros con base casi recta; coxas anteriores subcontiguas; tarsómero 3 fuertemente bilobulado, con sedas ventrales abundantes

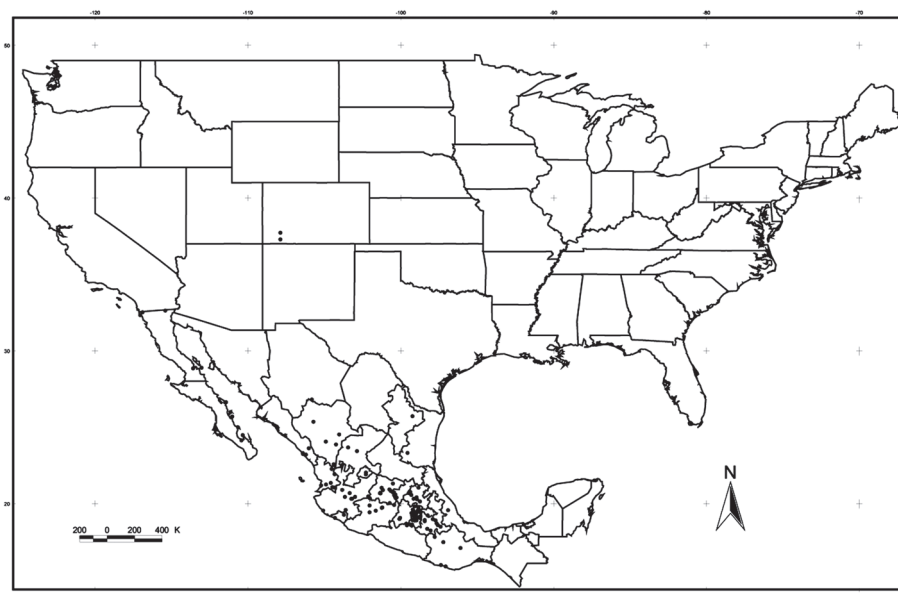
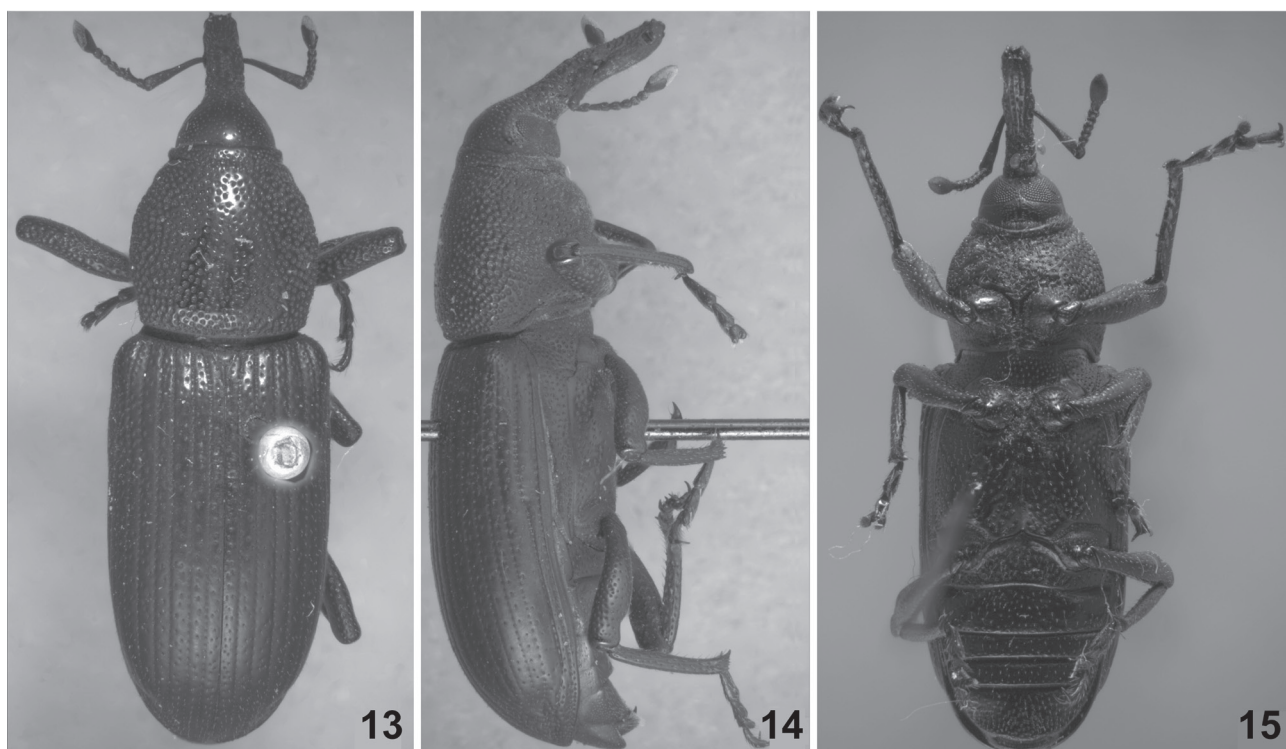


Figura 12. Mapa de distribución de *Cactophagus spinolae*; registros de la literatura y ejemplares examinados.



Figuras 13-15. *Rhinostomus frontalis*, 13, vista dorsal; 14, vista lateral; 15, vista ventral.

en forma de círculo en la parte ventral, lóbulos dermales bien desarrollados, con un par de uñas simples; pigidio levemente expuesto por detrás de los élitros (Figs. 13-15).

Resumen taxonómico

Material examinado. **México.** Veracruz: Xalapa, 1 (AMNH). Zacatecas: Fresnillo, 15-VIII-1947, 2 (AMNH). **USA.** Arizona: Portal, Cochise, 3-VIII-1956, 1 (AMNH), 17-VII-1963, 1 (AMNH). California: Joshua Tree, 28-VIII-11965, 1 (AMNH).

Distribución. Sur de los Estados Unidos de América (California, sur de Nevada y Texas) y México en Veracruz y Puebla (Vaurie, 1970) (Fig. 16).

Plantas huéspedes. *Agave* spp., *Yucca valida* y *Yucca* spp. (Vaurie, 1970)

Subfamilia Baridinae

La subfamilia Baridinae (*sensu* Zherikhin y Gratshev, 1995) incluye varios taxones tratados previamente como subfamilias independientes. La tribu Conoderini — reconocida hasta hace poco tiempo como la subfamilia Zygopinae— se caracteriza por la presencia de un canal prosternal donde se aloja el rostro, grandes ojos que ocupan la mayor parte de la cabeza en algunos grupos y la ausencia de lóbulos postoculares (Kojima y Lyal, 2002).

Peltophorus polymitus Boheman, 1845

Peltophorus polymitus Boheman, 1845: 452.

Peltophorus leucomelas Lacordaire, 1866: 152 (nom. nud.).

Zygops polymitus seminiveus LeConte, 1884: 31, **syn. nov.**

Zygops polymitus leopardinus Desbrochers, 1891: 40, **syn. nov.**

Zygops polymitus suffusus Casey, 1892: 459, **syn. nov.**

Peltophorus polymitis Hustache, 1934: 28 (lapsus).

Diagnosis. Longitud del cuerpo de 6 a 10 mm, color negro, con escamas blancas en todo el cuerpo, presenta canal prosternal; mandíbulas sin dientes, endodontas; ojos redondos muy grandes, contiguos dorsalmente; antena geniculada con clava compacta, insertada en la base del rostro, funículo de 7 antenómeros, donde los antenómeros 1-3 son más largos que los antenómeros 4-7; rostro levemente comprimido dorsoventralmente, mediano; pronoto subtrapezoidal; escutelo trapezoidal; élitros con base fuertemente emarginada; coxas anteriores separadas por un canal prosternal; tarsómero 3 fuertemente bilobulado, con sedas abundantes en toda la superficie ventral, sin lóbulos dermales, con un par de uñas unidas en la base; pigidio expuesto por detrás de los élitros (Figs. 17-19).

Resumen taxonómico

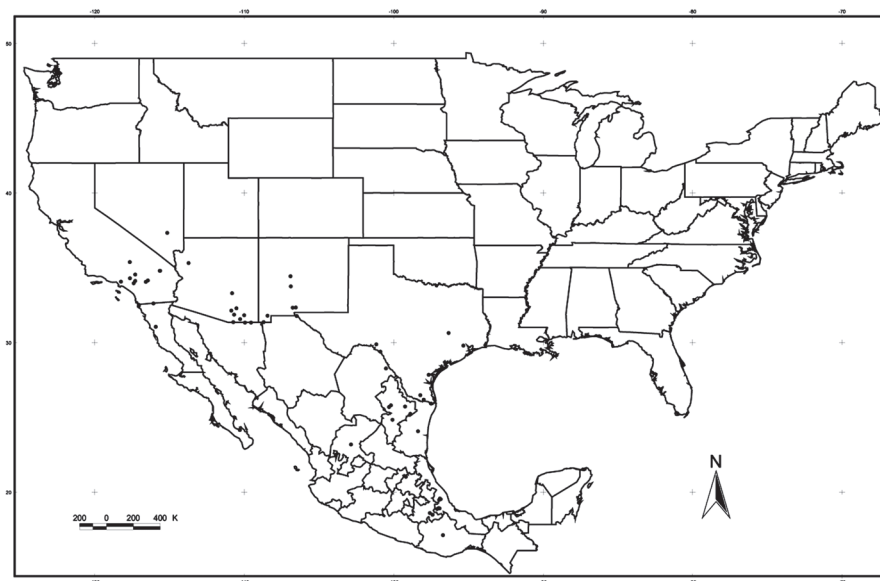
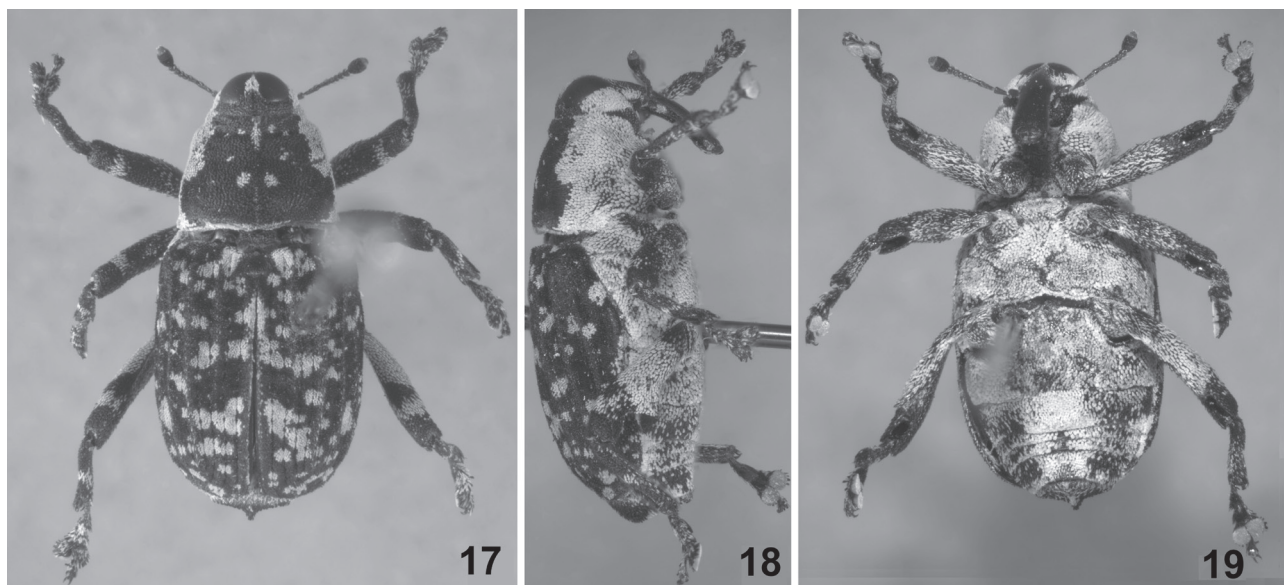


Figura 16. Mapa de distribución de *Rhinostomus frontalis*; registros de la literatura y ejemplares examinados.



Figuras 17-19. *Peltophorus polymitus*: 13, vista dorsal; 14, vista lateral; 15, vista ventral.

Nota nomenclatural: Consideramos que *Zygops polymitus seminiveus* LeConte, 1884, *Z. p. leopardinus* Desbrochers, 1891 y *Z. p. suffusus* Casey, 1892: 459 no representan taxones distintos de *Zygops polymitus*, por lo cual establecemos su sinonimia.

Material examinado. México. D.F.: Cañada, 1 (IBUNAM); Cuajimalpa, 30-X-1971, 1, (IBUNAM), 17-VI-1972, 1 (IBUNAM); S Guadalupe, 4-VI-1960, 1

(IBUNAM). Hidalgo: Teotihuacán, 1 (IBUNAM), 30-X-2002, 1 (AMNH), 30-X-2002, 1 (UNAM), 16-VII-2010, 1 (UAEH). Tlaxcala: Tlaxco, 10-X-2006, 1 (UNEH).

Distribución. Centro de México en D. F., Hidalgo y Tlaxcala (Fig. 8).

Plantas huéspedes. *Agave durangensis*, *A. palmeri* y *Agave* spp. (González-Castillo et al., 2011; Sleeper, 1963).

Comentarios taxonómicos

En México existe una gran variedad de especies de agaves, de las cuales se cultivan el agave mezcalero (*Agave angustifolia*), el pulquero (*A. atrovirens*), el tequilero (*A. tequilana*) y el henequén (*A. fourcroydes*). Diferentes enfermedades y plagas provocan daños a estas plantas, principalmente insectos barrenadores entre los que se encuentran los picudos o gorgojos (Coleoptera: Curculionidae), responsables de causar el mayor daño a la planta y provocar pérdidas económicas. Hasta el momento se han registrado 5 especies asociadas con agaves, pertenecientes a las subfamilias Dryophthorinae (*Cactophagus spinolae*, *Scyphophorus acupunctatus*, *S. yuccae* y *Rhinostomus frontalis*) y Baridinae (*Peltophorus polymitus*).

Scyphophorus acupunctatus es la principal plaga, ya que se encuentra asociada con 19 especies de agaves, varias de ellas de importancia económica: *Agave americana*, *A. angustifolia*, *A. atrovirens*, *A. attenuata*, *A. ferdinandiregis*, *A. fourcroydes*, *A. karwinskii*, *A. lechuguilla*, *A. potatorum*, *A. salmiana*, *A. shawii*, *A. sisalana*, *A. tequilana*, *Furcraea tuberosa*, *Polianthes tuberosa*, *Yucca aloifolia*, *Y. elephantipes*, *Y. glauca* y *Y. recurvifolia*. Su distribución es amplia, ya que se encuentra en gran parte del territorio mexicano y el sur de los Estados Unidos.

Scyphophorus yuccae ataca a *Yucca gloriosa* y *Hesperoyucca whipplei* pertenece al mismo género que *S. acupunctatus* y son especies muy similares, por lo que pueden llegar a ser confundidas. Su distribución se restringe al norte de México en Baja California y el sur de los Estados Unidos.

Rhinostomus frontalis ha sido registrada sobre *Agave* spp., *Yucca valida* y *Yucca* spp. Se distribuye en los estados de Baja California, Coahuila, Hidalgo, Nuevo León, Puebla, Oaxaca, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y sur de los Estados Unidos.

Cactophagus spinolae ha sido asociada con *Agave* spp. (Vaurie, 1967). Si bien no se ha registrado una planta huésped específica, debería dársele especial atención, ya que tiene una amplia distribución en México y el sur de los Estados Unidos.

Peltophorus polymitus se registra para *Agave palmeri* y *Agave* spp. Su distribución se restringe al centro de México en el Distrito Federal, Hidalgo, Tlaxcala, Querétaro y el sur de los Estados Unidos.

Las diagnosis y la clave de identificación se basan en caracteres morfológicos externos de fácil observación con el uso de un microscopio estereoscópico, que deberían permitir la identificación correcta y sencilla de las especies asociadas con agaves, lo cual resulta importante desde el punto de vista agrícola. Creemos que este trabajo

es relevante porque enfatiza la necesidad de actualizar el conocimiento taxonómico básico de estos insectos, imprescindible para llevar a cabo análisis sobre su ecología y factores que intervienen en su dinámica poblacional, y con ello tomar las medidas adecuadas para su manejo como plagas.

Agradecimientos

Agradecemos las valiosas sugerencias al manuscrito de José Luis Navarrete, Santiago Zaragoza Caballero y un revisor anónimo. También a los curadores de las distintas colecciones por el préstamo de los ejemplares a su cuidado. El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico para llevar a cabo sus estudios de Maestría.

Literatura citada

- Anderson, R. S. 2002. The Dryophthoridae of Costa Rica and Panama: Checklist with keys, new synonymy and descriptions of new species of *Cactophagus*, *Mesocordylus*, *Metamasius* and *Rhodoabaenus* (Coleoptera: Curculionoidea). *Zootaxa* 80:1-94.
- Aquino-Bolaños, T., C. M. Iparraguirre y V. J. Ruiz. 2007. *Scyphophorus acupunctatus* (= *interstitialis*) Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae). Plaga del agave mezcalero: pérdidas y daños en Oaxaca, México. *Agrícola* 7:175-180.
- Aquino-Bolaños, T., J. Ruiz-Vega y D. Martínez-Sánchez. 2010. Ecología y biología de *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae), plaga del agave mezcalero en los Valles Centrales de Oaxaca. *Naturaleza y Desarrollo* 8:62-71.
- Casey, T. L. 1892. Coleopterological notices II. *Annals of the New York Academy of Sciences* 6:359-712.
- Casey, T. L. 1904. On some new Coleoptera, including five new genera. *Canadian Entomologist* 36:312-324.
- Cronquist, A. 1991. Introducción a la botánica. Harper and Row, México, D. F. 848 p.
- Gentry, H. S. 1982. Agaves of continental North America. The University of Arizona Press, Tucson, Arizona. 670 p.
- González-Castillo, M. P., M. Q. Escalante y G. Castaño-Meneses. 2011. Arthropods in natural communities in mescal agave (*Agave durangensis* Gentry) in an arid zone. *American Journal of Applied Sciences* 8:933-944.
- Gyllenhal, L. 1838. In Schoenherr, C. J., Genera et species curculionidum, cum synonymia hujus familiae. Species novae aut hactenus minus cognitae, descriptionibus a Dom. Leonardo Gyllenhal, C.H. Boheman, et entomologis aliis illustratae., 4, pt. 2, p. 601-1121.

- Horn, G. H. 1873. Contributions to a knowledge of the Curculionidae of the United States. Proceedings of the American Philosophical Society 13:407-447.
- Hustache, A. 1934. Curculionidae: Zygopinae. In Coleopterorum Catalogus auspiciis et auxilio W. Junk, S. Schenkling (ed.). 136:1-96.
- Huxman, T. E., K. A. Huxman y M. R. Stamer. 1997. Dispersal characteristics of the yucca weevil (*Scyphophorus yuccae*) in a flowering field of *Yucca whipplei*. Great Basin Naturalist 57:38-43.
- Kojima, H. y C. H. Lyal. 2002. New Oriental and Australian Conoderinae, with taxonomic notes on the tribe Othippiini (Coleoptera: Curculionidae). Esakia 42:161-174.
- Lacordaire, T. 1866. Histoire naturelle des insectes. Genera des Coléoptères on exposé méthodique et critique de tous les genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes, vol. 7. Roret, Paris. 620 p.
- LeConte, J. L. 1857. Reports of explorations and surveys for a railroad route from the Mississippi River to the Pacific Ocean. 9, 1: Report upon insects collected on the survey, 4. p. 1-72.
- LeConte, J. L. 1858. Description of new species of Coleoptera, chiefly collected by the United States and Mexican Boundary Commission, under Major W. H. Emory, U.S.A. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 10:59-89.
- LeConte, J. L. 1874. The classification of the rhynchophorous Coleoptera. The American Naturalist 8:385-396, 452-470.
- LeConte, J. L. 1884. Short studies of North American Coleoptera (No.2). Transactions of the American Entomological Society 12:1-32.
- Maddison, P. A. y T. K. Crosby. 2009. Summary of plant-animal associations from "Maddison (1993) Pests and other fauna associated with plants, with botanical accounts of plants. Technical report. UNDP/FAO-SPEC Survey of Agricultural Pests and Diseases in the South Pacific, vol. 3. Auckland: Manaaki Whenua B Landcare Research". <http://nzac.landcareresearch.co.nz/>; última consulta: 15.I.2012.
- Morrone, J. J. 2000. Mexican weevils (Coleoptera: Curculionoidea): A preliminary key to families and subfamilies. Acta Zoológica Mexicana 80:131-141.
- Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2002. Cladistics of the pantropical genus *Rhinostomus* (Coleoptera: Curculionoidea: Dryophthoridae), with nomenclatural notes. Journal of the New York Entomological Society 110:376-388.
- Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2004. Dryophthoridae (Coleoptera). In Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 705-712.
- Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2009. On the status of the tribes Orthognathini and Rhinostomini (Coleoptera: Curculionidae: Dryophthorinae). Zootaxa 2216:57-63.
- O'Brien, C. W. y G. J. Wibmer. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). Memoirs of the American Entomological Institute 34:1-382.
- Pott, J. N. 1975. A yucca borer *Scyphophorus acupunctatus* in Florida. Proceedings of the Florida State Horticultural Society 88:414-416.
- Ramírez-Delgadillo, J. J., E. Rodríguez-Leyva, M. Livera-Muñoz, A. Pedroza-Sandoval, N. Bautista-Martínez y C. Nava-Díaz. 2011. Primer informe de *Cactophagus spinolae* (Gyllenhal) (Coleoptera: Curculionidae) en tres especies de *Hylocereus* (Cactaceae) en Morelos, México. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 27:863-866.
- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 342 p.
- Servín, R., A. Tejas, M. Montoya y M. Robert. 2006. *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal (Coleoptera: Curculionidae) como potencial insecto-plaga de *Yucca valida* Brandegees en Baja California Sur, México. Folia Entomológica Mexicana 45:1-7.
- Sleeper, E. L. 1963. A study of the Zygopinae (Coleoptera: Curculionidae) of America north of Mexico, I. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 62:209-220.
- Solís, A. J. F., H. González, J. L. Leyva, A. Equihua, F. J. Flores y A. Martínez. 2001. *Scyphophorus acupunctatus* Gyllenhal, plaga del agave tequilero en Jalisco, México. Agrociencia 35:663-670.
- Thompson, R. T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera: Curculionoidea) with a key to the major groups. Journal of Natural History 26:835-891.
- Vaurie, P. 1967. A revision of the Neotropical genus *Metamasius* (Coleoptera, Curculionidae, Rhynchophorinae). Bulletin of the American Museum of Natural History 136:177-268.
- Vaurie, P. 1970. Weevils of the tribe Sivalini (Coleoptera, Curculionidae, Rhynchophorinae) Part 1. The genera *Rhinostomus* and *Yuccaborus*. American Museum Novitates 2419:1-57.
- Vaurie, P. 1971. Review of *Scyphophorus* (Curculionidae: Rhynchophorinae). Coleopterists Bulletin 25:1-8.
- Woodruff, R. E. y W. H. Pierce. 1973. *Scyphophorus acupunctatus*, a weevil pest of *Yucca* and *Agave* in Florida (Coleoptera: Curculionidae). Entomology Circular No. 135.
- Zherikhin, V. V. y V. G. Gratshev. 1995. A comparative study of the hind wing venation of the superfamily Curculionoidea, with phylogenetic implications. In Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson, J. Pakaluk y S. A. Ślipiński (eds.). Muzeum i Instytut Zoologii, Varsovia. p. 633-777.



Stem and root anatomy of two species of *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae)

Anatomía de la raíz y del tallo de dos especies de *Echinopsis* (Trichocereae: Cactaceae)

Joelma dos Santos Garcia¹, Edna Scremin-Dias¹ and Patricia Soffiatti²✉

¹Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, CCBS, Departamento de Biologia, Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal Cidade Universitária, S/N, Caixa Postal 549, CEP 79.070.900 Campo Grande, MS, Brasil.

²Universidade Federal do Paraná, SCB, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Caixa Postal 19031, CEP 81.531.990 Curitiba, PR, Brasil.

✉ psoffiatti.ufpr@gmail.com

Abstract. This study characterizes and compares the stem and root anatomy of *Echinopsis calochlora* and *E. rhodotricha* (Cactaceae) occurring in the Central-Western Region of Brazil, in Mato Grosso do Sul State. Three individuals of each species were collected, fixed, stored and prepared following usual anatomy techniques, for subsequent observation in light and scanning electronic microscopy. *Echinopsis calochlora* revealed uniseriated epidermis, while *E. rhodotricha* had patches of bisseriated epidermis; all species showed thick cuticle, parallelocytic stomata at the epidermis level, and a well-developed hypodermis. Cortical and medullary bundles are present in the studied species, as well as mucilage cells in the cortex region. The secondary phloem is composed by sieve tube elements, companion cells, axial and radial parenchyma. Sclereids were found at the outer regions of phloem in the roots. The secondary xylem is non fibrous in the stems of *E. calochlora*, and fibrous in the stems of *E. rhodotricha* and in the roots of both species. Many of these characteristics are commonly found in Cactaceae, and represent important adaptations for survival in xeric environments.

Key words: cortical bundles, epidermis, non fibrous wood, wood anatomy.

Resumen. Este estudio está enfocado a caracterizar y comparar la anatomía de tallos y raíces de *Echinopsis calochlora* y *E. rhodotricha* (Cactaceae) que habitan en la región centro-oeste de Brasil, en el Estado de Mato Grosso do Sul. Se recolectaron 3 individuos de cada especie, los cuales fueron fijados, almacenados y preparados siguiendo las técnicas comunes de anatomía, para observarlos en microscopía de luz y electrónica de barrido. *Echinopsis calochlora* mostró epidermis uniseriada, mientras que la de *E. rhodotricha* fue biseriada; todas las especies presentaron cutícula gruesa, estomas paralelocíticos a nivel de la epidermis y una hipodermis bien desarrollada. Se presentaron haces vasculares corticales y medulares en las especies estudiadas, así como células mucilaginosas en la región cortical. El floema secundario está compuesto de elementos de tubo criboso, células acompañantes y parénquima axial y radial. Se encontraron esclereidas en las regiones externas del floema en las raíces. El xilema secundario es no-fibroso en los tallos de *E. calochlora* y fibroso en los de *E. rhodotricha* y en las raíces de ambas especies. Muchas de estas características están presentes comúnmente en especies de Cactaceae, lo que representa adaptaciones importantes para la supervivencia en ambientes xéricos.

Palabras clave: haces corticales, epidermis, madera no-fibrosa, anatomía de la madera.

Introduction

The subfamily Cactoideae (Cactaceae) comprises the largest number of species, is the most diversified in terms of life-forms and habit (Taylor, 2000; Terrazas and Arias, 2003), and it is divided in 9 tribes, in which Cereeae, Rhipsalideae, Trichocereae, Echinocereae, and Hylocereae occur in Brazil (Taylor and Zappi, 2004).

The importance of anatomical studies in Cactaceae are undeniable (Gibson and Horak, 1978; Gasson, 1981;

Gibson and Nobel, 1986; Soffiatti and Angyalossy, 2003, 2005, 2007; Terrazas and Arias, 2003; Arruda et al., 2005), considering the representativeness of the family, and the problems in circumscribing groups, especially within tribes, as well as enabling a better understanding of the group evolution (Terrazas and Arias, 2003) and their adaptations for survival in arid environments (Mauseth, 2006).

Eggli (2002) mentioned the lack of information on Cactaceae in Brazil in the Brazilian southwestern region, elaborating a checklist of 33 native species for the states of Mato Grosso and Mato Grosso do Sul. From those, 27

Recibido: 20 octubre 2011; aceptado: 02 junio 2012

species belong to Cactoideae, and 6 genera were recorded for tribe Trichocereae: *Arthrocereus* (A. Berger) Backeb. et F.M. Knuth, *Cleistocactus* Lem., *Discocactus* Pfeiff., *Echinopsis* Zucc., *Gymnocalycium* Pfeiffer in Pfeiffer et Otto, and *Harrisia* Britton, all being very poorly studied, especially in the state of Mato Grosso do Sul.

Echinopsis is one of the largest genus of Trichocereae, composed by 128 species distributed in several regions of South America, and due to the large number of species, it shows a very controversial circumscription (Anderson, 2001). *Echinopsis calochlora* K. Schum. is endemic to the high altitudes of the Maciço do Urucum (Eggli, 2002), in western Mato Grosso do Sul, and was recently included in the Brazilian list of threatened species (IBAMA, 2008), because its habitat has been intensively exploited, for iron and manganese mining (Silva et al., 2000). *Echinopsis rhodotricha* K. Schum. has a broader distribution, occurring Brazil, Paraguay and Argentina (Anderson, 2001). This work describes comparatively the anatomy of stem and root of *E. calochlora* and *E. rhodotricha*.

Materials and methods

Individuals were collected in rocky outcrops and sandy-clay formations from natural populations as follows: *E. calochlora* at Corumbá County, in Pantanal (voucher number CGMS 17536; J. S. Garcia 54), and *E. rhodotricha*, at Porto Murtinho, in Chaco (voucher number CGMS 17590; J. S. Garcia 61). Vouchers were deposited at the Herbarium - CGMS/UFMS, Federal University of Mato Grosso do Sul.

For the qualitative anatomical study of the stem, 3 individuals of each species were sectioned at the basal, medium, and apical regions. For the root, only the very base was used. Samples were fixed with FAA 70 for 72 hours, rinsed in water and stored in ethanol 70% (Jensen, 1962). Paradermal sections were taken at the median region of the stem. Transverse and longitudinal sections of stems and roots were made by hand. Samples were also embedded in polyethylene glycol (PEG) 1500 (Richter, 1985) and transverse and longitudinal sections were made in rotative microtome. Root samples of *E. rhodotricha* were sectioned in a sliding microtome. Sections were stained with astrablue and safranin and mounted in glycerine 50%. Macerations were prepared using a modified Franklin method (Franklin, 1945), stained with safranin and mounted in glycerin.

The following histochemical tests were carried out: floroglucyn (Johansen, 1940) to detect lignified secondary walls; lugol (Johansen, 1940) to detect starch; for mucilage we followed Richter (1977). The analysis was carried out in a Leica DMLB light microscope, connected to an image capture system, and a digital camera DC 300F.

Paradermal and transversal sections of the dermal system of the stem median region were prepared for scanning electron microscopy (SEM) analysis. Samples were dehydrated, critical-point dried, mounted on aluminum stubs, and coated with gold-palladium in a sputter system. SEM analysis and electron micrographs were made with a JEOL JSM 5800 scanning electron microscope.

Results

Stem. Uniseriate epidermis (Fig. 1) occurred in photosynthesizing regions of the stem, as well as in apical and median regions. It was composed by square to rectangular cells in cross sections, with thick cuticle. *Echinopsis rhodotricha* showed patches of bisseriate epidermis in the median region (Fig. 2), formed by periclinal divisions of epidermal cells, rarely observed in *E. calochlora*.

Parallelocytic stomata were found in both species at the same level of epidermal cells in *E. calochlora* (Fig. 1) while *E. rhodotricha* had sunken stomata (Fig. 2). Substomatal chambers crossed the hypodermis (Figs. 1, 2).

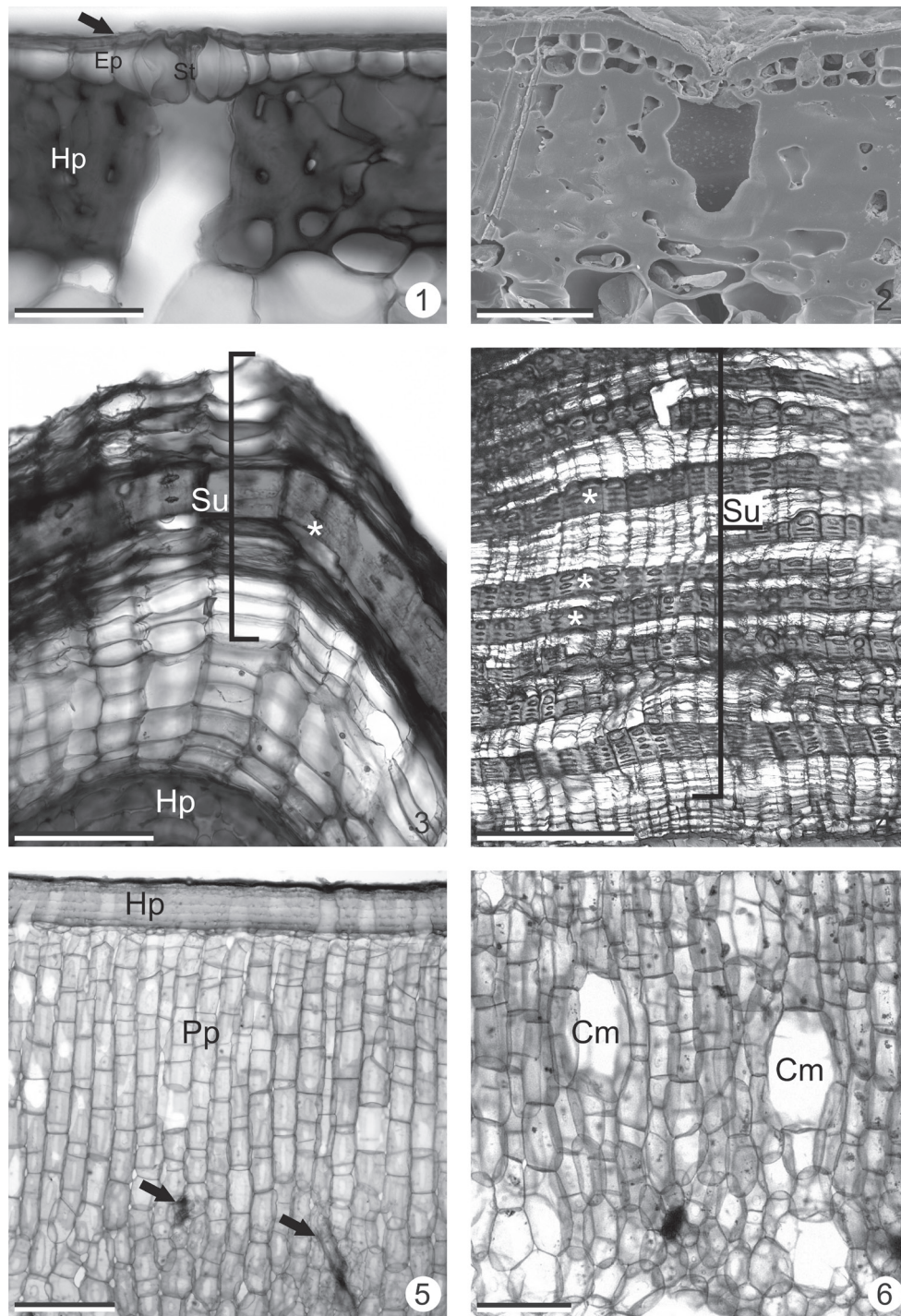
The phellogen was originated in the epidermis. Peridermis covered the non photosynthesizing portions of the stem (Figs. 3, 4); composed of pheloderm formed by rectangular cells in cross section, with primary walls. Cork had layers of cells with suberized walls that alternate with layers of cells with lignified walls, which are very numerous in *E. rhodotricha* (Fig. 4).

We observed a collenchymatic hypodermis in the stem (Figs. 1, 2, 5), composed of cells with irregularly thickened primary walls, connecting through ramified channels.

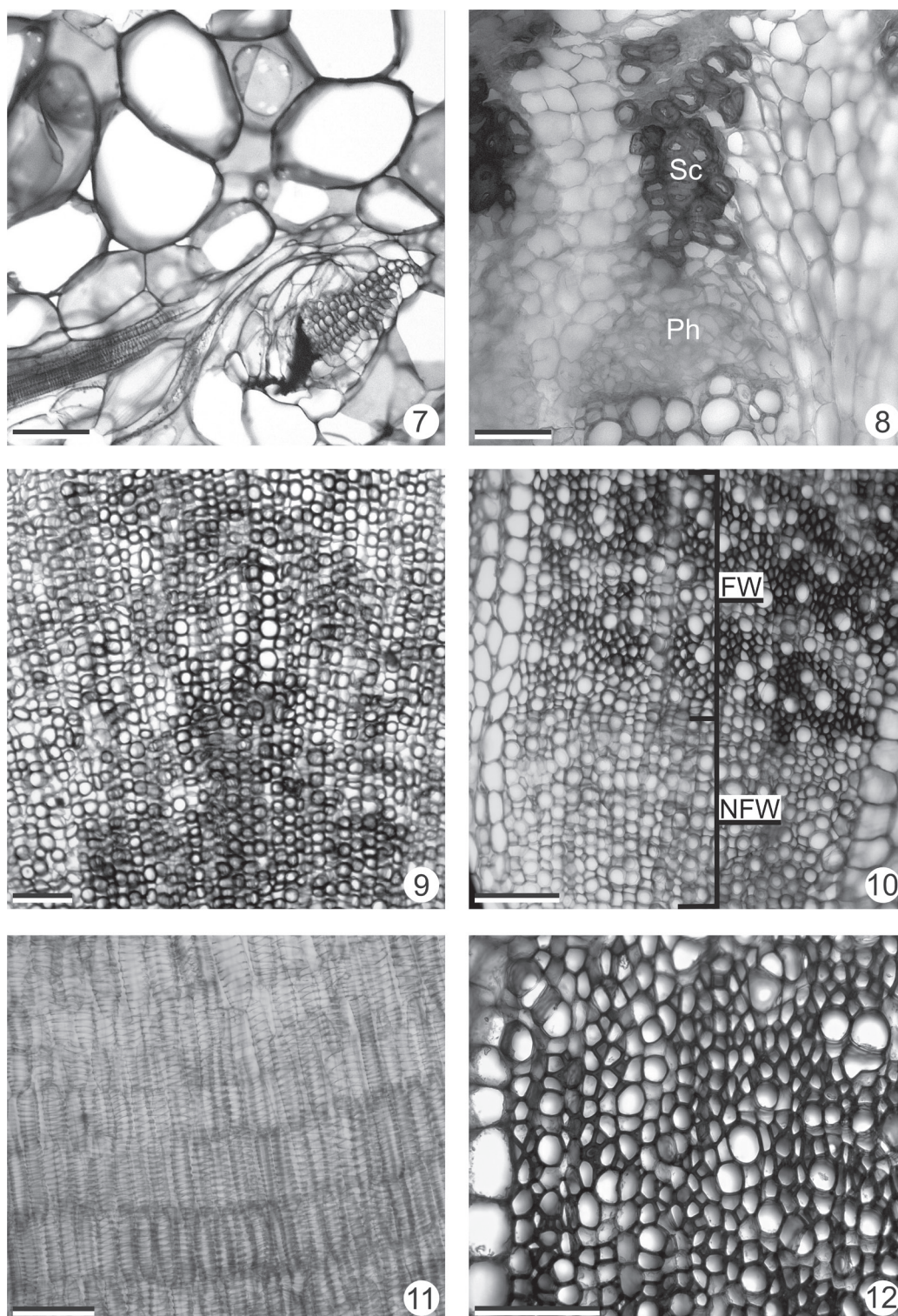
Cortex was divided in an outer region forming a palisade (Fig. 5), and an inner region composed of large parenchyma cells and vascular bundles (Fig. 5), constituted by phloem and xylem, arranged collaterally. Druses were rare in the cortex. Large mucilage cells occurred throughout the whole cortex (Fig. 6) and pith. Vascular bundles occurred also in the pith (Fig. 7).

At the base of stem, primary phloem was collapsed and in *E. rhodotricha* caps of sclereids were seen outside secondary phloem (Fig. 8). Secondary phloem was composed of narrow sieve tube elements and companion cells, with simple sieve plate, transverse to slight oblique, axial and radial parenchyma.

Both species had non fibrous wood, mainly composed of wide band tracheids and a few vessel elements, surrounded by axial and radial unlignified parenchyma cells (Figs. 9-11). Wide band tracheids presented ring, helical or mixed wall thickenings (Fig. 11). Vessel elements had simple perforation plates. Both species had a storied structure in the non fibrous wood (Fig. 11), being



Figures 1-6. Stem cross sections. 1-2, epidermis covered by a thick cuticle (arrow). Stomata chamber crossed hypodermis. 1, *Echinopsis calochlora*. Uniseriate epidermis. Stomata at the same level as ordinary epidermal cells. 2, *E. rhodotricha*. Scanning electron micrograph (SEM). Bisseriate epidermis and sunken stomata. 3-4, peridermis with pheloderm composed of layers of parenchyma cells; cork composed of layers of cells with suberized walls alternating with layers of cells with lignified walls (*). 3, *E. calochlora*. 4-6, *E. rhodotricha*. 5, organization of cortex: hypodermis followed by layers of palisade parenchyma and inner isodiametric parenchyma cells. Cortical bundles (arrows). 6, cortex. Numerous scattered mucilage cells. Scale bars: 1= 100 μm ; 2= 5 μm ; 3-4= 200 μm ; 5= 500 μm ; 6= 250 μm . Cm- mucilage cell; Ep- epidermis; Hp- hypodermis; Pp- palisade parenchyma; St- stomata; Su- suber.



Figures 7-12. 7-10, 12, cross sections. 11, tangential section. 7, *Echinopsis calochlora*. Pith with medullary bundle. 8, *E. rhodotricha*. Vascular system. Phloem. Caps of sclereids in the periphery of secondary phloem. 9, *E. calochlora*. Non fibrous wood mainly composed of wide band tracheids. 10, *E. rhodotricha*. Fibrous and non fibrous wood. 11, *E. calochlora*. Non fibrous wood composed of wide band tracheids with helical thickenings. 12, *E. rhodotricha*. Fibrous wood composed of vessel elements, fibres and scanty paratracheal parenchyma (part of a ray is seen on the left). Scale bars: 7, 9-12= 200 μ m; 8= 400 μ m. FW- fibrous wood; NFW- non fibrous wood.

most pronounced in *E. calochlora*. Fibrous wood occurred only in *E. rhodotricha*, outside non fibrous wood (Figs. 10, 12-15), diffuse porous, with wide band tracheids absent, composed of vessels predominantly solitary and multiples of 2 to 3, and less frequent, of 4 to 5; vessel elements walls had helical to pitted secondary walls; intervessel pits were bordered; vessel-parenchyma pits simple to half-bordered, scalariform, opposite to alternate; perforation plates were simple (Fig. 14), transverse to oblique; some vessels had 3 perforation plates; intermediate forms between scalariform with one incomplete bar to irregular and reticulate were observed (Fig. 15). Parenchyma was scanty paratracheal (Fig. 12). Multiseriate wide and high heterogeneous rays (Fig. 13) were composed of procumbent, upright or/and square cells, with lignified and unlignified portions; starch grains occurred in ray cells (Figs. 10, 12). Libriform fibres were present, rare septate. Bands of unlignified parenchyma including axial and radial parenchyma were present in fibrous wood (Fig. 10).

Root. Adult roots were covered by a peridermis, similar to the stem (Fig. 16); composed of pheloderm formed by 5 to 6 layers of rectangular cells in cross section, with primary walls; cork was formed by several layers of cells with suberized walls, which alternate with layers of cells with lignified walls.

Cortex was composed of parenchyma cells with primary walls. Druses were less frequent in *E. calochlora*, and absent in *E. rhodotricha*.

The primary phloem was collapsed (Figs. 16, 17), with caps of sclereids outside secondary phloem (Fig. 17). Secondary phloem (Fig. 17) comprised narrow and short sieve tube elements, with simple sieve plate, transversal to slightly oblique; companion cells; axial and radial parenchyma. Secondary xylem was fibrous in both species (Figs. 16-20), diffuse porous, composed of vessels predominantly solitary and multiples of 2 to 3, and less frequent, of 4 to 5 vessel elements with simple perforation plate, transverse to oblique; in *E. rhodotricha*, intermediate forms between scalariform with one incomplete bar to irregular and reticulate were observed, similar to the stem fibrous wood; intervessel pits were bordered; vessel-parenchyma pits were simple to half-bordered, scalariform, opposite to alternate. Wide band tracheids were absent. Scanty paratracheal parenchyma present (Fig. 17). Unlignified, multiseriate wide and high heterogeneous rays (Figs. 16-19) were composed of procumbent, upright or/and square cells. Druses and starch grains (Fig. 19) occurred in ray cells. Libriform fibres were present, septate (rare) only in *E. rhodotricha* (Fig. 20). Unlignified parenchyma was present including also axial parenchyma, forming bands, more evident in *E. rhodotricha*.

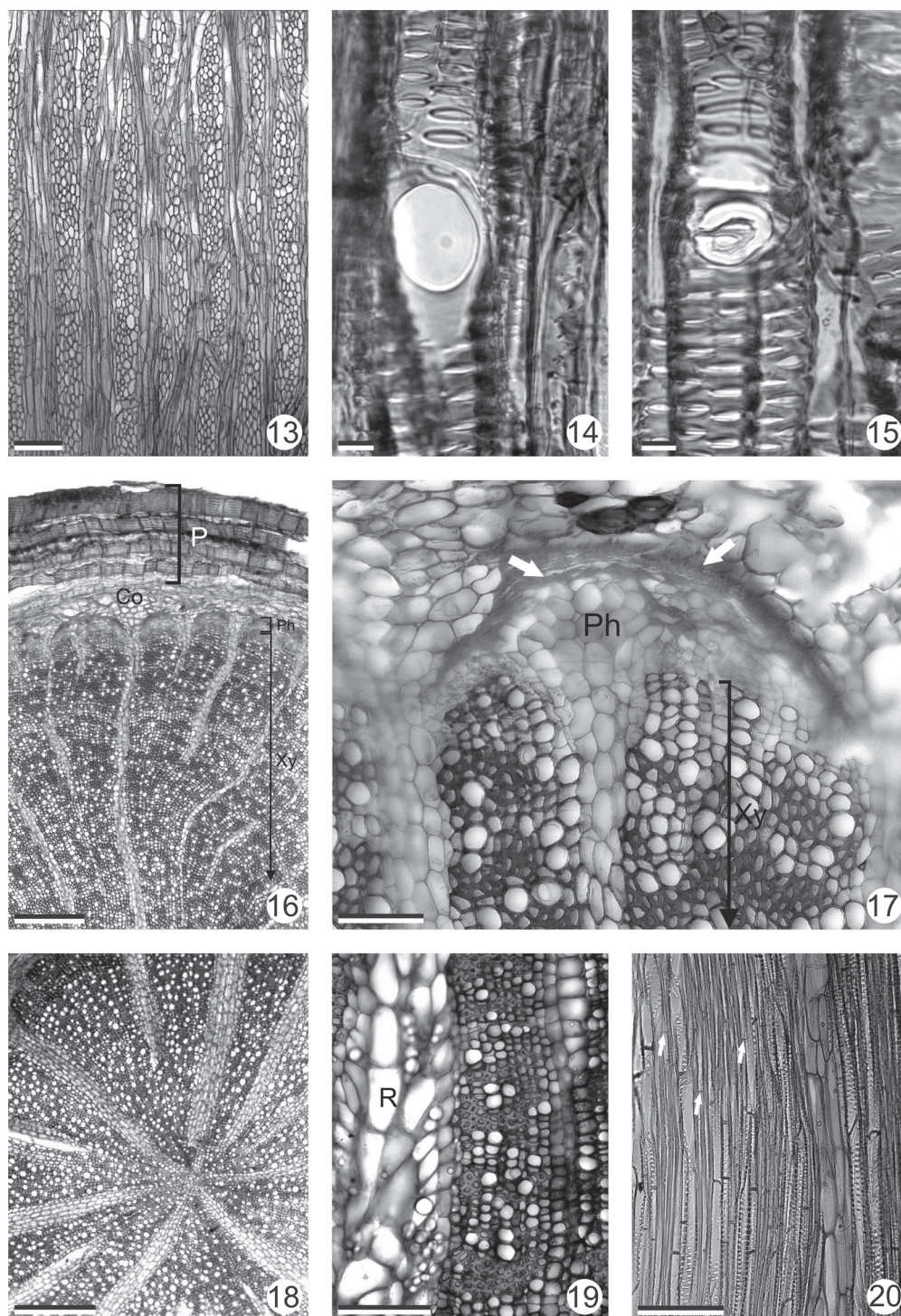
Discussion

The anatomical characteristics observed in the studied species are commonly observed in other Cactaceae species, as extensively described in the literature (Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002; Soffiatti and Angyalossy, 2003, 2007, 2009; Terrazas and Arias, 2003; Arruda et al., 2005; Mauseth, 2006).

The 2 *Echinopsis* species have a thick cuticle, an important adaptation for xeric habitats, protecting the plant body from water loss and pathogens. Unusual in Cactaceae (Gibson and Nobel, 1986; Loza-Cornejo and Terrazas, 2003), they showed a secondarily biseriate epidermis, which has also been reported for a few other genera in Trichocereae, such as *Harrisia* (Mauseth et al., 1998); a multiseriate epidermis was mentioned for *Espostoa* Britton and Rose (Mauseth, 1999). Reports of multiseriate epidermis exist for other tribes such as Pachycereeae (Gibson and Horak, 1978; Barthlott and Hunt, 1993; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002), Cactaceae (Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002), Notocactaceae (Nyffeler and Eggli, 1997; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002), Cereeae (Darling, 1989; Mauseth, 1996), and Browningieae (Mauseth, 1996). As stated by Loza-Cornejo and Terrazas (2003), multiple epidermis in cacti occur in unrelated genera and seem to have appeared several times in Cactaceae.

Parallelocytic stomata and a long substomatal chamber were observed in the investigated species, a common feature for the members of the family (Gasson, 1981; Eggli, 1984). In contrast with most xerophytes, several species of Cactaceae show superficial stomata (Eggli, 1984; Gibson and Horak, 1978; Fahn and Cutler, 1992; Loza-Cornejo and Terrazas, 2003; Soffiatti and Angyalossy, 2007), where guard cells are on the same level as the other epidermal cells. The long substomatal chamber, due to the thick hypodermis, reduces water loss when the stomata are open (Fahn and Cutler, 1992). According to Darling (1989), the reduced transpiration rates are combined with low CO₂ and O₂ exchange rates, prioritizing water conservation. Sunken stomata were observed in *E. rhodotricha*, a situation reported for some other genera (Metcalf and Chalk, 1950; Gasson, 1981; Eggli, 1984; Loza-Cornejo and Terrazas, 2003), maximizing water loss prevention. Nevertheless, this is a variable feature in the genus, once superficial stomata were observed in other species, such as in *Echinopsis aurea* Britton et Rose (Eggli, 1984), and in *E. calochlora*, while in *E. eyriesii* (Turpin) Zucc. these are sunken, as in *E. rhodotricha*.

The organization of cortical tissues in both studied *Echinopsis* species is typical of cacti (Gibson and Nobel, 1986; Loza-Cornejo and Terrazas, 2003; Mauseth,



Figures 13-20. 13-15, stem secondary xylem; tangential sections. *Echinopsis rhodotricha*. 13, large rays. 14, simple perforation plate of a vessel element. 15, incomplete perforation plate of a vessel element. 16-20, root and cross sections (16-19). 20, tangential section. 16-17, *E. calochlora*. 16, general view; note peridermis composed of several layers of cells with lignified walls alternate with cells with suberized walls; fibrous wood with large unignified rays. 17, phloem and xylem. Collapsed phloem (arrows) outside functional secondary phloem. 18-19, *E. rhodotricha*. 18, fibrous wood with large unignified rays. 19, detail of unignified rays containing starch grains. 20, *E. calochlora* tangential sections; septate fibres (arrows). Scale bars: 13= 400 μ m; 14-15= 10 μ m; 16, 18= 500 μ m; 17= 100 μ m; 19-20= 200 μ m. Co-cortex; P- peridermis; Ph- phloem; R- rays; Xy- xylem

2006; Soffiatti and Angyalossy, 2007): there is a thick hypodermis composed of several layers of colenchymatic cells, followed by a photosynthetic palisade parenchyma and the inner cortex, composed of isodiametric parenchymatic cells. The hypodermis, being a flexible tissue, has important functions in giving support to the stem and accommodating the stem changes in volume due to shrinkage and swelling, also protecting the inner tissues against pathogens (Gibson and Nobel, 1986). As the stems in most cacti are the main photosynthesizing organ, the organization of the chlorenchyma or palisade parenchyma is very similar to a leaf (Sajeva and Mauseth, 1991). The internal cortex cells store water (Mauseth, 1993b), and the large cells are able to expand and contract depending on hydration state or water availability (Mauseth, 2006).

Both species presented cortical and medullary bundles with secondary growth, spread out in all directions very similar to leaf veins. Like leaf veins, they are collateral and form a network that extends to the base of the palisade parenchyma. Cortical bundles are considered a synapomorphy for Cactoideae, present in nearly all species (Mauseth, 2006). They perform important functions in sugar and water transport to and from cortex cells and to the vascular system (Mauseth and Sajeva, 1992; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002; Mauseth, 2006). Mauseth (2004) considers that the presence of cortical bundles explains the large volume of cortex, as succulent euphorbias, for instance, do not possess cortical bundles and their stems never reach such a large size as cacti. Medullary bundles have the same function as cortical bundles, transporting water and nutrients (Mauseth, 1993a, 2006; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002), occurring only in Cactoideae (Mauseth, 1993a, 2006). According to Gibson and Nobel (1986) pith diameter increased during Cactaceae evolution and this event probably led to the emergence of medullary bundles.

In the basal and older regions of the stem, as well as in the root of these 2 *Echinopsis* species, the epidermis is substituted by a peridermis, as noted for many species in the family. The origin of phellogen from periclinal divisions of epidermal cells is very common in cacti (Gibson and Nobel, 1986; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002; Soffiatti and Angyalossy, 2003; Mauseth, 2006). Although the origin of phellogen in a plant organ can be variable, from different cell types, such as epidermal, colenchymatic, parenchymatic or even phloematic cells, the most common origin is from subepidermal layers of cells, according to Evert (2006). It was seen in *E. calochlora* and *E. rhodotricha* that phellem in both root and stem is composed by layers of suberized cells which alternate with layers of lignified cells, also a common feature for species of the family (Mauseth, 2006).

The phloem was composed of sieve tube elements and companion cells, axial and radial parenchyma and sometimes, non functional phloem might become lignified, similar to what was described for several Cactaceae stems (Mauseth, 1999; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002; Soffiatti and Angyalossy, 2003; Arruda et al., 2005; Mauseth, 2006), and roots (Mauseth and Ross, 1988; Mauseth, 1989). *Echinopsis rhodotricha* has fibre caps outside phloem; in *E. calochlora* they are absent, typical of species which have non fibrous wood (Mauseth et al., 1998).

Echinopsis calochlora and *E. rhodotricha* present fibrous wood in the roots while in the stems they both have non fibrous wood, corroborating the fact established by Mauseth and Stone-Palmquist (2001). These authors stated that the structure of wood in the stem and root of the same plant can be very different. *Echinopsis rhodotricha* has also fibrous wood in the stem, characterizing what is termed dimorphic wood: when young the plant produces one type of wood and later on, the cambium produces another type (Mauseth and Plemons, 1995; Mauseth and Plemons-Rodríguez, 1998). In the present work, it was observed a typical situation in *E. rhodotricha*: which first forms non fibrous wood, when the body is young and small and does not need special investment in support, and when mature, the cambium starts forming fibrous wood since support is then needed due to the larger size (Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002). The fibrous and non fibrous wood types observed in the present study have the same structure as described in literature, with fibrous wood composed of vessel elements in a matrix of libriform fibres, and non fibrous wood composed of vessel elements in a matrix of wide band tracheids (Gibson, 1973; Gibson and Nobel, 1986; Terrazas-Salgado and Mauseth, 2002; Mauseth, 2006; Soffiatti and Angyalossy, 2009). The only difference between the fibrous wood of the stem and root of *E. rhodotricha* is the presence of the storied structure in the stem, absent in the root. A noticeable feature observed in the secondary xylem of the stem in both species is the occurrence of a storied structure in the secondary xylem. This feature has been described in the literature for several species of Cactoideae, including *E. calochlora*, by Gibson (1973). This author observed that the rays are rarely storied, and mentions that the storied structure is more evident in specialized growth forms, such as globose and epiphytic species. Gibson (1973) also stated that in non fibrous wood it is a difficult feature to distinguish due to differences in the length of vessel elements and wide band tracheids, but this was not the case in the present study. Storied wood is a feature that occurs in several phylogenetically unrelated groups and it is found in groups where fusiform cambial initials are shorter (Carlquist, 2001). In the present study,

the non fibrous wood showed a storied structure, especially regarding wide band tracheids, more pronounced in *E. calochlora* than *E. rhodotricha*.

Many of the characteristics presented in this work corroborate the descriptions that had already been reported for other species of Cactoideae. Some anatomical features can be used as diagnostic, allowing for the segregation of the 2 species of *Echinopsis* studied, such as: presence of biseriated epidermis, sunken stomata, and fibrous and non fibrous wood in the stem of *E. rhodotricha*. As *Echinopsis* comprises a large number of species (ca. 128 species, Anderson, 2001), some intrageneric variability is expected for this genus, and more species should be investigated, in order to establish the diagnostic value of those traits mentioned.

Acknowledgements

Thanks to the “Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul” (FUNDECT), for the master scholarship to the first author, to the Research Coordinator – Pro-Reitoria de Pesquisa e Pós-Graduação da Universidade Federal Mato Grosso do Sul, from the Programa de Pós Graduação em Biologia Vegetal, and the National Council of Research (CNPq), process n. 473673/2007-0. We would like to thank the Scanning Electronic Microscope Center of the Federal University of Paraná, especially to the Dr. Cleusa Bona due to the equipment use; to Dr. Geraldo Alves Damasceno Jr. and the Msc. Vali Joana Pott for identifying the species and to the “Pantanal Seeds Net” by the logistic support on the field sampling.

Literature cited

- Anderson, E. F. 2001. The cactus family. Timber Press, Portland, Oxford. 776 p.
- Arruda, E., G. F. Melo-De-Pinna and M. Alves. 2005. Anatomia dos órgãos vegetativos de Cactaceae da caatinga pernambucana. *Revista Brasileira de Botânica* 28:589-601.
- Barthlott, W. and D. R. Hunt. 1993. Cactaceae. In *The families and genera of vascular plants*, K. Kubitzki (ed.). Springer-Verlag, Berlin. p. 161-197.
- Carlquist, S. 2001. Comparative wood anatomy. Systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood, 2nd edition. Springer-Verlag, Berlin. 448 p.
- Darling, M. S. 1989. Epidermis and hypodermis of the saguaro cactus (*Cereus giganteus*): anatomy and spectral properties. *American Journal of Botany*. 76:1698-1706.
- Eggli, U. 1984. Stomatal types of Cactaceae. *Plant Systematics and Evolution* 146:197-214.
- Eggli, U. 2002. Synopsis of the Cactaceae of Mato Grosso, Brazil. *Haseltonia* 9:146-166.
- Evert, R. F. 2006. *Esau's plant anatomy. Meristems, cells and tissues of the plant body – Their structure, function and development*. 3rd edition, John Wiley & Sons, Inc., New Jersey. 601 p.
- Fahn, A. and D. F. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Gebruder Borntraeger. Berlin, Stuttgart. 178 p.
- Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature* 155:51.
- Gasson, P. 1981. Epidermal anatomy of some North American globular cacti. *The Cactus and Succulent Journal of Great Britain* 43:101-108.
- Gibson, A. C. 1973. Comparative anatomy of secondary xylem in Cactoideae (Cactaceae). *Biotropica* 5:29-65.
- Gibson, A. C. and K. Horak. 1978. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 65:1013-1057.
- Gibson, A. C. and P. S. Nobel. 1986. *The cactus primer*. Harvard University Press, Cambridge, London. 286 p.
- IBAMA. 2008. Instrução Normativa nº 06, de 23 de setembro de 2008. 55 p.
- Jensen, W. A. 1962. *Botanical histochemistry, principles and practice*. W. H. Freeman, San Francisco. p. 408.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw Hill Book, New York. 523 p.
- Loza-Cornejo, S. and T. Terrazas. 2003. Epidermal and hypodermal characteristics in North American Cactoideae (Cactaceae). *Journal of Plant Research* 116:27-35.
- Mauseth, J. D. 1989. Comparative structure-function studies within a strongly dimorphic plant, *Melocactus intortus* (Cactaceae). *Bradleya* 7:1-12.
- Mauseth, J. D. 1993a. Medullary bundles and the evolution of cacti. *American Journal of Botany* 80:928-932.
- Mauseth, J. D. 1993b. Water-storing and cavitation-preventing adaptations in wood of cacti. *Annals of Botany* 72:81-89.
- Mauseth, J. D. 1996. Comparative anatomy of tribes Cereeae and Browningieae (Cactaceae). *Bradleya* 14:66-81.
- Mauseth, J. D. 1999. Comparative anatomy of *Espostoa*, *Pseudoespostoa*, *Thrixanthocereus* and *Vatricania* (Cactaceae). *Bradleya* 17:27-37.
- Mauseth, J. D. 2004. The structure of photosynthetic, succulent stems in plants other than cacti. *International Journal of Plant Sciences* 165:1-9.
- Mauseth, J. D. 2006. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae. *Annals of Botany* 98:901-926.
- Mauseth, J. D. and B. J. Plemons. 1995. Developmentally variable, polymorphic woods in cacti. *American Journal of Botany* 82:1199-1205.
- Mauseth, J. D. and B. J. Plemons-Rodriguez. 1998. Evolution of extreme xeromorphic characters in wood: a study of

- nine evolutionary lines in Cactaceae. *American Journal of Botany* 85:209-218.
- Mauseth, J. D. and R. G. Ross. 1988. Systematic anatomy of the primitive cereoid cactus *Leptocereus quadricostatus*. *Bradleya* 6:49-64.
- Mauseth, J. D. and M. Sajeve. 1992. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti. *Annals of Botany* 70:317-324.
- Mauseth, J. D. and M. E. Stone-Palmquist. 2001. Root wood differs strongly from shoot wood within individual plants of many Cactaceae. *International Journal of Plant Sciences* 162:767-776.
- Mauseth, J. D., T. Terrazas and S. Loza-Cornejo. 1998. Anatomy of relictual members of Subfamily Cactoideae, IOS Group 1a (Cactaceae). *Bradleya* 16:31-43.
- Metcalf, C. R. and L. Chalk. 1950. *Anatomy of Dicotyledons – leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*, volume I. Clarendon Press, Oxford. p. 724.
- Nyffeler, R. and U. Eggli. 1997. Comparative stem anatomy and systematics of *Eriosyce sensu lato* (Cactaceae). *Annals of Botany* 80:767-786.
- Richter, H. G. 1977. Differential staining of oil and mucilage in idioblasts of Lauraceae. *IAWA* 4:76.
- Richter, H. G. 1985. Wood and bark anatomy of Lauraceae II. *Licaria* Aublet. *IAWA Bulletin* 6:187-199.
- Sajeve, M. and J. D. Mauseth. 1991. Leaflike structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti. *Annals of Botany* 68:405-411.
- Silva, J. dos S. V. da, A. Pott, E. L. Cardoso, A. S. de Moraes, S. M. Salis, V. J. Pott, R. de A. Mauro and S. Galdino. 2000. Zoneamento ambiental – Borda Oeste do Pantanal: Maciço do Urucum e Adjacências. Embrapa. 1ª edição. p. 9-22.
- Soffiatti, P. and V. Angyalossy. 2003. Stem anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). *Bradleya* 21:39-48.
- Soffiatti, P. and V. Angyalossy. 2005. Wood Anatomy of *Cipocereus* (Cactaceae). *IAWA Journal* 26:299-308.
- Soffiatti, P. and V. Angyalossy. 2007. Anatomy of Brazilian Cereae (subfamily Cactoideae, Cactaceae): *Arrojadoa* Britton & Rose, *Stephanocereus* A. Berger and *Brasilicereus* Backeberg. *Acta Botanica Brasilica* 21:813-822.
- Soffiatti, P. and V. Angyalossy. 2009. Increased water storage capacity in cactus wood: a study in the tribe Cereae (Cactoideae, Cactaceae). *Haseltonia* 15:1-6.
- Taylor, N. P. 2000. Cactaceae of eastern Brazil. Ph.D. Thesis, Royal Botanic Gardens, Kew. p. 414.
- Taylor, N. P. and D. C. Zappi. 2004. Cacti of eastern Brazil. Royal Botanic Gardens, Kew. p. 499.
- Terrazas, T. and S. Arias. 2003. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae. *The Botanical Review*. 68:444-473.
- Terrazas-Salgado, T. and J. D. Mauseth. 2002. Shoot Anatomy and morphology. In *Cacti biology and uses*, S. Nobel (ed.). University of California Press. Berkeley. p. 23-40.



Threatened Neotropical mollusks: analysis of shape differences in three endemic snails from High Paraná River by geometric morphometrics

Moluscos neotropicales amenazados: análisis de diferencias de forma en tres caracoles endémicos del río Alto Paraná mediante morfometría geométrica

Roberto E. Vogler^{1,2✉}, Ariel A. Beltramino^{1,3}, Diego E. Gutiérrez-Gregoric^{1,2}, Juana G. Peso⁴, Miguel Griffin^{2,4} and Alejandra Rumi^{1,2}

¹División Zoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n (B1900FWA), La Plata, Argentina.

²Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina.

³Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), Argentina.

⁴Laboratorio de Plancton y Bentos, Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Misiones, Rivadavia 2370 (N3300LDX), Posadas, Argentina.

⁵División Paleozoología Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n (B1900FWA), La Plata, Argentina.

✉ robertovogler@fcnym.unlp.edu.ar; robertovogler@yahoo.com.ar

Abstract. Variation in shape among a living and 2 extinct aquatic snails of the genus *Aylacostoma*, using a geometric morphometric method of thin plate splines and multivariate analysis was investigated. The analysis was performed to evaluate the diagnostic capability of this method and to explore shell shape differences, due to the lack of other data, in an attempt to answer why only 1 of the species persisted in the wild. Sixteen landmarks in a bi-dimensional space for 32 shells of type, paratype and reference specimens deposited in museums of Argentina were defined. Analysis was successful in assigning individual specimens to particular species. Statistically significant differences in last whorl, aperture, and spire were found for the first 4 non-uniform components explaining an 85% of local variation observed. Differences could be related to a differential use of habitat and/or to the degree of exposure to water current. More globose shell found in the extinct species could be associated to habitats and substrata with the highest water currents, whereas the more stylized shell in the third species could be related to a preference for more protected habitats, like those where it presently occurs.

Key words: Argentina, *Aylacostoma*, freshwater, native species, Paraguay, TPS.

Resumen. La variación de forma entre una especie viviente y dos extintas de caracoles acuáticos del género *Aylacostoma*, fue investigada mediante el método de morfometría geométrica de “thin plate splines” y análisis multivariado. El análisis se realizó para evaluar la capacidad diagnóstica del método y explorar las diferencias de forma de conchilla, debido a la falta de otros datos, en un intento por responder por qué sólo una de las especies persistió en la naturaleza. Dieciséis “landmarks” fueron definidos en un espacio bi-dimensional para 32 conchillas de ejemplares tipo, paratipo y de referencia depositados en museos de Argentina. El análisis fue exitoso en la asignación de los individuos a especies particulares. Se encontraron diferencias significativas en el último anfracto, apertura y espira respecto de los 4 primeros componentes no uniformes, que explicaron el 85% de la variación observada. Estas diferencias podrían vincularse a un uso diferencial del hábitat y/o al grado de exposición a la corriente. La conchilla más globosa en las especies extintas pudo estar asociada a hábitats y sustratos con mayores corrientes, mientras que la conchilla más estilizada en la tercera especie podría estar relacionada con la preferencia por hábitats más protegidos, como los que actualmente habita.

Palabras clave: agua dulce, Argentina, *Aylacostoma*, especies nativas, Paraguay, TPS.

Introduction

Freshwater gastropods are found on every continent and in nearly all aquatic habitats (Strong et al., 2008). South America still lacks global estimates of species richness of

mollusks (Lévêque et al., 2005), although local diversity estimates for large South American rivers (i.e. Uruguay, Paraná and Río de la Plata) and their tributaries, indicate that diversity of freshwater gastropods in this continent might be very high, including faunas that are sometimes extremely speciose and frequently do not occur in other continents (Lévêque et al., 2005; Gutiérrez-Gregoric et al.,

Recibido: 17 julio 2011; aceptado: 11 mayo 2012

2006; Rumi et al., 2006, 2008; Strong et al., 2008; Núñez et al., 2010). Nonetheless, many native snail populations are declining in numbers as a consequence of continuous degradation and destruction of their natural ecosystems because of unabated human activity (Rumi et al., 2006; Strong et al., 2008; Darrigran and Damborenea, 2011).

The genus *Aylacostoma* Spix, 1827 is included in the gastropod family Thiariidae Gill, 1871. The understanding of Thiariidae has notably increased in recent times (e.g. Glaubrecht, 1996, 1999, 2006; Michel, 2004; Gomez et al., 2011; Strong et al., 2011). However, although more than 30 species of *Aylacostoma* from Central and South America are reported in the literature (e.g. Simone, 2006), the genus has never been comprehensively revised. Excepting some anatomical data (i.e. Hylton-Scott, 1953; Morrison, 1954; Simone, 2001) and 2 phylogenetic studies based on comparative morphology (Simone, 2001, 2011), current knowledge of species of *Aylacostoma* is based solely on original descriptions and records of their occurrence as published in inventories of molluscan or benthic faunas (e.g. Souza et al., 2008; Jorcin et al., 2009).

The occurrence of species of this genus in Argentina and Paraguay was first reported by Hylton-Scott (1953, 1954). She described *A. guaraniticum* (Hylton-Scott, 1953), *A. chloroticum* Hylton-Scott, 1954 and *A. stigmaticum* Hylton-Scott, 1954 (Fig. 1). These species are considered viviparous, they reproduce by parthenogenesis

and no males have been reported (Quintana and Mercado-Laczkó, 1997; Ostrowski de Núñez and Quintana, 2008). Of the 3 species, the only available anatomical data is for *A. guaraniticum* (Hylton-Scott, 1953), whereas for the other species only shells have been described (Hylton-Scott, 1954).

The 3 species were recorded in highly oxygenated freshwater habitats near the Yacyretá-Apipé rapids in the Paraná River (Argentina-Paraguay), between the Argentine cities of Ituzaingó (27°37' S, 56°40' W) and Posadas (27°20' S, 55°55' W) (Ostrowski de Núñez and Quintana, 2008). Fifty years later, these endemic species were threatened by extinction as the result of major alteration in the flow regime along the rapids. Such alteration was caused by the construction of the Yacyretá Binational Hydroelectric power plant (Seddon, 2000; Ostrowski de Núñez and Quintana, 2008). Of the 3 species described until 1993 (before impoundment), only *A. chloroticum* still persists currently in 2 relictual populations at the upstream section of the reservoir (Ostrowski de Núñez and Quintana, 2008) while *A. guaraniticum* and *A. stigmaticum* are categorized as extinct in the wild (Mansur, 2000a, b).

The 3 species from Argentina-Paraguay constitute the southernmost record of the entire South and Central American range of the genus and are supposed to represent closely related species (Castellanos, 1981). However, the lack of previous studies and the absence of soft parts

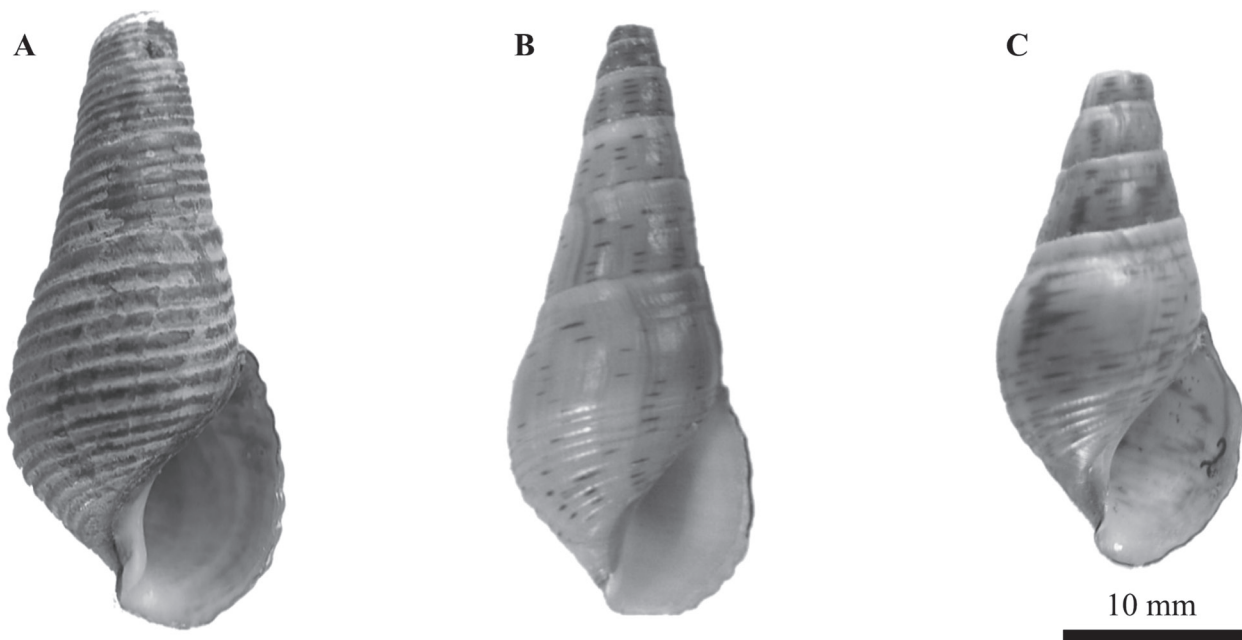


Figure 1. Specimens of the 3 endemic species of *Aylacostoma* from Argentina and Paraguay. Scale 10 mm. A, *A. guaraniticum* -MLP N° 11213-; B, *A. chloroticum* -UNaM I CR1-; C, *A. stigmaticum* -MLP N° 10964-.

deposited in museum collections, jointly with the extinction in the wild of *A. guaraniticum* and *A. stigmaticum*, have hampered further insight into their anatomy, biology, ecology and evolution.

Shape analysis is a fundamental part of much biological research and an indispensable technique in the identification of species (Adams et al., 2004), and may be a valuable tool for understanding species in which no other information is available. Information about the shape of an organism can be quickly and precisely captured by processing digital images with the “landmark methods” of geometric morphometrics that quantifies deformations of morphometric points in coordinate space and separate size and shape variation as a standard part of the analysis. Landmark methods have demonstrated to be very effective, particularly when combined with multivariate statistical techniques (Rohlf et al., 1996; Cadrin, 2000; Zelditch et al., 2004; Conde-Padín et al., 2007).

Considering that morphology could reflect special adaptations to some environmental features, we investigated if the geometric morphometric analysis will allow characterizing shell shape in these *Aylacostoma* species, in an attempt to answer why only 1 of these species persisted in the wild. Also we evaluate the diagnostic capability of this method for referring individual specimens to particular species; especially given that the anatomy is unknown.

Material and methods

Samples examined include 32 shells of *Aylacostoma* from Argentina and Paraguay hosted in the Argentine Museum of Natural Sciences “Bernardino Rivadavia” -MACN- (Buenos Aires, Argentina); La Plata Museum -MLP- (La Plata, Argentina) and the National University of Misiones -UNaM- (Posadas, Argentina). This study was based only on museum material, given the lack of living populations of *A. stigmaticum* and *A. guaraniticum* (Mansur, 2000a, b). Neither fixed specimens, soft parts, radulae nor previous studies of them (except for original descriptions) were found in museum collections and published reports.

All the material include type, paratype and reference adult specimens of *A. guaraniticum* (MACN-In N° 29251; MLP N° 11213; UNaM CR-1; total length range [last 3 whorls]: 24.70 – 34.76 mm); *A. stigmaticum* (MACN-In N° 488-2; MLP N° 10963/64/65; UNaM CR-1; total length range [last 3 whorls]: 21.89 – 27.88 mm) and *A. chloroticum* (MLP N° 10958 and 11596; UNaM CR-1; total length range [last 3 whorls]: 23.17 – 33.76 mm).

All specimens were photographed with a Samsung SL-76 camera (8 mega pixels definition). The same shell orientation was used for all specimens, with coiling axis

of shell on the y-axis and aperture on the same plane as the camera objective (Carvajal-Rodríguez et al., 2005, 2006). All images included a 5 cm graded scale. Sixteen landmarks were selected along the shell perimeter in order to capture differences in all regions of the shell (Fig. 2), following a criterion similar to that of Conde-Padín et al. (2007) (Table 1).

As stated by Carvajal-Rodríguez et al. (2005) in a study of *Littorina* snails, these points do not necessarily represent homologous landmarks -from a developmental point of view- in different specimens, although they allow to capture and analyze objectively and repeatably, shell shape in species of *Aylacostoma*. Six landmarks (LM4, LM5, LM8, LM9, LM11, LM12) were treated as sliding

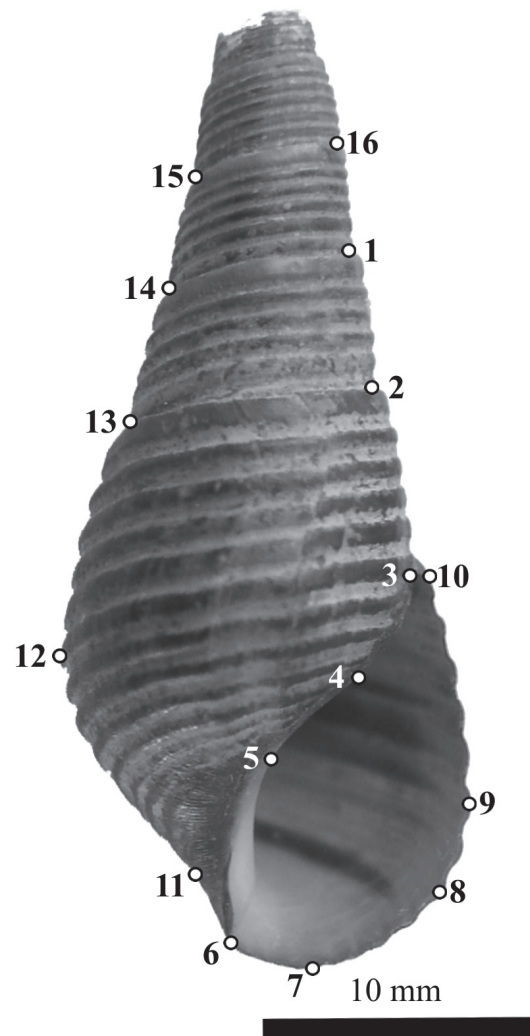


Figure 2. Location of the sixteen landmarks on shell photographs. Scale 10 mm.

Table 1. Position of the sixteen landmarks selected along the shell perimeter

| <i>Landmark</i> | <i>Position</i> |
|-----------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| LM1 | On the right border of the profile of the shell at the end of the upper suture of the penultimate whorl. |
| LM2 | On the right border of the profile of the shell at the end of the upper suture of the last whorl. |
| LM3 | At the end of the suture of the last whorl. |
| LM4 and LM5 | Respectively on the most external and internal points at the left profile of the shell aperture on their intersection with a perpendicular line to the axis from LM6. |
| LM6 | At the end of the columella. |
| LM7 | At the lowest point of the base. |
| LM8 | At the most external point on the right profile of the last whorl at its intersection with a perpendicular line to the axis from LM6. |
| LM9 | On the outermost point of apertural lip. |
| LM10 | On the right outline of the shell at the end of the lower suture of the last whorl. |
| LM11 | At the most internal point on the left outline of the last whorl. |
| LM12 | At the most external point on the left outline of the last whorl. |
| LM13 | On the left outline of the shell at the end of the upper suture of the last whorl. |
| LM14 | On the left border of the outline of the shell at the end of the upper suture of the penultimate whorl. |
| LM15 | On the left outline of the shell at the end of the upper suture of the antepenultimate whorl. |
| LM16 | On the right outline of the shell at the end of the upper suture of the antepenultimate whorl. |

semi-landmarks by using TPSUTIL version 1.44 (Rohlf, 2009), thus relaxing the homology criterion.

The raw coordinate configurations of all specimens were aligned (i.e. translated, rotated and scaled to match one another) using the Generalized Procrustes Analysis (GPA) procedure to eliminate variation due to differences in scale and orientation, which establishes an average configuration by minimizing the sum of squared distances between homologous landmarks from different specimens (Rohlf and Slice, 1990; Rohlf, 1999; Rufino et al., 2006). This average configuration of landmarks resulting from GPA or tangent configuration (Cavalcanti et al., 1999) served as the “reference configuration” in subsequent calculations. For each specimen, a variable for size (centroid size) and a set of variables for shape (uniform and non-uniform components) of shell shape were also obtained. Centroid size is obtained as a scaling factor during GPA (Bookstein, 1991; Conde-Padín et al., 2007). The 2 uniform components describe differences that affect equally all parts of the shell (global differences). In contrast, non-uniform components account for local shape deformations of the reference configuration at different spatial scales (Conde-Padín et al., 2007).

The coordinates of all aligned specimens were used for the thin plate splines -TPS- and relative warp analysis -RWA- (Bookstein, 1989, 1991; Rohlf, 1993), in order to analyze and display the direction of shape differences among species. In the TPS method, a hypothetical infinitely thin metal plate (grid) is fitted over the reference configuration, which is then deformed until it matches

exactly the target shape (Bookstein, 1989, 1991; Rohlf et al., 1996). Relative warps (RWs) are the principal components of any kind of shape variables and reflect the major trends in shape variation (Rufino et al., 2006).

Landmark data were obtained by digitizing images of the shells as in Fig. 2, using software TPSDIG version 2.12 (Rohlf, 2008) to generate coordinates. Relative warp analysis and computation of partial warp scores were computed using TPSRELW version 1.49 (Rohlf, 2010) with the scaling option $\alpha = 0$ that weighs all landmarks equally and is considered to be more appropriate for systematic studies (Loy et al., 1993; Rohlf, 1993; Rohlf et al., 1996; Cavalcanti et al., 1999).

The first 4 derived morphometric variables studied (RWs1-4) were included in a non-parametric MANOVA (NP-MANOVA) (Anderson, 2001) based on Mahalanobis distance (9 999 permutations), in order to test the significance of the mean shell shape of the species. After NP-MANOVA, a canonical variates analysis (CVA) was conducted on the same first 4 RWs, in order to maximize the separation between groups (Zelditch et al., 2004), to estimate misclassification rates, and to evaluate the shape differences that best distinguish among the 3 species (Márquez et al., 2010). TPS deformation grids along the canonical axes were generated in TPSREGR version 1.38 (Rohlf, 2011).

Statistical analyses were performed with PAST, version 2.14 (Hammer et al., 2001). Most of the programs used in this study are available at <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>

Table 2. Classification matrix showing the number and percentage of individuals correctly classified for each species

| | <i>A. chloroticum</i> | <i>A. guaraniticum</i> | <i>A. stigmaticum</i> | % |
|------------------------|-----------------------|------------------------|-----------------------|-------|
| <i>A. chloroticum</i> | 10 | 1 | 0 | 90.90 |
| <i>A. guaraniticum</i> | 1 | 13 | 0 | 92.85 |
| <i>A. stigmaticum</i> | 0 | 0 | 7 | 100 |
| Total | 11 | 14 | 7 | 94.58 |

Results

Relative warp analysis showed that approximately 85% of the local shell variation is explained by the first 4 RWs (i.e. RW1= 57.41%; RW2= 13.15%; RW3= 8.78%; RW4= 5.48%). The NP-MANOVA conducted in order to test the significance of the mean shell shape of the 3 species was highly significant ($F= 7.164$, $p= 0.0001$). Shape differences among species were maximized using CVA, and species were successfully discriminated (Fig. 3, Table 2). The CV1 (explaining 79.08% of the observed variation) can discriminate among the 3 species at the same time, while CV2 (explaining 20.92% of the observed variation) only discriminates between *A. guaraniticum* and the others (Fig. 3).

External landmarks and those that represent the aperture were connected by lines for an easier visualization of the meaning of deformations (Fig. 4). When analyzed from the lowest to the highest scores, first canonical axis can be mainly described as an expansion of the last whorl and aperture, involving almost all landmarks in the area. Also an antero-posterior contraction of spire was observed, showing an upward displacement of landmark pair defining the lower suture of penultimate whorl (LM13-LM2), as well as a downward and inwards displacement of landmark pair located on the upper suture of antepenultimate whorl (LM15-LM16) (Figs. 4A, B). In turn, when analyzed from the lowest to highest scores, the second canonical axis reveals no noticeable differences in spire shape, and variation was mostly associated to last whorl including an upward displacement of LM12 and a shrinking of LM6 and LM7 (Figs. 4C, D).

Discussion

Thin plate splines methods are increasingly used for morphometric research because they: *i*) allow complete separation of size and shape into distinct variables; *ii*) permit segregation of shape into uniform and non-uniform components; *iii*) have powerful means to visualize morphologic differences; *iv*) enable the incorporation of shape variables derived from geometric morphometric analyses into commonly used multivariate analyses; *v*) are cheap, and *vi*) employ user-friendly software (Anderson and Roopnarine, 2005; Carvajal-Rodríguez et al., 2005).

Application of geometric morphometric methods has demonstrated to be very useful in determining both intra (e.g. Palmer et al., 2004; Krapivka et al., 2007; Márquez et al., 2010; Valladares et al., 2010) and interspecific groups in mollusks (e.g. Ferson et al., 1985; Innes and Bates, 1999; Dommergues et al., 2003; Aguirre et al., 2006; Rufino et al., 2006). Like bivalves, gastropods have hard shells which make them excellent candidates for shape analysis by means of geometric morphometrics (e.g. Carvajal-Rodríguez et al., 2005, 2006), as no deformation occurs during manipulation.

In this study, significant differences in shell shape were found in the available museum material for *A. guaraniticum*, *A. chloroticum* and *A. stigmaticum* and almost 95% of the individual specimens were correctly assigned to species. We believe that the success of the method in revealing these differences seems to provide a robust basis to examine the morphological variation in these mollusks. This geometric sensivity has been noted by others in revealing shape differences in populations and specimens of sibling species of *Littorina* or British rough periwinkles (Carvajal-Rodríguez et al., 2005; Conde-Padín et al., 2007) and sibling species of *Nassarius* (Carvajal-Rodríguez et al., 2006). In the species studied here, the main shape differences evidenced along canonical axes can be summarized as changes in spire, last whorl and aperture. The most notorious discriminating differences

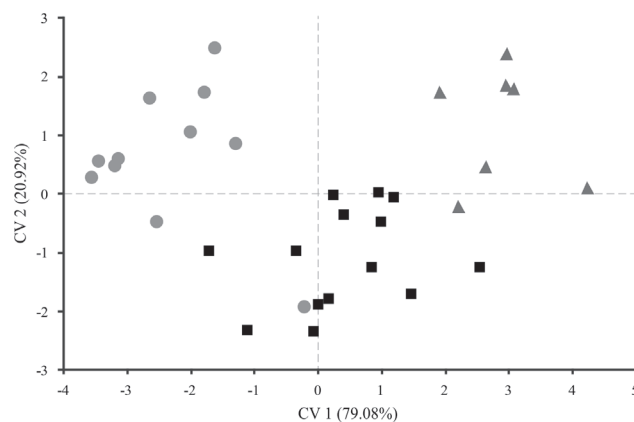


Figure 3. Scatterplot of individual scores from the canonical variates analysis (CVA) of all specimens. ●, *A. chloroticum*; ■, *A. guaraniticum*; ▲, *A. stigmaticum*.

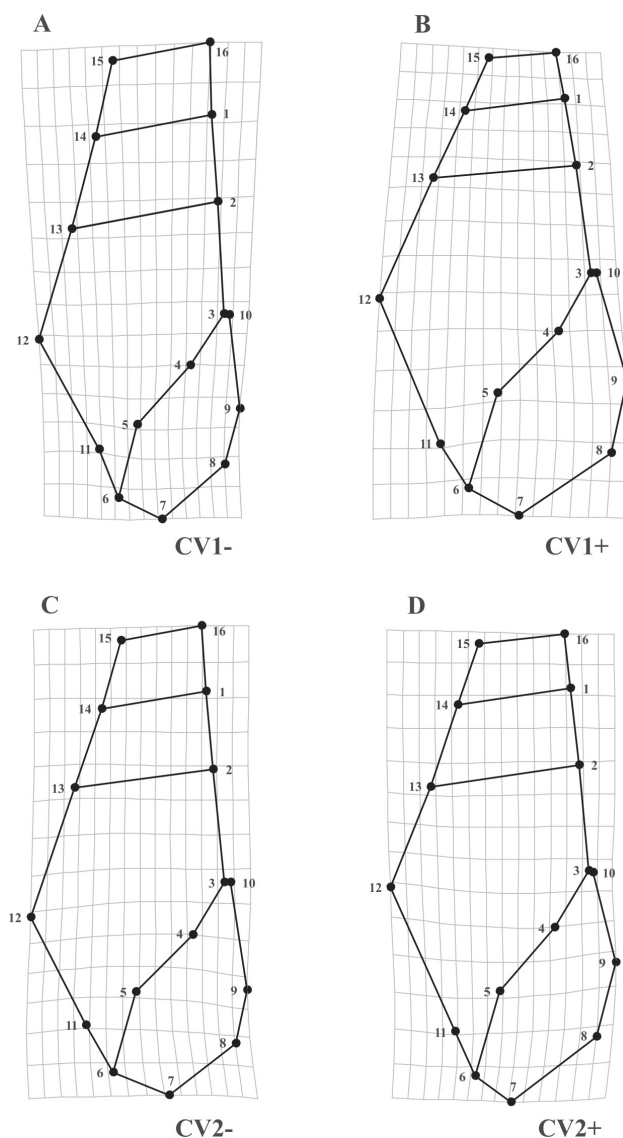


Figure 4. Deformation grids showing the most extreme negative and positive shape changes along the 2 canonical axes. A, B: CV1; C, D: CV2.

were concentrated on CV1, where the species shape varies in a range from more stylized shells in *A. chloroticum* to more globose shells in *A. stigmaticum*.

The detection of 2 statistically significant variables, which summarize the main differences in shape among the 3 species, is interesting because previous geometric morphometric studies in gastropods have suggested that an interpretation of shape in simple biological terms is possible (Carvajal-Rodríguez et al., 2005; Conde-Padín et al., 2007). As an example Conde-Padín et al. (2007) proposed that the more globose shell found in an ecotype of *Littorina saxatilis* (Olivier, 1792) is possibly related with

the need for resisting crab attacks, which are common where this ecotype lives. Unfortunately, no interpretations of this nature -as could be resistance to molluscivorous fish- can be inferred for the *Aylacostoma* species from the Paraná River because of: *i*) the disappearance in 1993 of the rapids where the species lived (Quintana and Mercado-Laczkó, 1997); *ii*) the extinction in the wild of *A. guaraniticum* and *A. stigmaticum* (Quintana and Mercado-Laczkó, 1997; Mansur, 2000a, b), and *iii*) the lack of previous studies. Nevertheless, considering that the 3 species inhabited highly oxygenated shallow freshwater habitats in the rapids (Quintana and Mercado-Laczkó, 1997), it seems probable that the differences between the 3 species regarding last whorl, aperture and spire shapes could possibly be explained by a differential use of the habitat and/or perhaps by different degrees of exposure to water currents.

As previously demonstrated for other freshwater snails (Greenwood and Thorp, 2001), a larger foot could be related to the ability to avoid being dislodged by waves. Thus, we hypothesized that the more globose shell and more oval aperture found in *A. stigmaticum*, followed to a lesser degree by *A. guaraniticum*, may be associated to habitats and substrata with the highest water currents in the rapids. Contrarily, the stylized shell seen in *A. chloroticum* may be related to the preference for more protected habitats as those found at the upstream section of the Yacyretá Reservoir, where 2 relictual populations of *A. chloroticum* still persist (Ostrowski de Nuñez and Quintana, 2008). Further studies should be made on these populations to test our hypothesis.

Finally, we believe that geometric approaches should not be limited only to the species of *Aylacostoma* from the Argentina and Paraguay as we consider that they are valuable analytical tools for quantifying and exploring the shape, that together with other data (e.g. anatomical, morphological, ecological and genetical) could contribute to the revision of this particular group of mollusks.

Acknowledgements

We thank Dra. Verónica Núñez, Dr. Rolando González-José and two anonymous reviewers for their helpful comments and suggestions.

Literature cited

- Adams, D., F. Rohlf and D. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *The Italian Journal of Zoology* 71:5-16.
- Aguirre, M. L., S. I. Perez and Y. N. Sirch. 2006. Morphological variability of *Brachidontes* Swainson (Bivalvia, Mytilidae)

- in the marine Quaternary of Argentina (SW Atlantic). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 239:100-125.
- Anderson, M. J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Anderson, L. C. and P. D. Roopnarine. 2005. Role of constraint and selection in the morphologic evolution of *Caryocorbula* (Mollusca: Corbulidae) from the Caribbean Neogene. *Palaeontologia Electronica* 8:32A:18p.
- Bookstein, F. L. 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. *IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence* 11:567-585.
- Bookstein, F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press, New York. 435 p.
- Cadrin, S. X. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 10:91-112.
- Carvajal-Rodríguez, A., P. Conde-Padín and E. Rolán-Álvarez. 2005. Decomposing shell form into size and shape by geometric-morphometric methods in two sympatric ecotypes of *Littorina saxatilis*. *Journal of Molluscan Studies* 71:313-318.
- Carvajal-Rodríguez, A., J. Guerra-Varela, B. Fernández, E. Rolán and E. Rolán-Álvarez. 2006. An example of the application of geometric morphometric tools to the morphological diagnosis of two sibling species in *Nassarius* (Mollusca, Prosobranchia). *Iberus* 24:81-88.
- Castellanos, Z. A. 1981. La familia Thiaridae, Morrison 1952 en la Argentina. In *Fauna de agua dulce de la República Argentina. Moluscos gasterópodos*, R. A. Ringuelet (ed.). Vol. 15, fas 3. FECIC, Buenos Aires. p. 7-18.
- Cavalcanti, M. J., L. R. Monteiro and P. R. D. Lopes. 1999. Landmark-based morphometric analysis in selected species of serranid fishes (Perciformes: Teleostei). *Zoological Studies* 38:287-294.
- Conde-Padín, P., J. W. Grahame and E. Rolán-Álvarez. 2007. Detecting shape differences in species of the *Littorina saxatilis* complex by morphometric analysis. *Journal of Molluscan Studies* 73:147-154.
- Darrigran, G. and C. Damborenea. 2011. Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science* 28:1-7.
- Dommergues, E., J. L. Dommergues, F. Magniez, P. Neige and E. P. Verrecchia. 2003. Geometric measurements analysis versus Fourier series analysis for shape characterization using the gastropod shell (*Trivia*) as an example. *Mathematical Geology* 35:887-894.
- Ferson, S., F. J. Rohlf and R. K. Koehn. 1985. Measuring shape variation of two dimensional outlines. *Systematic Zoology* 34:59-68.
- Glaubrecht, M. 1996. *Evolutionsökologie und Systematik am Beispiel von Süb- und Brackwasserschnecken (Mollusca: Caenogastropoda: Cerithioidea): Ontogenese-Strategien, paläontologische Befunde und Historische Zoogeographie*. Backhuys Publishers, Leiden. 544 p.
- Glaubrecht, M. 1999. Systematics and the evolution of viviparity in tropical freshwater gastropods (Cerithioidea: Thiaridae sensu lato) - an overview. *Courier Forschungs-Institut Senckenberg* 215:91-96.
- Glaubrecht, M. 2006. Independent evolution of reproductive modes in viviparous freshwater Cerithioidea (Gastropoda, Sorbeoconcha): a brief review. *Basteria* 69 (Suppl. 3):28-32.
- Gomez, M. I., E. E. Strong and M. Glaubrecht. 2011. Redescription and anatomy of the viviparous freshwater gastropod *Hemisinus lineolatus* (W. Wood, 1828) from Jamaica (Cerithioidea, Thiaridae). *Malacologia* 53:229-250.
- Greenwood, K. S. and J. H. Thorp. 2001. Aspects of ecology and conservation of sympatric, prosobranch snails in a large river. *Hydrobiologia* 455:229-236.
- Gutiérrez-Gregoric, D. E., V. Núñez, A. Rumi and M. A. Roche. 2006. Freshwater gastropods from Del Plata Basin, Argentina checklist and new locality records. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay* 9:51-60.
- 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. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; 4:1:4:9 p.
- Hylton-Scott, M. I. 1953. El género *Hemisinus* (*Melaniidae*) en la costa fluvial argentina (Mol. Prosobr.). *Physis* 20:438-443.
- Hylton-Scott, M. I. 1954. Dos nuevos melanidos del Alto Paraná (Mol. Prosobr.). *Neotropica* 1:45-48.
- Innes, D. J. and J. A. Bates. 1999. Morphological variation of *Mytilus edulis* and *Mytilus trossulus* in eastern Newfoundland. *Marine Biology* 133:691-699.
- Jorcin, A., M. G. Nogueira and R. Belmont. 2009. Spatial and temporal distribution of the zoobenthos community during the filling up period of Porto Primavera Reservoir (Paraná River, Brazil). *Brazilian Journal of Biology* 69:19-29.
- Krapivka, S., J. E. Toro, A. C. Alcapán, M. Astorga, P. Presa, M. Pérez and R. Guíñez. 2007. Shell-shape variation along the latitudinal range of the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis* (Hupe 1854). *Aquaculture Research* 38:1770-1777.
- Lévêque, C., E. V. Balian and K. Martens. 2005. An assessment of animal species diversity in continental waters. *Hydrobiologia* 542:39-67.
- Loy, A., M. Corti and L. F. Marcus. 1993. Landmark data: size and shape analysis in systematics. A case study on Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora). In *Contributions to morphometrics*, L. F. Marcus, E. Bello and A. García-Valdecasas (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. p. 215-240.
- Mansur, M. C. D. 2000a. *Aylacostoma guaraniticum*. IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <http://www.iucnredlist.org>; last consult: 18.VII.2011.

- Mansur, M. C. D. 2000b. *Aylacostoma stigmaticum*. IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <http://www.iucnredlist.org>; last access: 18.VII.2011.
- Márquez, F., J. Robledo, G. Escati-Peñaloza and S. Van der Molen. 2010. Use of different geometric morphometrics tools for the discrimination of phenotypic stocks of the striped clam *Ameghinomya antiqua* (Veneridae) in north Patagonia, Argentina. *Fisheries Research* 101:127-131.
- Michel, E. 2004. *Vinundu*, a new genus of gastropod (Cerithioidea: 'Thiaridae') with two species from Lake Tanganyika, East Africa, and its molecular phylogenetic relationships. *Journal of Molluscan Studies* 70:1-19.
- Morrison, J. P. E. 1954. The relationship of Old and New World Melanians. *Proceedings of the United States National Museum* 103:357-394.
- Núñez, V., D. E. Gutiérrez-Gregoric and A. Rumi. 2010. Freshwater gastropods provinces from Argentina. *Malacologia* 53:47-60.
- Ostrowski de Núñez, M. and M. G. Quintana. 2008. The life cycle of *Stephanoprora aylacostoma* n.sp. (Digenea: Echinostomatidae), parasite of the threatened snail *Aylacostoma chloroticum* (Prosobranchia, Thiaridae), in Argentina. *Parasitology Research* 102:647-655.
- Palmer, M., G. X. Pons and M. Linde. 2004. Discriminating between geographical groups of a Mediterranean commercial clam (*Chamelea gallina* (L.): Veneridae) by shape analysis. *Fisheries Research* 67:93-98.
- Quintana, M. G. and A. C. Mercado-Laczkó. 1997. Caracoles de los rápidos en Yacyretá. *Ciencia Hoy* 7:22-31.
- Rohlf, F. J. and D. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39:40-59.
- Rohlf, F. J. 1993. Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. In *Contributions to morphometrics*, L. F. Marcus, E. Bello and A. García-Valdecasas (eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. p. 131-159.
- Rohlf, F. J., A. Loy and M. Corti. 1996. Morphometric analysis of old world Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warp scores. *Systematic Biology* 45:344-362.
- Rohlf, F. J. 1999. Shape Statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16:197-223.
- Rohlf, F. J. 2008. TPSDIG: Version 2.12. New York State University at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2009. TPSUTIL: Version 1.44. New York State University at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2010. TPSRELW: Version 1.49. New York State University at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. 2011. TPSREGR: Version 1.38. New York State University at Stony Brook.
- Rufino, M. M., M. B. Gaspar, A. M. Pereira and P. Vasconcelos. 2006. Use of shape to distinguish *Chamelea gallina* and *Chamellea striatula* (Bivalvia: Veneridae): linear and geometric morphometrics methods. *Journal of Morphology* 267:1433-1440.
- Rumi, A., D. E. Gutiérrez-Gregoric, V. Núñez, I. I. César, M. A. Roche, M. P. Tassara, S. M. Martín and M. F. López-Armengol. 2006. Freshwater Gastropoda from Argentina: species richness, distribution patterns, and an evaluation of endangered species. *Malacologia* 49:189-208.
- Rumi, A., D. E. Gutiérrez-Gregoric, V. Núñez and G. A. Darrigran. 2008. Latin American malacology. Freshwater mollusks from Argentina. *International Journal of Tropical Biology* 56:77-111.
- Seddon, M. B. 2000. Molluscan biodiversity and the impact of large dams. IUCN, Switzerland. 42 p.
- Simone, L. R. L. 2001. Phylogenetic analyses of Cerithioidea (Mollusca: Caenogastropoda) based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia* 36:147-263.
- Simone, L. R. L. 2006. Land and freshwater molluscs of Brazil. EGB Fapesp, São Paulo. 390 p.
- Simone, L. R. L. 2011. Phylogeny of the Caenogastropoda (Mollusca) based on comparative morphology. *Arquivos de Zoologia* 42:161-323.
- Souza, G. T. R., M. H. Machado, M. L. G. G. Dias, F. H. Yamada, J. P. A. Pagotto and G. C. Pavanelli. 2008. Composição e sazonalidade dos moluscos do Alto Rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como hospedeiros intermediários de digenéticos. *Acta Scientiarum - Biological Sciences* 30:309-314.
- Strong, E. E., O. Gargominy, W. F. Ponder and P. Bouchet. 2008. Global diversity of gastropods (Gastropoda; Mollusca) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:149-166.
- Strong, E. E., D. J. Colgan, J. M. Healy, C. Lydeard, W. F. Ponder and M. Glaubrecht. 2011. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162:43-89.
- Valladares, A., G. Manríquez and B. Suárez-Isla. 2010. Shell shape variation in populations of *Mytilus chilensis* (Hupé 1854) from southern Chile: a geometric morphometric approach. *Marine Biology* 157:2731-2738.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets and W. L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists. Elsevier Academic Press, New York. 443 p.



Regionalización y relaciones biogeográficas de la Península de Yucatán con base en los patrones de distribución de la familia Leguminosae

The biogeographical regions and relationship of the Yucatán Peninsula based on distribution patterns of the Leguminosae family

Rodrigo Duno-de Stefano[✉], Lilia Lorena Can-Itza, Agesilas Rivera-Ruiz y Luz María Calvo-Irabién

Herbario CICY, Centro de Investigación Científica de Yucatán, A. C. Calle 43 Núm. 130, Col. Chuburná de Hidalgo, 97200 Mérida, Yucatán, México.
[✉] roduno@cicy.mx

Resumen. Se analizaron los patrones de distribución geográfica de 224 especies de leguminosas nativas de la Península de Yucatán (México) en 48 unidades geográficas operativas (0.5° de latitud y 0.5° longitud). Las relaciones biogeográficas regionales se determinaron utilizando información de las leguminosas de 12 áreas de América Central, América del Norte, América del Sur y las Antillas. Se emplearon 3 métodos de análisis: coeficiente de Jaccard, análisis de parsimonia (PAE) y un análisis de patrones generales de distribución, como una visualización general de los trazos individuales de Croizat. También se revisaron filogenias de algunos géneros de leguminosas para determinar patrones de evolución geográfica. La mayor riqueza de especies encontrada al sur de la península se asocia con el gradiente climático en sentido norte-sur. Los resultados indican que esta área se puede dividir en 2 áreas biogeográficas (distritos): una franja septentrional y una franja meridional y al menos 5 subdistritos. Los análisis de parsimonia (PAE) y los patrones generales de distribución son congruentes con los análisis de similitud. Todos los resultados sugieren que la Península de Yucatán presenta la mayor afinidad con América Central, y le sigue América del Norte, América del Sur y finalmente las Antillas, mientras que el elemento endémico representa el 6.7 %.

Palabras clave: biogeografía, flora, Leguminosae, Mesoamérica, análisis de parsimonia de endemismos, Península de Yucatán.

Abstract. In order to assess biogeographical relationship of the Yucatán Peninsula (Mexico), it was divided in 48 operational geographic units of 0.5° latitude and longitude and the distribution patterns of 224 native species of the family Leguminosae were analyzed. Biogeographic relations were determined comparing our results with legumes information of 12 neighboring areas of Central, North and South America, and the Caribbean. Three methodologies were used to analyze the information: the Jaccard's similarity coefficient, parsimony analysis of endemism (PAE), and a simple comparison of the general pattern of distribution as a simple model of the individual trace of Croizat. Published phylogenies for some genera were analyzed in order to discuss geographic patterns. The results suggest that the higher species richness found in the southern portion of the Yucatán Peninsula is associated to the north-south climatic gradient present in the peninsula. Based on our results, this area can be divided in 2 biogeographical areas (districts), a northern area with legumes associated to dry habitats and a southern zone with species that grow in more humid climates; 5 sub-districts could also be recognized. The parsimony analysis of endemism and simple comparison of the general pattern of distribution are congruent with the similarity analysis. All the evidence suggests that the Yucatán Peninsula shows more affinity with Central America, followed by North America, South America, and finally the Antilles. On the other hand, the endemic element represents 6.7 % of the legume diversity.

Key words: biogeography, flora, Leguminosae, Mesoamerica, parsimony analysis of endemism, Yucatán Peninsula.

Introducción

La existencia de la unidad biogeográfica denominada Provincia Biótica Península de Yucatán es bien conocida (Miranda, 1958; Barrera, 1962; Rzedowski, 1978; Estrada-Loera, 1991; Ibarra-Manríquez et al., 2002; Morrone, 2005; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010)

y sus límites han sido evaluados utilizando variables ambientales (clima y fisiografía) y grupos biológicos (plantas, aves, mamíferos, anfibios y reptiles (Lundell, 1934; Goldman y Moore, 1945; Barrera, 1962; Lee, 1980; Ibarra-Manríquez et al., 2002; Espadas Manríquez et al., 2003). Un análisis detallado ha llevado a proponer esquemas que reconocen desde 2 hasta 14 subunidades (Ibarra-Manríquez et al., 2002; Morrone, 2005; Ramírez-Barahona et al., 2009). En la Península de Yucatán, los

Recibido: 04 octubre 2011 ; aceptado: 25 abril 2012

patrones de distribución de organismos se han evaluado desde los siguientes enfoques: 1) patrones de distribución geográfica (Delgadillo, 1984; Chiappy-Jhones, 2001); 2) similitud general (Estrada-Loera, 1991; Ibarra-Manríquez et al., 2002); 3) análisis de parsimonia de endemidad (Trejo-Torres y Ackerman, 2001; Espadas Manrique et al., 2003); 4) análisis panbiogeográfico (Morrone, 2001), y 5) una combinación de los 2 últimos (Ramírez-Barahona et al., 2009). En términos de sus afinidades florísticas se ha postulado una relación más cercana con: 1) las Antillas (Standley, 1930; Delgadillo, 1984; Chiappy-Jhones, 2001; Morrone, 2005, 2006); 2) América Central (Estrada-Loera, 1991; Ibarra-Manríquez et al., 2002), y 3) en el caso particular de las dunas costeras, Espejel (1987) sugiere que las 2 regiones contribuyen por igual a su composición florística. Aquí se propone el empleo de la familia Leguminosae como grupo de estudio para evaluar los patrones de regionalización interna y local de la península, admitiendo que la distribución de sus especies es un buen indicador de los patrones florísticos. Leguminosae es la segunda familia de angiospermas más diversa en México con un número estimado entre 1 274 y 1 724 especies (Sousa y Delgado, 1993; Villaseñor, 2003) y la de mayor diversidad en la Península de Yucatán, con 224 especies nativas que representan aproximadamente el 10% de la riqueza total de angiospermas (Carnevali et al., 2010). También, en términos de frecuencia y biomasa, es uno de los elementos con mayores valores de importancia ecológica (White y Darwin, 1995; White y Hood, 2004). Los objetivos de este trabajo fueron: 1) utilizar las leguminosas para delimitar subunidades biogeográficas de la Península de Yucatán y compararlas con propuestas previas (Smith, 1941; Barrera, 1962; Ibarra-Manríquez et al., 2002; Ramírez-Barahona et al., 2009); 2) comparar las relaciones florísticas y biogeográficas de la Península de Yucatán con otras áreas de América continental y el Caribe, y 3) evaluar la congruencia del patrón general (límites, distritos y subdistritos) utilizando diferentes tipos de análisis (similitud general, análisis de parsimonia de endemidad [PAE], patrones generales de distribución y análisis filogenéticos).

Materiales y métodos

La Península de Yucatán se ubica en la porción SE de la República Mexicana (17°00'-21°45' N, 86°30'-9°30' O); cuenta con una superficie aproximada de 140 000 km², equivalente al 7% del territorio nacional. Gran parte de su territorio se encuentra limitado por cuerpos de agua: el golfo de México al norte y oeste y el mar Caribe al este; al sur limita con Guatemala, Belice y los estados mexicanos de Tabasco y Chiapas (Fig. 1).

Existe un gradiente climático con menores niveles de precipitación en la porción noroccidental que aumenta hacia la región sureste. En la franja costera noreste predominan los climas Aw (cálido subhúmedos) y en menor proporción los climas BS (semiáridos con 2 subgrupos definidos por el coeficiente de precipitación y temperatura menor o mayor a 22.9) en la costa noroeste. En el caso de la región occidental predominan los climas Aw₀, cálido subhúmedos más secos y más cálidos, con menor proporción de lluvias tanto en verano como en invierno y con presencia de sequía intraestival o canícula (Orellana et al., 1999). En la porción poniente se presentan climas Aw₁ o Aw₂, más húmedos y menos cálidos, con un mayor porcentaje de precipitación tanto en verano como en invierno y también con presencia de canícula. Únicamente la isla de Cozumel presenta un clima Am (cálido húmedo), con un aporte de lluvias invernales considerable (Orellana et al., 1999). Dicho gradiente climático se debe a la influencia de distintos factores meteorológicos. El promedio de



Figura 1. Península de Yucatán, conformada por los estados Campeche, Quintana Roo y Yucatán. La línea A sigue los límites propuestos por Miranda (1958) que incluye parte de los estados de Chiapas y Tabasco (no considerados en el presente trabajo) y también la porción norte de Belice y Guatemala.

lluvia en verano está dado principalmente por la presencia de los vientos alisios, los cuales se dirigen en dirección noreste-suroeste. La sequía intraestival la determina principalmente la llegada de vaguadas (masas de aire frías) a medio verano. En ciertos años, el aporte de lluvias en verano puede aumentar considerablemente debido a depresiones tropicales y huracanes. La lluvia invernal se genera principalmente por masas de aire polar modificadas o “nortes”, con abatimiento térmico en la región y vientos fuertes (Orellana et al., 1999).

La geomorfología del área es de grandes planicies (con alturas menores a 100 m), en ocasiones interrumpidas por mesetas (planicies elevadas hasta 250 m), lomeríos que alcanzan los 350 m y planicies con lomeríos (Hubp y García, 1999; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). La constitución geológica de la península es en su totalidad de rocas calizas (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Hubp y García, 1999; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). La península alberga 5 tipos principales de selvas: selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia, selva mediana subperennifolia, selva alta perennifolia y la selva baja inundable, ecosistema único en todo México, con 3 asociaciones denominadas tintales, pucteales y mucales (Olmsted et al., 1999). También se reconocen los pastizales inundables y los manglares bajo el nombre genérico de humedales (Olmsted et al., 1999). A diferencia de otras áreas tropicales de México, presenta una baja diversidad florística (161 familias, 956 géneros y 2 300 especies) asociada a una relativa homogeneidad climática, topográfica, geomorfológica y edáfica (Carnevali et al., 2010).

Análisis de similitud local y regional. La Península de Yucatán se dividió en cuadros de 0.5° de latitud por 0.5° de longitud, con base en los paralelos y meridianos que cruzan su territorio (Fig. 2), de acuerdo con la carta topográfica escala 1:1 000 000. Balleza et al. (2005) sostienen que este tamaño de cuadro es el que mejor resuelve el compromiso entre la información disponible y el número de unidades geográficas operativas (UGO) y son ampliamente utilizados en este tipo de estudios, incluyendo el de la Península de Yucatán (Ibarra-Manríquez et al., 2002). Para la regionalización del estado de Zacatecas, Balleza et al. (2005) procedieron utilizando la familia Asteraceae con el supuesto de que los patrones de distribución de las especies de la familia más abundante son representativos del resto de la flora. Las unidades que incluyen superficies pequeñas con grandes porciones acuáticas se fusionaron con cuadros vecinos a fin de reducir el efecto de diferencia de tamaño y las 63 unidades operativas originales se redujeron a 48. Esta fusión se realizó tomando como criterio la vecindad. Es importante mencionar que en Zacatecas, con una mayor complejidad fisiográfica, la fusión de áreas operativas puede incrementar la riqueza de especies (Balleza

et al., 2005), pero no en la Península de Yucatán, donde la homogeneidad fisiográfica es mayor.

La matriz de presencia-ausencia de especies de leguminosas se elaboró utilizando las bases de datos del herbario CICY y de la Red Mexicana de Información sobre Biodiversidad (REMIB, CONABIO). Se realizó una depuración de información con el objetivo de eliminar sinónimos y plantas cultivadas; posteriormente, se construyeron mapas de distribución utilizando la plataforma biótica 4.5 (CONABIO, 2007).

No obstante su enorme tamaño, la base de datos utilizada presenta vacíos de información; por ejemplo, la UGO 33 (que corresponde a la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an) sólo incluía 3 especies. Para minimizar el problema se complementó la matriz (UGO 33) con el listado florístico de Durán y Olmsted (1997). Lo mismo se hizo con las UGO 37 y 38 que corresponden a la Reserva de la Biosfera de Calakmul (Martínez et al., 2001); la UGO 4, para Ría Celestún (Durán et al., 1999); la UGO 12 para la Reserva Ecológica El Edén (Schultz, 2005) y por último, con información de mapas generales de distribución (Flores, 2001). Las especies endémicas se definieron a partir del más reciente listado florístico de la región (Carnevali et al., 2010). No se incluye *Prosopis mayana* R. Palacios ya que se tiene incertidumbre de su definición con respecto a *P. juliflora* (Sw.) DC.

Para determinar los patrones de distribución de las especies se utilizó la congruencia entre la distribución geográfica de 2 o más especies mediante técnicas de

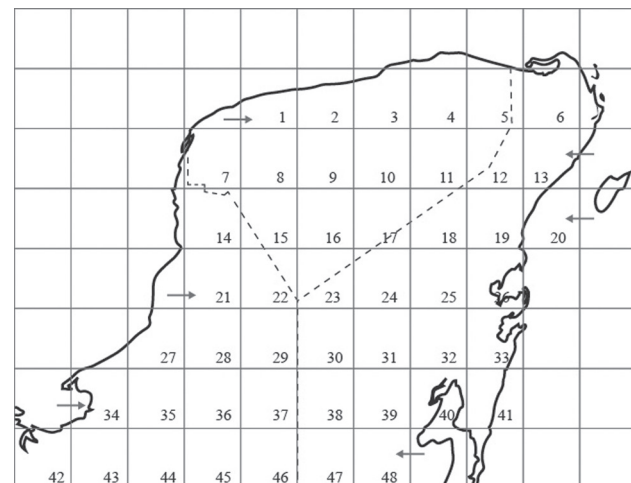


Figura 2. División de la Península de Yucatán en unidades geográficas operativas (UGO). Algunas unidades pequeñas o representadas fundamentalmente por áreas marinas fueron unidas (indicadas con flechas) para homogenizar el área total de todas unidades geográficas operativas.

clasificación (Murguía y Rojas, 2001), con los métodos numéricos descritos por Jardine (1972), Crovello (1981) y Birks (1987). Se analizó la matriz de presencia-ausencia para 224 especies y 48 UGO; a continuación, la matriz original se transformó en una matriz de similitud, utilizando el coeficiente de similitud de Jaccard (la matriz original puede solicitarse al primer autor). Posteriormente, mediante el método de análisis de grupos pareados sin ponderar, usando la media aritmética (UPGMA), la matriz de similitud se sometió a un análisis de clasificación con el fin de evaluar la similitud florística entre las unidades. Los análisis fueron realizados con el programa Past (Hammer et al., 2001). Con el objetivo de conocer las relaciones fitogeográficas de la península con las áreas vecinas, se fusionaron 7 bandas latitudinales (UGO 1-7, 8-14, etc.) en una nueva matriz que incluyó información de la presencia y ausencia de las leguminosas de los estados de Aguascalientes (Delgado, 1996), Chiapas (Breedlove, 1986), Tabasco (Pérez et al., 2005) y de América Central, América del Sur, América del Norte y Las Antillas (Cuadro 1). *Análisis de parsimonia (PAE) local y regional.* Se realizó un análisis de parsimonia (PAE), considerándolo como un método particular de evaluación de similitud actual de biotas, bajo la premisa de que sólo la presencia de especies compartidas revela relaciones entre áreas (Trejo-Torres, 2003). No obstante, se reconocen las limitaciones de dicho método en relación con su validez para inferir sobre aspectos de biogeografía histórica (Trejo-Torres, 2003). El PAE requiere matrices de área vs. taxones, en las que los estados de carácter son la presencia-ausencia de especies, mientras que las áreas funcionan como taxones, permitiendo

así realizar una filogenia de áreas o biotas. Se usaron las mismas matrices anteriores: local (48 UGO y 224 especies) y regional (19 UGO y 998 especies) (Cuadro 1). Las 2 matrices de datos se exportaron a la plataforma Winclada (Nixon, 1999), y con el programa Nona (Goloboff, 1993) se realizó una búsqueda heurística con las siguientes condiciones: multiple TBR+TBR, un máximo de 1 000 árboles y 10 repeticiones. *Análisis de distribución y trazos simplificados.* Una versión simplificada de los trazos individuales propuestos por Croizat en sus análisis panbiogeográficos (Croizat, 1958), se puede realizar elaborando una lista de las leguminosas de la Península de Yucatán e incluyendo información sobre presencia y ausencia de dichas especies según el siguiente esquema de áreas: Península de Yucatán, América Central, América del Sur, América del Norte, las Antillas, Neotrópico y Pantrópico (Apéndice). Esta información permite cuantificar los patrones generales de distribución para cada leguminosa: patrones ambiguos que corresponden a especies de amplia distribución en el Neotrópico y Pantrópico, y especialmente patrones continentales (de alguna de las siguientes combinaciones de áreas: Península de Yucatán más América Central, América del Sur, América del Norte) y transcaribeños (combinación de alguna área continental y las Antillas). *Análisis de filogenias de grupos selectos.* Aunque los métodos panbiogeográficos permiten la descripción de la historia evolutiva de áreas y taxones (Morrone, 2001), otra manera sencilla de inferir aspectos biogeográficos de un género es el uso de los cladogramas producidos en los análisis filogenéticos y sustituir en las ramas terminales

Cuadro 1. Valores de riqueza de especies para regiones seleccionadas del Caribe, Norte América y Centro América utilizadas para el análisis de afinidades regionales

| <i>País</i> | <i>Departamento, estado o provincia</i> | <i>Superficie (km²)</i> | <i>Referencia</i> |
|-----------------------------|-----------------------------------------|------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Archipiélago de las Bahamas | - | 13 940 | Acevedo y Strong, http://botany.si.edu/Antilles/WestIndies/ |
| Belice | Belice, Corozal y Orange Walk | 22 960 | Balick et al., 2000, Tropicos (http://www.tropicos.org/) |
| Estados Unidos de América | Florida (Dade County) | 2 590 | Wunderlin y Hansen, 2008. (http://www.plantatlas.usf.edu/) |
| Guatemala | Petén | 35 854 | Standley y Steyermark, 1946, Tropicos (http://www.tropicos.org) |
| Guatemala | Alta Verapaz | 8 686 | Standley y Steyermark, 1946, Tropicos (http://www.tropicos.org) |
| Islas Caimán | - | 262 | Acevedo y Strong, http://botany.si.edu/Antilles/WestIndies/ |
| Jamaica | - | 10 991 | Acevedo y Strong, http://botany.si.edu/Antilles/WestIndies/ |
| México | Aguascalientes | 73 311 | Delgado, 1996 |
| México | Chiapas | 5 616 | Breedlove, 1986 |
| México | Tabasco | 22 000 | Pérez et al. 2005 |
| Panamá | Bocas del Toro y Coclé | 9 471 | Correa et al., 2004 |
| Puerto Rico | - | 8 768 | Acevedo y Strong, http://botany.si.edu/Antilles/WestIndies/ |

(taxón) del árbol su distribución. Aunque las especies de amplia distribución pueden complicar el análisis de los patrones biogeográficos obtenidos, en especial cuando se trata de especies basales y miembros del grupo externo, los árboles dan una excelente señal de la historia de la ocupación de áreas, incluyendo la posible de su origen. En este sentido, las filogenias disponibles para varios géneros de leguminosas presentes en la Península de Yucatán fueron evaluadas para conocer los patrones geográficos; se acepta que las topologías y la sustitución de taxones terminales por áreas de distribución aportan información sobre el origen y patrón de especiación y ocupación de áreas. Las filogenias evaluadas fueron: *Desmanthus* Willd. (Luckow 1993, 1997; Luckow y Lavin, 1993), *Leucaena* Benth. (Hughes, 1998; Hughes et al., 2002), tribu *Robinieae* y la tribu *Sesbanieae* (Lavin y Sousa, 1995), tribu *Amorphae* (McMahon y Hufford, 2004), *Platymiscium* Vogel (Saslis-Lagoudakis

et al., 2008) y *Swartzia* Schreb. (Torke y Schaal, 2008). Como ejemplo, se incluyeron los análisis de 3 géneros: *Desmanthus*, *Platymiscium* y *Swartzia*. Con el programa Mesquite (Maddison y Maddison, 2000) se construyeron los árboles de consenso estricto y se añadió una matriz adicional de especie y áreas de distribución geográfica. Posteriormente, se habilitó la búsqueda de historia de caracteres para visualizar en los nodos ancestrales la ocupación de área.

Resultados

Análisis de similitud local y regional. Se obtuvieron en total 224 especies de leguminosas nativas de la Península de Yucatán, distribuidas desigualmente en el territorio, que arrojaron diferencias marcadas en la riqueza de especies (Cuadro 2). Las UGO más diversas son 37 y 38, con 156 y 154 especies respectivamente, y las UGO 8 y 9 las

Cuadro 2. Riqueza de especies, variables espaciales y climáticas para las unidades geográficas operativas (UGO) de la Península de Yucatán

| UGO | Número de especies | Precipitación promedio anual (PP) | Temperatura promedio anual (T) | PP/T | Altitud |
|-----|--------------------|-----------------------------------|--------------------------------|------|---------|
| 1 | 82 | 516 | 25.5 | 20.2 | 10 |
| 2 | 79 | 776 | 25.8 | 30.1 | 10 |
| 3 | 80 | 866 | 25.2 | 34.4 | 20 |
| 4 | 84 | 922 | 25.25 | 36.5 | 20 |
| 5 | 93 | 922 | 25 | 36.9 | 20 |
| 6 | 87 | 925 | 25.7 | 36.0 | 20 |
| 7 | 83 | 846 | 26.7 | 31.7 | 10 |
| 8 | 73 | 1112 | 25.7 | 43.3 | 20 |
| 9 | 67 | 1066 | 26 | 41.0 | 20 |
| 10 | 84 | 1166 | 25.15 | 46.3 | 10 |
| 11 | 86 | 1154 | 25.3 | 45.6 | 10 |
| 12 | 90 | 1322 | 25.15 | 52.6 | 40 |
| 13 | 87 | 1204 | 24.8 | 48.5 | 20 |
| 14 | 76 | 1057 | 26.75 | 39.5 | 50 |
| 15 | 88 | 1078 | 24.94 | 43.2 | 140 |
| 16 | 89 | 1078 | 24.92 | 43.3 | 240 |
| 17 | 87 | 1175 | 25.95 | 45.3 | 10 |
| 18 | 82 | 1192 | 25.7 | 46.4 | 40 |
| 19 | 96 | 1192 | 25.3 | 47.1 | 50 |
| 20 | 81 | 1264 | 25.15 | 50.2 | 20 |
| 21 | 109 | 1147 | 26.43 | 43.4 | 240 |
| 22 | 93 | 1120 | 25.4 | 44.1 | 50 |
| 23 | 98 | 987 | 26.1 | 37.8 | 50 |
| 24 | 100 | 1044 | 26.3 | 39.7 | 50 |
| 25 | 112 | 1144 | 26.2 | 43.6 | 40 |
| 26 | 131 | 1266 | 25.55 | 49.5 | 20 |
| 27 | 100 | 1327 | 25.8 | 51.4 | 60 |
| 28 | 92 | 1181 | 24.88 | 47.5 | 140 |
| 29 | 95 | 1114 | 25.76 | 43.2 | 210 |
| 30 | 109 | 1200 | 26.03 | 46.1 | 60 |
| 31 | 101 | 1150 | 25.8 | 44.6 | 140 |
| 32 | 106 | 1348 | 25.8 | 52.2 | 40 |
| 33 | 121 | 1496 | 25.8 | 58.0 | 10 |
| 34 | 103 | 1440 | 25.95 | 55.5 | 20 |
| 35 | 122 | 1383 | 26.05 | 53.1 | 140 |
| 36 | 109 | 1207 | 25.5 | 47.3 | 290 |
| 37 | 154 | 1114 | 25.5 | 43.7 | 150 |
| 38 | 156 | 1200 | 25.4 | 47.2 | 150 |
| 39 | 104 | 1318 | 25.7 | 51.3 | 300 |
| 40 | 112 | 1320 | 25.75 | 51.3 | 50 |
| 41 | 88 | 1448 | 25.8 | 56.1 | 10 |

Cuadro 2. Continúa

| UGO | Número de especies | Precipitación promedio anual (PP) | Temperatura promedio anual (T) | PP/T | Altitud |
|-----|--------------------|-----------------------------------|--------------------------------|------|---------|
| 42 | 110 | 1750 | 27.15 | 64.5 | 60 |
| 43 | 104 | 1287 | 26.7 | 48.2 | 150 |
| 44 | 94 | 1513 | 25.86 | 58.5 | 140 |
| 45 | 83 | 1300 | 26 | 50.0 | 290 |
| 46 | 108 | 1266 | 25.5 | 49.6 | 100 |
| 47 | 120 | 1266 | 24.5 | 51.7 | 100 |
| 48 | 121 | 1352 | 25.8 | 52.4 | 300 |

menos diversas, con 77 y 67 especies, respectivamente. Al menos 20 especies presentan una distribución amplia (más del 90% de las UGO): *Acaciella angustissima*, *Aeschynomene americana*, *Acacia gaumeri*, *A. pennatula*, *Bauhinia divaricata*, *Caesalpinia yucatanense*, *Dalbergia glabra*, *Desmanthus virgatus*, *Desmodium glabrum*, *Desmodium affine*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Haematoxylum campechianum*, *Leucaena leucocephala*, *Lysiloma latisiliquum*, *Mimosa bahamensis*, *Piscidia piscipula*, *Rhynchosia minima*, *Senna atomaria*, *Senna racemosa* y *Zapoteca formosa*. Por otro lado, 10 especies están presentes exclusivamente en una UGO: *Calliandra caeciliae* (UGO 33), *Chamaecrista chamaecristoides* (UGO 34), *Inga punctata* (UGO 34), *Macroptilium cirrhiferum* (UGO 35), *Rhynchosia americana* (UGO 42), *Dalea scandens* (UGO 26), *Dialium guianensis* (UGO 35), *Senna quinquangulata* (UGO 38), *S. reticulata* (UGO 48) y *Vigna adenantha* (UGO 20).

En el análisis de agrupamiento local (Fig. 3), la menor similitud (0.35) arroja 2 grupos: las UGO septentrionales 1-33 y 37-38 y un segundo grupo conformado por las unidades más meridionales (UGO 34-36 y 39-48). En el diagrama de similitud regional (Fig. 4), con un valor de similitud muy bajo (0.16%), se distinguen 6 grupos: Chiapas, Aguascalientes, Miami-Dade, todas las tierras insulares (antillanas), Panamá, Chiapas y las UGO correspondientes a la Península de Yucatán.

Análisis de parsimonia de endemidad (PAE) local y regional. Los PAE local y regional muestran resultados congruentes pero no idénticos a los obtenidos en el análisis de similitud (Figs. 3, 4). El análisis local excluyó 28 especies no informativas (de un total de 224) y arrojó 21 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 982 pasos, un índice de consistencia de 19 y un índice de retención de 58. El árbol de consenso estricto local (Fig. 5) muestra una topología tipo escalera en la base, comenzando con las UGO 45 y 41 y posteriormente otras UGO meridionales, incluyendo un clado, correspondientes al extremo suroccidental de la Península de Yucatán (UGO 39, 40, 46, 47 y 48). Luego, hay una politomía con las UGO septentrionales (UGO 1-33). El árbol de consenso estricto regional (Fig. 6) muestra como grupo basal a Aguascalientes, posteriormente a Miami-Dade y luego una tricotomía que incluye las islas Caimán, el resto del Caribe insular

(Bahamas, Jamaica y Puerto Rico) y por otro lado las unidades operativas de América Central. En este último clado, la Península de Yucatán es el grupo hermano del clado que incluye Guatemala, Belice, Chiapas y Tabasco.

Análisis de distribución y trazos simplificados. La lista de leguminosas para la Península de Yucatán y su distribución global se presenta en el Apéndice; en la figura 7, un análisis de patrones de distribución de las 224 especies; 15 de ellas se distribuyen únicamente en la península (incluyendo el norte de Belice y Guatemala, Apéndice), lo que representa el 6.7% de las leguminosas. Otras especies previamente consideradas endémicas (Morrone, 2001, 2005), como *Pithecellobium lanceolatum* y *P. graciflorum* (= *Cojoba graciflorum*) presentan una distribución más amplia. En el otro extremo, se encuentran 90 especies de amplia distribución (pantropicales y neotropicales) y que no revelan relación alguna entre áreas. La Península de Yucatán comparte el mayor número de especies con Centroamérica (32) y América del Norte (11); le siguen América del Sur (8) y las Antillas (1) (Cuadro 3).

Análisis de filogenias de grupos selectos. Las filogenias evaluadas pertenecen a los géneros *Desmanthus*, *Leucaena*, *Platymiscium* y *Swartzia*, así como a las tribus *Robinieae* y *Sesbanieae*. La figura 8 resume la evolución de ocupación de áreas del género *Desmanthus*, un género originario del hemisferio norte (Norte América y México), mientras que la 9 y la 10 resumen la de los géneros *Platymiscium* y *Swartzia* de origen sudamericano.

Cuadro 3. Riqueza de especies por región biogeográfica y especies compartidas con la porción mexicana de la Península de Yucatán

| Región biogeográfica | Número de especies | |
|----------------------|--------------------|-------------|
| | Total | Compartidas |
| Centro América | 90 (%) | 32 (%) |
| Sur América | 55 | 8 |
| Norte América | 43 | 11 |
| Península de Yucatán | 15 | 0 |
| Antillas | 21 | 1 |
| Neotropicales | 14 | 0 |
| Pantropicales | 76 | 0 |

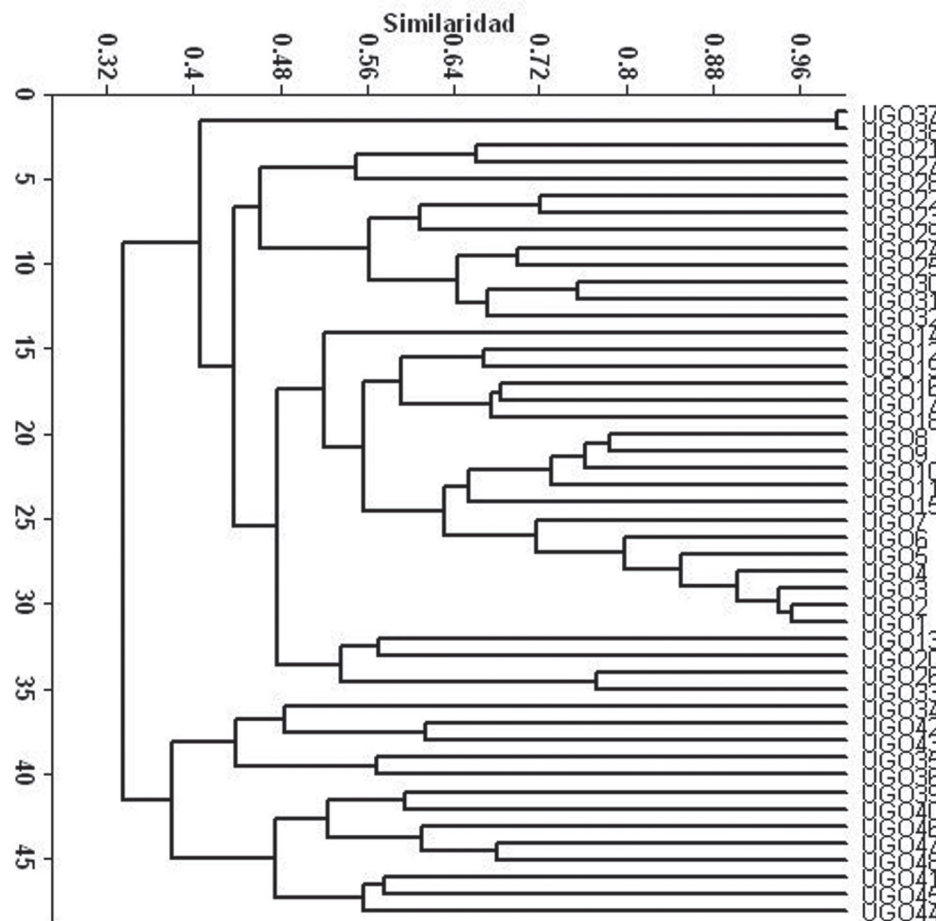


Figura 3. Similitud florística de las 48 unidades geográficas operativas (UGO) de la Península de Yucatán con base en la riqueza total de especies de leguminosas (análisis local). El grupo superior en la gráfica corresponde a las UGO 1-33 de las franjas más septentrionales, más las UGO 37 y 38; el grupo inferior corresponde a las UGO 34-48 de las franjas más meridionales (menos 37 y 38). Coeficiente de similitud utilizado: Jaccard; método de agrupamiento: UPGMA.

Discusión

La riqueza de leguminosas en la porción mexicana de la Península de Yucatán presentó una distribución heterogénea con valores más elevados al sur. Este aumento está documentado para otros organismos: helechos (Ramírez-Barahona et al., 2009), bromelias (Ramírez, com. pers.), orquídeas (Carnevali et al., 2001), árboles (Ibarra-Manríquez et al., 1995, 2002) y mamíferos (Simpson, 1964, Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). Llamam la atención con los máximos valores de riqueza de especies, las UGO 37 y 38 correspondientes a la reserva de la Biosfera de Calakmul. No obstante, este resultado puede estar ligeramente influido por el hecho de que los datos de herbario fueron complementados con el listado florístico de Martínez et al. (2001) que incluye información para un área de 21 mil km² lo cual muy posiblemente sobreestima la diversidad de estas UGO en relación con el resto de las

unidades operativas con sólo 3 mil km² y cuyo valor de riqueza proviene de registros de herbario.

En el caso opuesto, las áreas menos diversas (UGO 9 y 10) no se encuentran en la franja latitudinal más septentrional como se esperaba. Es posible que las UGO 1-6, caracterizadas por elementos típicos de la selva baja caducifolia y de la selva baja caducifolia con cactáceas columnares, presentes en todo el norte y centro de la región, esté enriquecida por elementos costeros distintivos del matorral de duna costera y la vegetación halófila. Otro elemento a tomar en cuenta es la intensa y prolongada transformación antrópica de las UGO 9 y 10 que puede eliminar especies raras y/o sensibles.

Al menos 20 leguminosas están ampliamente distribuidas en la Península de Yucatán (presentes al menos en el 90% de las UGO) y corresponden a especies comunes en la selva baja caducifolia, vegetación secundaria, o bien, presentan una estrategia ruderal. Las legumino-

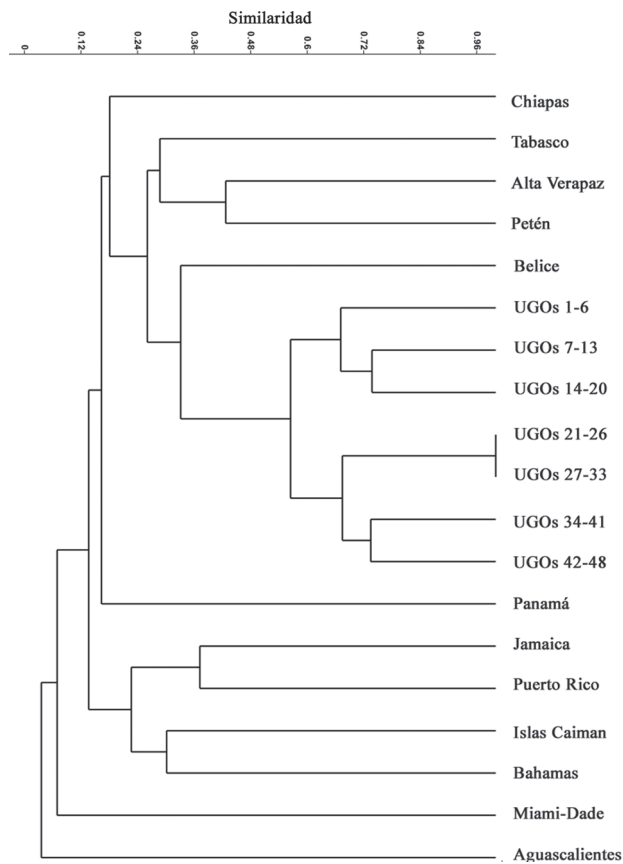


Figura 4. Similitud florística regional entre las 7 bandas geográficas operativas (UGO) de la Península de Yucatán y unidades geográficas operativas, escogidas de México, Centro América, Norte América, Sur América y el Caribe insular con base en la riqueza total de especies de leguminosas.

sas endémicas de la península son 15 (Carnevali et al. 2010; Apéndice) y en general son de amplia distribución en toda la región (varias UGO). Las especies que en la base de datos están presentes en una sola UGO, básicamente corresponden a especies típicas de otras provincias biogeográficas que en la Península están presentes de manera marginal, en especial en las franjas más meridionales. Este patrón ya se ha destacado para el caso de *Souroubea loczyi* (V.A. Richht.) De Roon (Marcgraviaceae) que crece en el área de la laguna de Términos (Endañú-Huerta et al., 2012).

En relación con los análisis de similitud florística local y regional, la porción mexicana de la península conforma la unidad biogeográfica Península de Yucatán, y esto lo confirma el análisis regional, al incluir todas las UGO de los 3 estados mexicanos como un grupo (Fig. 4). En el análisis local se observa una clara diferencia entre las UGO correspondientes a las bandas latitudinales más septentrionales y secas, y las más meridionales y húmedas, que se

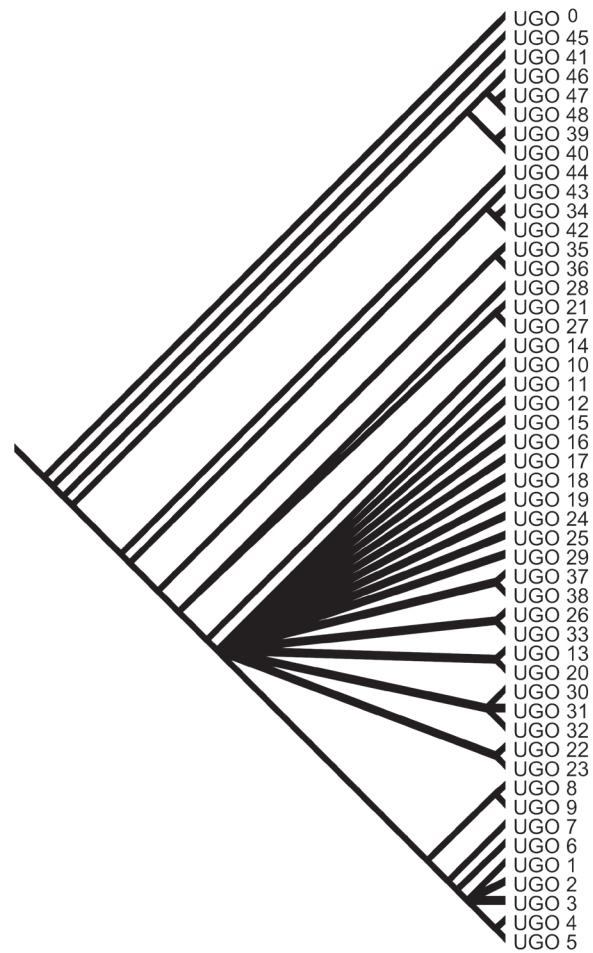


Figura 5. Árbol de consenso estricto de las relaciones florísticas de la Península de Yucatán (48 unidades operativas) basada en la distribución de 224 especies de leguminosas (PAE local). El árbol de consenso estricto fue obtenido a partir de 21 árboles más parsimoniosos (L: 989 pasos, IC: 19 y IR: 58).

refleja en un importante recambio de especies entre ambas áreas; por ejemplo, *Diphysa* Jacq. que tiene 3 especies en la Península de Yucatán; 2 en la región norte (*D. carthagenensis* y *D. yucatanensis*) y 1 en la región más meridional (*D. paucifoliolata*). Algo similar ocurre con el género *Pithecellobium* Mart., cuyas especies *P. keyense*, *P. seleri* y *P. unguis-cati* crecen en la región más septentrional, mientras que *P. lanceolatum* Benth. y *P. winzerlingii* Britton et Rose en la más meridional. Estos recambios también son evidentes en el nivel genérico: *Dalea* L., *Marina* Liebm. y *Prosopis* L. crecen en el norte, mientras que en la región sur se encuentran *Ateleia* (DC.) Benth., *Calliandra* Benth., *Calopogonium* Desv., *Cojoba* Britton et Rose, *Cynometra* L., *Dialium* L., *Hymenaea* L., *Inga* Mill., *Neptunia* Lour., *Pterocarpus* Bergius, *Vatairea* Aubl. y *Zygia* P. Browne. Se

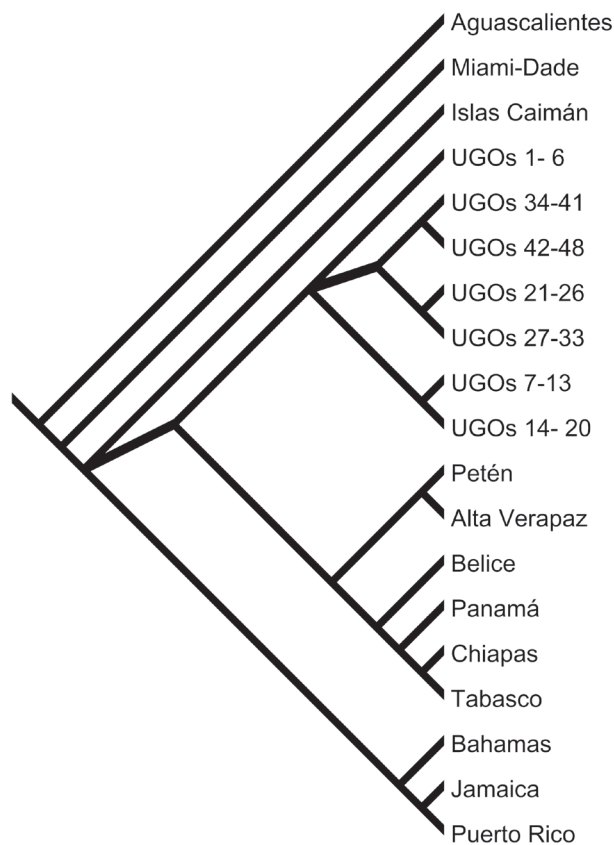


Figura 6. Árbol regional de consenso estricto de las relaciones florísticas las UGO de la Península de Yucatán y áreas de México, Centro América, Norte América, Sur América y el Caribe. La matriz incluye de 998 especies de leguminosas (PAE regional). El árbol de consenso se obtuvo a partir de 4 árboles más parsimoniosos (L: 1195 pasos, IC: 38 y IR: 54).

encontraron distribuciones análogas por Ibarra-Manríquez et al. (2002) en el caso de árboles (Fig. 5).

La separación entre las 5 franjas latitudinales más septentrionales y las 2 más meridionales coincide con la clasificación de Smith (1941) basada en las especies de lagartijas del género *Sceloporus*; mejor aún, con la de unidades morfotectónicas de la plataforma de Yucatán (Arita y Vásquez-Domínguez, 2003) y en menor grado con la propuesta de Goldman y Moore (1945) ya que la línea que separa ambas unidades se desplaza en la porción oriental más hacia el norte. Estas 2 unidades corresponden a lo que varios autores han llamado Provincia o Distrito Yucatán y Provincia y Distrito Petén respectivamente (Smith, 1991; Arriaga et al., 1997; Ramírez-Barahona, 2009). Los análisis de similitud y PAE apoyan la distinción de la Península de Yucatán como una Provincia y 2 subunidades (distritos). Una subdivisión más fina (subdistritos) permite reconocer 3 unidades en el norte y 2 en el sur (Fig. 11). Las subunidades se disponen en bandas latitudinales con la excepción de una franja oriental que coincide bastante bien con la unidad geomorfológica planicie marina holocénica (Lugo-Hubo et al., 1992) y con el subdistrito de Sian Ka'an de Ramírez-Barahona (2009). Los 5 distritos propuestos son distintos a propuestas previas (véase Ibarra-Manríquez et al. 2002, Ramírez-Barahona, 2009). En este sentido, una clasificación en subdistritos posiblemente requiera una evaluación global de variables abióticas y diversos grupos de organismos.

El análisis de similitud regional presenta una notable estructura geográfica (Fig. 4): las UGO de América Central, las del Caribe insular y las de Norte América (Aguascalientes y Miami). Varios autores incluyen los departamentos



Figura 7. Patrones de trazos individuales observados. La mayoría de los trazos individuales tiene un sentido norte-sur. 1, taxones exclusivos de la Península de Yucatán (15); 2, Península de Yucatán y Centro América (56); Península de Yucatán, Centro América y Norte América (71); Península de Yucatán, Centro América, Norte América y Sur América (122); Península de Yucatán y las Antillas (1).

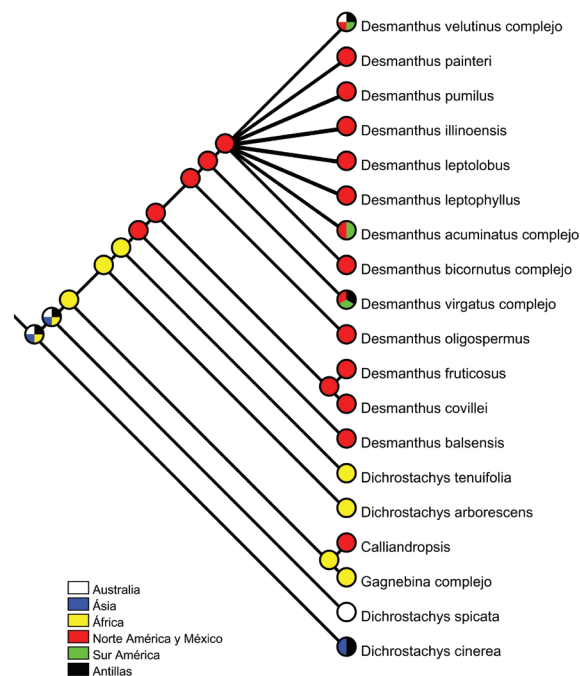


Figura 8. Filogenia (árbol de consenso estricto) y mapeo de áreas de ocupación de taxones terminales y nodos del género *Desmanthus* (tomado con modificaciones de Luckow 1993).

Corozal y Orange Walk de Belice y El Petén de Guatemala, como parte de esta provincia biogeográfica (e.j. Estrada-Loera, 1991) y este análisis apoya al menos la inclusión de Belice y en menor medida la del Petén guatemalteco. Las diferencias en el tamaño de las unidades operativas y el grado de conocimiento de las áreas (Cuadro 2) pueden influir en las de comparaciones de similitud.

El análisis de parsimonia de endemidad (PAE) local (Fig. 5) muestra resultados congruentes (estructura geográfica) pero no idénticos con el análisis de similitud local. Una topología de escalera para las UGO meridionales y un clado con una politomía que incluye las más septentrionales. La topología del árbol muestra estrecha relación con un gradiente latitudinal; áreas más meridionales en la base y progresivamente áreas más septentrionales en las ramas terminales. En el caso del PAE regional (Fig. 6), los resultados son también congruentes con el análisis de similitud regional, pero se pierde parte de la estructura geográfica. Aguascalientes y Miami (Norte América) aparecen como unidades basales con muy pocas especies compartidas con el resto de las UGO; posteriormente, se obtiene un clado caribeño (excepto las islas Caimán) y un clado continental, que incluye a su vez las unidades operativas de México (Tabasco y Chipas) y el resto de Centro América, y otro clado representado por todas las UGO de la porción mexicana de la Península de Yucatán. Este análisis no apoya la inclusión de Belice y el Petén guatemalteco como parte

de la Península de Yucatán. Sin embargo, es posible que un análisis futuro con áreas del mismo tamaño y la misma calidad de información (herbario vs. listados florísticos) modifique la topología de este clado continental.

En relación con la distribución general de las 224 especies y los trazos individuales simplificados, 88 especies presentan una amplia distribución (pantropicales y/o neotropicales) y no permiten reconocer relaciones entre áreas. Pero si es informativo el número de especies compartidas exclusivamente por 2 áreas. Los trazos simplificados más repetidos para las leguminosas son los dispuestos en el eje continental norte-sur (Fig. 7). En el primer caso, hay 15 especies con un trazo que incluye la Península de Yucatán más Guatemala y Belice (trazo 1), otras 41 especies se añaden si incluimos América Central (trazo 2), 15 más si incluimos América del Norte (trazo 3) y por último, 51 más hasta América del Sur (trazo 4). Sólo *Ateleia cubensis* tiene un trazo que incluye exclusivamente la Península de Yucatán y las Antillas (trazo 5). Lo anterior sugiere que la Península de Yucatán es una unidad biogeográfica continental que comparte más especies con América Central, América del Sur y América del Norte que con las Antillas (Fig. 7). Estos resultados coinciden con los de Vásquez-Domínguez y Arita (2010), quienes destacaron que, con pocas excepciones, la fauna de la región norte de la península es un subconjunto de la fauna de la base (región meridional) y que el intercambio entre Yucatán y

las islas del Caribe, es mínimo. El aislamiento geográfico y la barrera a la dispersión que representa el canal de Yucatán pueden ser evaluados a través del endemismo genérico. Las Antillas cuentan con varios géneros endémicos de leguminosas; *Arcoa* Urb. (1 sp.), *Behaimia* Grisb. (2), *Brya* P. Browne (7), *Hebestigma* Urb. (2), *Herpyza* Sauvalle (1), *Neorudolphia* Britton (1), *Pictetia* DC (17), *Poitea* Vent. (13) y *Rhodopis* (2). Por otro lado, no hay géneros endémicos de leguminosas en la Península de Yucatán. Otras familias de angiospermas muestran patrones similares: las orquideas presentan 13 géneros endémicos en las Antillas (Acevedo y Strong, actualización continua) y ninguno en la península (Carnevali et al., 2010). Las palmas (Areaceae) también presentan un patrón de distribución que apoya una mayor afinidad continental; de los 14 géneros presentes, 10 son de origen continental (9 centroamericanos y 1 norteamericano) y 4 de origen antillano (Quero, 1989).

Las filogenias evaluadas para varios géneros de leguminosas muestran un patrón biogeográfico que sugiere origen tropical proveniente del hemisferio norte y en segundo lugar del hemisferio sur; pero ninguno hasta ahora del Caribe insular. El género *Desmanthus* (Fig. 8), con 24 especies, presenta su mayor diversidad en el SE de los Estados Unidos de América y México y sólo 2 especies exclusivamente suramericanas y antillanas, y 4 distribuidas en ambos hemisferios, ubicadas en posiciones derivadas del árbol (Luckow, 1993, 1997). Otro género, *Leucaena* con 22 especies, presenta su mayor diversidad en el norte y centro de México, un segundo centro de distribución se ubica al sur del istmo de Tehuantepec, pero sólo 1 especie se encuentra en América del Sur y 2 en las Antillas (adventicias) y en posiciones derivadas del árbol (Hughes, 1998; Hughes et al., 2002). Otros géneros presentes en la Península de Yucatán con patrones de distribución similares son: *Coursetia* DC, *Gliricida* Kunth, *Lennea* Klotzsch (tribu *Robinieae*), *Sesbania* Adans. (tribu *Sesbanieae*) (Lavin y Sousa, 1995), *Dalea* L. y *Marina* L. (tribu *Amorphae*) (McMahon y Hufford, 2004). También existen géneros originarios del hemisferio sur que se han desplazado hasta México y América del Norte. El género *Swartzia* (Fig. 9) muestra un clado basal (bentamioide) exclusivamente suramericano, mientras que *S. cubensis*, única especie presente en la península y otras especies centroamericanas están incluidas en clados terminales (Torke y Schaal, 2008). De igual manera, *Platymiscium* (Fig. 10), con 19 especies, presenta 2 centros de diversidad, uno en Brasil y otro en México; la filogenia sugiere un origen en áreas secas suramericanas y su posterior radiación hacia el norte, el clado más derivado sólo incluye especies centroamericanas y mexicanas (Saslis-Lagoudakis et al., 2008). Estas filogenias apoyan historias evolutivas restringidas al

continente americano y en menor grado relacionadas con las Antillas.

En resumen, los resultados sugieren que la Península de Yucatán, a pesar de compartir la misma banda climática con las Antillas y geomorfología similar, tiene más elementos comunes con floras de otras latitudes continentales (e.g. Centroamérica). Así que una fuerte barrera a la dispersión de taxones del este al oeste debe invocarse como explicación. Los resultados apoyan la propuesta de Estrada-Loera (1991), Ibarra-Manríquez et al. (2002), Ramírez-Barahona et al. (2009) y Vásquez-Domínguez y Arita (2010) de una mayor afinidad continental, en contradicción con aquellos trabajos donde se destaca una mayor relación con las Antillas (Delgadillo, 1984; Morone, 2006).

Por otra parte, los patrones de regionalización basados en la distribución de leguminosas coinciden con los obtenidos para lagartijas del género *Sceloporus* (Smith, 1941) y para plantas endémicas (Espadas Manrique et al., 2003) que encuentran mayor riqueza de especies en la porción sur, y que sugiere una segunda barrera a la dispersión de especies, posiblemente climática, entre el norte seco conformado por las 5 franjas más septentrionales (UGO 1-33, Distrito Yucatán) y las 2 franjas más meridionales (UGO 34-48, Distrito Petén). Una clasificación más fina reconoce al menos 5 subunidades (Fig. 11). Los resultados también apoyan la propuesta biogeográfica de Dinersten et al. (1995); en este sentido, al seguir los esquemas biogeográficos de Morrone (2005) para México, es recomendable transferir la Península de Yucatán del Dominio Caribe al Dominio Mesoamericano.

Agradecimientos

A CONABIO y a los siguientes proyectos, responsables e instituciones: AC 3 Computarización de la colección de plantas acuáticas mexicanas del Herbario Nacional (MEXU), 2a. etapa, A. Novelo Retana, MEXU; AE 13 Catálogo electrónico de especímenes depositados en el Herbario de la Universidad de Texas en Austin, Fase IV, J. L. Panero, Herbarium of the The University of Texas; B 140 Actualización de las bases de datos de colecciones, especies en peligro de extinción, colecta y propagación de Germoplasma, A. P. Vovides Papalouka, INECOL, A.C.; B 70 Distribución de las especies endémicas de la Península de Yucatán, R. Durán García, Herbario CICY; BC 6 Sistematización de la colección científica de flora del herbario Eizi Matuda, de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, M. Á. Pérez Farrera, Herbario Eizi Matuda, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas; BE 21 Flora y datos básicos para la evaluación de las actividades apícola y forestal en tres áreas focales del corredor Sian Ka'an-Calakmul, F. Chiang Cabrera, MEXU; BE

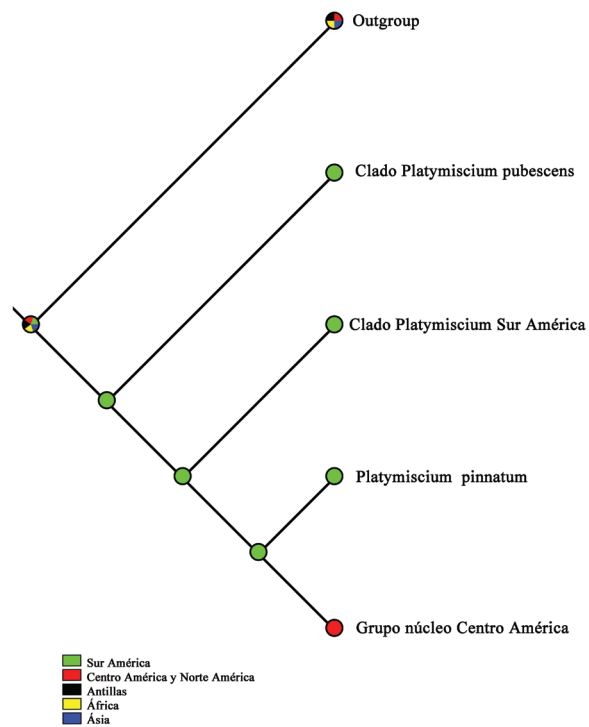


Figura 9. Filogenia (árbol de consenso estricto) y mapeo de áreas de ocupación de taxones terminales y nodos del género *Platymiscium* (tomado con modificaciones de Saslis-Lagoudakis et al., 2008).

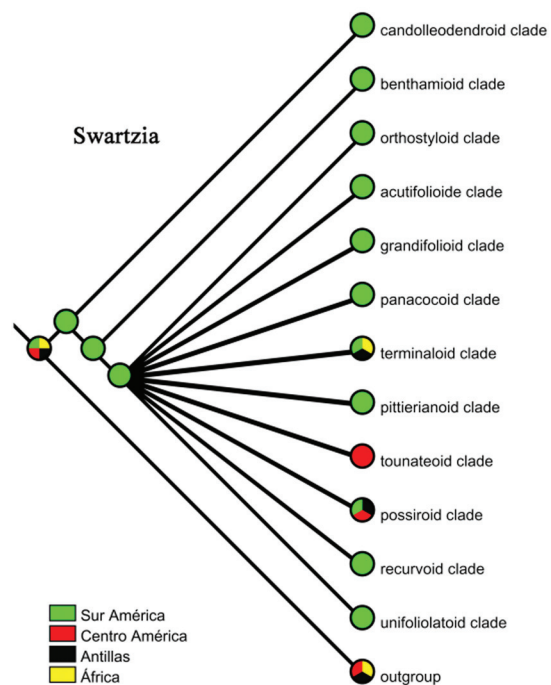


Figura 10. Filogenia (árbol de consenso estricto) y mapeo de áreas de ocupación de taxones terminales y nodos del género *Swartzia* Schreb. (tomado con modificaciones de Torke y Schaal, 2008).

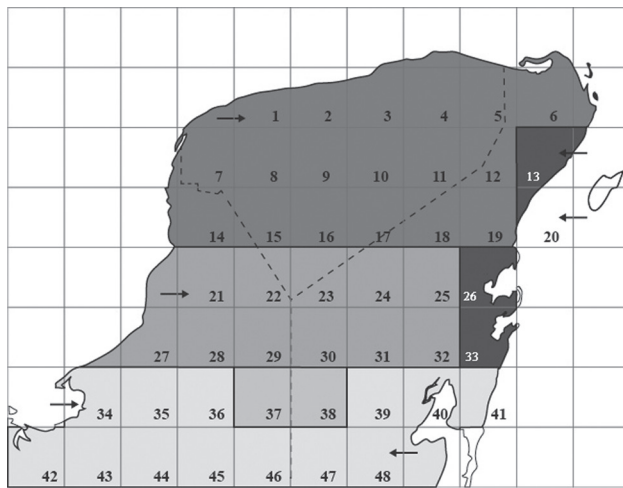


Figura 11. Esquema de regionalización de la porción mexicana de la Península de Yucatán basada en el análisis de similitud de leguminosas.

23 Computarización de la colección de plantas acuáticas mexicanas del Herbario Nacional (MEXU), 3a etapa, A. Novelo Retana, Instituto de Biología, UNAM; BE 7 La familia Asteraceae en México, fase IV, J. L. Villaseñor Ríos, Instituto de Biología, UNAM; BJ 2 Uso y monitoreo de los recursos naturales en el Corredor Biológico Mesoamericano (áreas focales Xpujil-Zoh Laguna y Carrillo Puerto), Pozo de la Tijera, El Colegio de la Frontera Sur; BK 31 Flora acuática vascular del área de protección de flora y fauna Laguna de Términos, Campeche, México, Jaime Raúl Bonilla Barbosa, Laboratorio de Hidrobotánica Universidad Autónoma del Estado de Morelos; H 146 Actualización del banco de datos florístico de la Península de Yucatán, S. Flores Guido, UADY; J 1 Propuesta para sistematizar la colección palinológica de polen reciente y fósil del IGLUNAM, E. Martínez Hernández, Departamento de Paleontología, UNAM; J 10 Catálogos florísticos de México por entidad federativa e información etnobotánica de la Colección del Herbario Nacional, L. Vela Gálvez, INIF y M. V. Gutiérrez Garduño, Herbario Nacional Forestal; J 2 Inventario nacional de especies vegetales y animales de uso artesanal, C. B. Marentes, Asociación Mexicana de Arte y Cultura Popular, A.C.; J 63 Sistema de apoyo a la toma de decisiones para la reforestación rural en México, D. D. Reygadas Prado, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Secretaría de Agricultura, Ganadería y Desarrollo Rural; J 84 Árboles mexicanos potencialmente valiosos para la restauración ecológica y la reforestación, Vázquez.Yanes, Laboratorio de Ecología Fisiológica, Instituto de Ecología, UNAM. En el Centro de Investigación Científica de Yucatán, agradecemos a Paola Marfil Lara, por las figuras, a Silvia Hernández. y al herbario CICY. Finalmente, a Guillermo

Ibarra Manríquez por sus comentarios, los cuales fueron de gran ayuda para mejorar el contenido del artículo.

Literatura citada

- Acevedo, P. y M. Strong. [actualización continua]. Flora of the West Indies. <http://persoon.si.edu/antilles/westindies/index.htm>; última consulta: 15.01.2012.
- Arita, H. T. y E. Vásquez-Domínguez. 2003. Fauna y la conformación de la provincia biótica yucateca: biogeografía y macroecología. *In* Naturaleza y sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro, P. Colunga-García Marín y A. Larqué Saavedra, eds.). Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida Yucatán. p. 69-80.
- Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista y R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, D. F. 55 p.
- Balick, M. J., M. H. Nee y D. E. Atha. 2000. Checklist of the vascular plants of Belize. *Memories of the New York Botanical Garden* 85:i-ix, 1-246.
- Balleza, J. de J., J. L. Villaseñor y G. Ibarra-Manríquez. 2005. Regionalización biogeográfica de Zacatecas, México, con base en los patrones de distribución de la familia Asteraceae. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:71-78.
- Barrera, A. 1962. La península de Yucatán como provincia biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
- Birks, H. J. B. 1987. Recent methodological developments in quantitative descriptive biogeography. *Annales Zoologici Fennici* 24:165-178.
- Breedlove, D. E. 1986. Listados Florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 246 p.
- Carnevali, G., J. L. Tapia-Muñoz, R. Duno-de Stefano e I. Ramírez Morillo. 2010. Flora ilustrada de la península de Yucatán. Listado florístico. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán. 326 p.
- Carnevali, G., J. L. Tapia-Muñoz, R. Jiménez-Machorro, L. Sánchez-Saldaña, L. Ibarra-González, I. M. Ramírez y M. P. Gómez-Juárez. 2001. Notes on the flora of the Yucatán Peninsula II: a synopsis of the orchid flora of the Mexican Yucatán Peninsula and a tentative checklist of the Orchidaceae of the Yucatán Peninsula Biotic Province. *Harvard Papers in Botany* 5:383-466.
- Chiappy-Jhones, C., V. Rico-Gray, L. Gama y L. Giddings. 2001. Floristic affinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* 28:535-542.
- Correa, M. D., C. Galdames y M. Sánchez de Stapf. 2004. Catálogo de las plantas vasculares de Panamá. Universidad de Panamá, Instituto de Investigaciones Tropicales, Autoridad Nacional del Ambiente, Corredor Biológico Mesoamericano del Atlántico Panameño, Ciudad de Panamá,

- Panamá. Croizat, L. 1958. Panbiogeography, volúmenes. 1 y 2. Publicado por el autor. Caracas. 1731 p.
- Crovello, T. J. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30:563-575.
- Delgado, M. E. 1996. Leguminosas de Aguascalientes. Universidad Autónoma de Aguascalientes, Aguascalientes. 193 p.
- Delgadillo, M. C. 1984. Mosses of the Yucatán Peninsula, Mexico. III. Phytogeography. *Bryologist* 87:12-16.
- Dinerstein, E., D. Olson, D. Graham, A. Webster, S. Primm, M. Bookbinder y G. Ledec. 1995. Una evaluación del estado de conservación de las ecorregiones terrestres de América Latina y el Caribe. World Bank-Fondo Mundial para la Naturaleza, Washington, D.C. 135 p.
- Durán, R., e I. Olmsted. 1997. Listado florístico de la Reserva de Sian Ka'an. Amigos de Sian Ka'an. Puerto Morelos, Quintana Roo. 71 p.
- Durán, R., P. Sima y M. Juan-Qui. 1999. Listado florístico de Ría Celestún. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán. s/f.
- Endañú Huerta, E., J. E. López Contreras, R. Duno-de Stefano y G. Carnevali Fernández-Concha. 2012. *Souroubea loczyi* (Marcgraviaceae) un registro nuevo para la Península de Yucatán. *Polibotánica* 33:33-39.
- Espejel, I. 1987. A phytogeographical analysis of coastal vegetation in the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* 14:499-519.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic Relationships of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* 19:687-697.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. In *Biological diversity of Mexico: origins and distribution*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press, New York. p. 3-107.
- Flores, J. S. 2001. Leguminosae. Florística, etnobotánica y ecología. Etnoflora Yucatanense, Fascículo 18. Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida, Yucatán. 320 p.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammology* 26:347-361.
- Goloboff, P. A. 1993. NONA, versión 2.0. Publicado por el autor. Tucumán.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontología Electrónica* 4. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm; última consulta: 15.01.2012.
- Hupp, J. L. y Ma. T. García-Arizaga. 1999. Geomorfología. In *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*, A. García de Fuentes, C. Córdoba y Ordóñez y P. Ponce de León (eds.). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. 158-162 p.
- Hughes, C. E. 1998. Monograph of *Leucaena* (Leguminosae-Mimosoideae). *Systematic Botany Monographs* 55:1-244.
- Hughes, C. E., C. Donovan-Bailey y S. A. Harris. 2002. Divergent and reticulate species relationships in *Leucaena* (Fabaceae) inferred from multiple data sources: insights into polyploid origins and nrDNA polymorphism. *American Journal of Botany* 89: 1057-1073.
- Ibarra-Manríquez, G., J. L. Villaseñor y R. Durán. 1995. Riqueza de especies y endemismo del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 57:49-77.
- Ibarra-Manríquez, G., J. L. Villaseñor, R. Durán y J. Meave. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* 29:17-29.
- Jardine, N. 1972. Computational methods in plant distributions. In *Taxonomy, phytogeography and evolution*, D. H. Valentine (ed.). Academic Press, London. p. 381-393.
- Lavin, M. y M. Sousa. 1995. Phylogenetic systematics and biogeography of the tribe *Robinieae*. *Systematic Botany Monographs* 45:1-165.
- Lee, J. C. 1980. An ecogeographic analysis of the herpetofauna of the Yucatan Peninsula. Miscellaneous publication Museum of Natural History, University of Kansas 67:1-75.
- Luckow, M. 1993. Monograph of *Desmanthus* (Leguminosae-Mimosoideae). *Systematic Botany Monographs* 38:1-166.
- Luckow, M. 1997. Generic relationships in the *Dichrostachys* group (Leguminosae: Mimosoideae): evidence from chloroplast DNA restriction sites and morphology. *Systematic Botany* 22:189-198.
- Luckow, M. y M. Lavín. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80:1-14.
- Lundell, C. L. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatán Peninsula. *Contributions to American Archaeology* 12:257-321.
- Maddison, W. P. y D. R. Maddison. 2000. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis, ver. 2.75 <http://mesquiteproject.org>; última consulta: 15.01.2012.
- Martínez, E., M. Sousa y C. H. Ramos-Álvarez. 2001. Listados Florísticos de México. XXII. Región de Calakmul, Campeche. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 55 p.
- McMahon, M. y L. Hufford. 2004. Phylogeny of *Amorpheae* (Fabaceae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 91:1219-1230.
- Miranda, F. 1958. Rasgos fisiográficos de interés para estudios botánicos. In *Los recursos naturales del Sureste y su aprovechamiento II*, E. Beltrán (ed.). Instituto Mexicano Recursos Naturales Renovables, México, D. F. p. 215-271.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. *Manuales y Tesis SEA 3*, SEA, Zaragoza. 148 p.
- Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:207-252.
- Morrone, J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic

- and cladistic analysis of the Entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-94.
- Murguía, M. y F. Rojas. 2001. Biogeografía cuantitativa. *In* Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p.39-47.
- Nixon, K. C. 1999. Winclada (beta) ver. 0.9.9. Publicado por el autor, Ithaca. 11 p.
- Olmsted, I., R. Durán, J. A. González-Iturbe, J. Granados y F. Tun. 1999. Vegetación. *In* Atlas de procesos territoriales de Yucatán, García, A. y J. Córdoba y Ordóñez (eds.). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. 255 p.
- Orellana R., M. Balam e I. Bañuelos (coords.). 1999. Evaluación climática (climatología de la Península de Yucatán). *In* Atlas de procesos territoriales de Yucatán, A. García de Fuentes, C. Córdoba y Ordóñez y P. Ponce de León (eds.). Facultad de Arquitectura, Universidad Autónoma de Yucatán, Mérida. p. 183-194.
- Pérez A. L., M. Sousa, A. M. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2005. Vegetación terrestre. *In* Biodiversidad del estado de Tabasco, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 65-110.
- Quero, H. J. 1989. Flora genérica de Arecaceae de México. Tesis, doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 142 p.
- Ramírez-Barahona, S., A. Torres-Miranda, M. Palacios-Ríos e I. Luna-Vega. 2009. Historical biogeography of the Yucatán Peninsula, Mexico: a perspective from ferns (Monilophyta) and lycopods (Lycophyta). *Biological Journal of the Linnean Society* 98:775-786.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Saslis-Lagoudakis, C., M. W. Chase, D. N. Robinson, S. J. Russell y B. B. Klitgaard. 2008. Phylogenetics of Neotropical *Platymiscium* (Leguminosae: Dalbergieae): systematics, divergence times, and biogeography inferred from nuclear ribosomal and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 95:1270-1286.
- Schultz, G. P. 2005. Vascular flora of the El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo, Mexico. *Journal of the Torrey Botanical Society* 132:311-322.
- Sousa, M. y A. Delgado. 1993. Mexican Leguminosae: phytogeography, endemism, and origins. *In* T. Ramamoorthy, R. Bye y J. Fa (eds.). *Biological diversity of México: origins and distribution*. Oxford University Press, New York. p. 459-513.
- Simpson, G. G. 1964. Species densities of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 13:57-73.
- Smith, H. M. 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.
- Standley, P. y J. Steyermark. 1946. Leguminosae. *Flora de Guatemala. Fieldiana Botany* 24:244-245.
- Torke, B. M. y B. A. Schaal. 2008. Molecular phylogenetics of the species-rich neotropical genus *Swartzia* (Leguminosae, Papilionoideae) and related genera of the swartzoid clade. *American Journal of Botany* 95:215-228.
- Trejo-Torres, J. C. 2003. Biogeografía ecológica en las Antillas: ejemplos de las orquídeas y las selvas cársticas. *In* Una perspectiva Latinoamericana de la biogeografía, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. p. 199-208.
- Trejo-Torres, J. C. y J. D. Ackerman. 2001. Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography* 28:775-794.
- Vázquez-Domínguez, E. y H. T. Arita. 2010. The Yucatán Peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33:212-219.
- White, D. A. y S. P. Darwin. 1995. Woody vegetation of tropical lowland deciduous forests and Mayan ruins in the north-central Yucatán Peninsula, Mexico. *Tulane Studies in Zoology & Botany* 30:1-25.
- White, D. A. y C. S. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forest of the northern Yucatán Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15:151-160.
- Wunderlin, R. P. y B. F. Hansen. 2008. Atlas of Florida vascular plants. <http://www.plantatlas.usf.edu/>; última consulta: 15.01.2012.

Apéndice. Especies de Leguminosae presentes en Península de Yucatán, indicándose el área de su distribución geográfica. *Abreviaturas de las áreas:* PAN, pantropical; NEO, neotropical; NA, Norte América; CA, Centro América; SA, Sur América; ANT, Antillas; GUA y BEL, Guatemala y Belice. *Abreviaturas del hábito:* a, árbol; ar, arbusto; h, hierba; su, sufrutice; th, trepadora herbácea; tl, trepadora leñosa. Se resaltan con gris las endémicas de la Provincia Biótica Península de Yucatán, que incluye áreas vecinas de Belice (Corozal y Orange Walk) y Guatemala (Petén).

| <i>Especie</i> | <i>PAN</i> | <i>NEO</i> | <i>NA</i> | <i>CA</i> | <i>SA</i> | <i>ANT</i> | <i>GUA y BEL</i> | <i>Hábito</i> |
|-------------------------------------------------------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------------|---------------|
| CAESALPINIOIDEAE | | | | | | | | |
| <i>Bauhinia divaricata</i> L. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | a/ar |
| <i>B. erythrocalyx</i> Wunderlin | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a/ar |
| <i>B. herrerae</i> (Britton et Rose) Standl. et Steyerl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>B. jenningsii</i> P. Wilson | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | ar/tl |
| <i>B. unguolata</i> L. | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>Caesalpinia bonduc</i> (L.) Roxb. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>C. gaumeri</i> Greenm. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| <i>C. mollis</i> (Kunth) Spreng. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>C. platyloba</i> S. Watson | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| <i>C. vesicaria</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>C. yucatanensis</i> Greenm. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Chamaecrista chamaecristoides</i> (Collad) Greene | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>C. diphylla</i> (L.) Greene | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>C. flexuosa</i> (L.) Greene | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>C. glandulosa</i> (L.) Greene | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>C. nictitans</i> (L.) Moench | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Cynometra retusa</i> Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Dialium guianense</i> (Aubl.) Sandwith | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>Haematoxylum campechianum</i> L. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>Hymenaea courbaril</i> L. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>S. bicapsularis</i> (L.) Roxb. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>S. cobanensis</i> (Britton) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | h/su |
| <i>S. fruticosa</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar/a |
| <i>S. hayesiana</i> (Britton et Rose) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar/a |
| <i>S. hirsuta</i> (L.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>S. obtusifolia</i> (L.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>S. occidentalis</i> (L.) Link | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/ar |
| <i>S. pallida</i> (Vahl) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>S. papillosa</i> (Britton et Rose) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>S. pendula</i> (Willd.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>S. pentagonia</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | H |
| <i>S. peralteana</i> (Kunth) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>S. polyphylla</i> (Jacq.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | ar |
| <i>S. quinquangulata</i> (Rich.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>S. racemosa</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>S. reticulata</i> (Willd.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>S. undulata</i> (Benth.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>S. uniflora</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | H |
| <i>S. villosa</i> (Mill.) H.S. Irwin et Barneby | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | h/ar |
| MIMOSACEAE | | | | | | | | |
| <i>Acacia californica</i> Brandege | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. cedilloi</i> L. Rico | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | A |
| <i>A. centralis</i> Britton et Rose) Lundell | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. chiapensis</i> Saff. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. collinsii</i> Saff. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |

Apéndice. Continúa.

| <i>Especie</i> | <i>PAN</i> | <i>NEO</i> | <i>NA</i> | <i>CA</i> | <i>SA</i> | <i>ANT</i> | <i>GUA y BEL</i> | <i>Hábito</i> |
|------------------------------------------------------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------------|---------------|
| <i>A. cornigera</i> (L.) Willd. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | A |
| <i>A. dolichostachya</i> S.F. Blake | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | A |
| <i>A. farnesiana</i> (L.) Willd. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. gaumeri</i> S.F. Blake | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | A |
| <i>A. gentlei</i> Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. globulifera</i> Saff. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. hayesii</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. macrantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. pennatula</i> (Schltdl. et Cham.) Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. polyphylla</i> DC. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. riparia</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. usumacintensis</i> Lundell | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>Acaciella angustissima</i> (Mill.) Britton et Rose | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>A. villosa</i> (Sw.) Britton et Rose | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. niopoides</i> (Spruce ex Benth.) Burkart | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>A. tomentosa</i> (Micheli) Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Calliandra belizensis</i> (Britton et Rose) Standl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | A |
| <i>C. caeciliae</i> Harms. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>C. calothyrsus</i> Meisn. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>C. houstoniana</i> (Mill.) Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>C. tergemina</i> (L.) Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton et Rose | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Cojoba arborea</i> (L.) Britton et Rose | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>C. graciliflora</i> (S.F. Blake) Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Desmanthus leptophyllus</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/su |
| <i>D. paspalaceus</i> (Lindm.) Burkart | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | h/su |
| <i>D. pubescens</i> B.L. Turner | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | h/su |
| <i>D. virgatus</i> (L.) Willd. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | H |
| <i>Ebenopsis ebano</i> (Berland.) Barneby et J.W. Grimes | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>Havardia albicans</i> (Kunth) Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | A |
| <i>H. pallens</i> (Benth.) Britton et Rose | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Havardia platyloba</i> (Bertero ex DC.) Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>Inga jinicuil</i> Schltdl. et Cham. ex G. Don | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>I. punctata</i> Willd. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | A |
| <i>I. vera</i> Willd. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.) de Wit | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>L. shannonii</i> Donn. Sm. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | A |
| <i>L. latisiliquum</i> (L.) Benth. | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | A |
| <i>Mimosa affinis</i> B.L. Rob. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/su |
| <i>M. albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a/th |
| <i>M. bahamensis</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>M. distachya</i> Cav. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>M. guatemalensis</i> (Hook. et Arn.) Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | h/ar |
| <i>M. orthocarpa</i> Spruce ex Benth. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>M. pigra</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>M. pudica</i> L. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | h/su |
| <i>M. somnians</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | h/su |
| <i>Neptunia natans</i> (L. f.) Druce | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |

Apéndice. Continúa.

| <i>Especie</i> | <i>PAN</i> | <i>NEO</i> | <i>NA</i> | <i>CA</i> | <i>SA</i> | <i>ANT</i> | <i>GUA y BEL</i> | <i>Hábito</i> |
|---------------------------------------------------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------------|---------------|
| <i>N. plena</i> (L.) Benth. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>P. viridiflora</i> (Kunth) Benth. | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>P. keyense</i> Britton | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>P. lanceolatum</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>P. seleri</i> Harms. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>P. unguis-cati</i> (L.) Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>P. winzerlingii</i> Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Prosopis juliflora</i> (Sw.) DC. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M. Hern. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>Zygia recordii</i> Britton et Rose | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Z. stevensonii</i> (Standl.) Killip ex Record | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| PAPILIONOIDEAE | | | | | | | | |
| <i>Abrus precatorius</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Acosmium panamense</i> (Benth.) Yakoviev | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>Aeschynomene americana</i> L. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>A. fascicularis</i> Schltld. et Cham. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | h |
| <i>A. rudis</i> Benth. | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | h/su |
| <i>A. sensitiva</i> Sw. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| <i>Ateleia cubensis</i> Griseb. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | a |
| <i>A. pterocarpa</i> Moc. et Sessé ex D. Dietr. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Cajanus cajan</i> (L.) Millsp. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>C. rosea</i> (Sw.) DC. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>C. villosa</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>Calopogonium mucunoides</i> Desv. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>Centrosema angustifolium</i> (Kunth) Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. macrocarpum</i> Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. molle</i> Mart. ex Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. pascuorum</i> Mart. ex Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. plumieri</i> (Turpin ex Pers.) Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. sagittatum</i> (Willd.) L. Riley | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. schottii</i> (Millsp.) K. Schum. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. unifoliatum</i> (Rose) Lundell | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>C. virginianum</i> (L.) Benth. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urb. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>Clitoria falcata</i> Lam. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/su |
| <i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>C. incana</i> L. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>C. longirostrata</i> Hook. et Arn. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>C. pumila</i> Ortega | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>C. purdiana</i> H. Senn | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | h |
| <i>C. retusa</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>C. verrucosa</i> L. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>Dalbergia brownei</i> (Jacq.) Schinz | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>D. ecastaphyllum</i> (L.) Taub. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>D. glabra</i> (Mill.) Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a/ar |

Apéndice. Continúa.

| Especie | PAN | NEO | NA | CA | SA | ANT | GUA y BEL | Hábito |
|--------------------------------------------------------------|-----|-----|----|----|----|-----|-----------|----------|
| <i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F. Macbr. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>D. scandens</i> (Mill.) R.T. Clausen | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | ar |
| <i>Desmodium affine</i> Schltdl. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>D. distortum</i> (Aubl.) J.F. Macbr. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | h |
| <i>D. glabrum</i> (Mill.) DC. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>D. incanum</i> DC. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/su |
| <i>D. procumbens</i> (Mill.) Hitchc. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>D. scorpiurus</i> (Sw.) Desv. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>D. tortuosum</i> (Sw.) DC. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>D. triflorum</i> (L.) DC. | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Dioclea wilsonii</i> Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>Diphysa carthagenensis</i> Jacq. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a |
| D. paucifoliolata R. Antonio et M. Sousa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ar |
| D. yucatanensis A. Hanan et M. Sousa | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ar |
| <i>Erythrina standleyana</i> Krukoff | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | a/ar |
| <i>Galactia jussiaeana</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | su |
| <i>G. multiflora</i> B.L. Rob. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>G. spiciformis</i> Torr. et A. Gray | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | th |
| <i>G. striata</i> (Jacq.) Urb. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Harpalyce arborescens</i> A. Gray | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar/a |
| <i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar/h |
| <i>I. lespedezioides</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar/h |
| <i>I. suffruticosa</i> Mill. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>I. thibaudiana</i> DC. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>I. tinctoria</i> L. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Lennea melanocarpa</i> (Schltdl.) Vatke ex Harms. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>Lonchocarpus castilloi</i> Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>L. guatemalensis</i> Benth. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>L. hondurensis</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>L. luteomaculatus</i> Pittier | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>L. punctatus</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>L. rugosus</i> Benth. | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| L. xuul Lundell | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| L. yucatanensis Pittier | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| <i>Machaerium biovulatum</i> Micheli | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a/ar/tl |
| <i>M. cirrhiferum</i> Pittier | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>M. falciforme</i> Rudd | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a/ar |
| <i>M. isadelphum</i> (E. Mey) Amshoff | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar/ar/tl |
| <i>M. kegelii</i> Meisn. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a/ar/tl |
| <i>M. riparium</i> Brandegee | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>M. seemannii</i> Benth. | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | a/a/tl |
| <i>Macroptilium atropurpureum</i> (Sessé et Moc ex DC.) Urb. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/th |
| <i>M. gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb. | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>M. lathyroides</i> (L.) Urb. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>M. longepedunculatum</i> (Mart. ex Benth.) Urb. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/th |
| <i>Marina scopa</i> Barneby | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>Mucuna holtonii</i> (Kuntze) Moldenke | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | tl |
| <i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | ar |
| <i>Nissolia fruticosa</i> Jacq. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th/tl |
| <i>Oxyrhynchus volubilis</i> Brandegee | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | tl |

Apéndice. Continúa.

| <i>Especie</i> | <i>PAN</i> | <i>NEO</i> | <i>NA</i> | <i>CA</i> | <i>SA</i> | <i>ANT</i> | <i>GUA y BEL</i> | <i>Hábito</i> |
|------------------------------------------------------------------|------------|------------|-----------|-----------|-----------|------------|------------------|---------------|
| <i>Pachyrhizus erosus</i> (L.) Urb. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | tl |
| <i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>Platymiscium yucatanum</i> Standl. | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | a |
| <i>Pterocarpus rohrrii</i> Vahl | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | th |
| <i>Rhynchosia americana</i> (Mill.) Metz | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>R. longiracemosa</i> M. Martens et Galeotti | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>R. minima</i> (L.) DC. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>R. reticulata</i> (Sw.) DC. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>R. swartzii</i> (Vail) Urb. | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | th |
| <i>R. yucatanensis</i> Grear | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Sesbania herbacea</i> (Mill.) McVaugh | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | ar |
| <i>Sophora tomentosa</i> L. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Stylosanthes calycicola</i> Small | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | h |
| <i>S. hamata</i> (L.) Taub. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>S. humilis</i> Kunth | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h/su |
| <i>S. yucatanenses</i> Gama et Dávila | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ar |
| <i>Swartia cubensis</i> (Britton et P. Wilson) Standl. | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | a |
| <i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| <i>Teramnus uncinatus</i> (L.) Sw. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Vatairea lundellii</i> (Standl.) Killip ex Record | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | a |
| <i>Vigna adenantha</i> (G. Mey.) Maréchal, Mascherpa et Stainier | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th/tl |
| <i>Vigna candida</i> (Vell) Maréchal, Mascherpa et Stainier | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | th |
| <i>V. elegans</i> (Piper) Maréchal, Mascherpa et Stainier | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | th |
| <i>V. luteola</i> (Jacq.) Benth. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th/tl |
| <i>V. unguiculata</i> (L.) Walp. | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | th/su |
| <i>V. vexillata</i> (L.) A. Rich. | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | th |
| <i>Zornia gemella</i> Vogel | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | h |
| TOTALES | 14 | 76 | 43/11 | 90/32 | 55/8 | 21/1 | 15/15 | |



Relación biogeográfica entre cangrejos dulceacuícolas y acociles a lo largo de la zona mexicana de transición: revaluación de la hipótesis de Rodríguez (1986)

Biogeographic relationship of freshwater crabs and crayfish along the Mexican transition zone: reevaluating Rodríguez (1986) hypothesis

Fernando Álvarez✉, José Luis Villalobos, Gema Armendáriz y Carmen Hernández

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

✉ falvarez@unam.mx

Resumen. A partir de la hipótesis planteada por Rodríguez (1986) sobre una posible exclusión biogeográfica entre acociles de la familia Cambaridae y cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae a lo largo del centro y sur de México, se han hecho varios estudios que toman en cuenta este patrón. Sin embargo, no se han examinado los patrones de distribución de estos grupos ni cuáles son las zonas ni a qué grado se da el traslape o contacto de las 2 distribuciones. Se construyeron 2 bases de datos, una con más de 1 400 registros de las especies de la familia Cambaridae y otra con más de 400 registros de cangrejos de la familia Pseudothelphusidae. Se construyeron mapas de distribución y se identificaron 3 regiones donde el contacto es evidente: el eje neovolcánico, la región de Los Tuxtlas, Veracruz y el estado de Chiapas. Los resultados muestran grandes zonas de contacto en las cuales tanto acociles como cangrejos pueden estar en la misma localidad y en el mismo cuerpo de agua o pueden estar en 2 localidades muy cercanas pero con una diferencia altitudinal. En general, los acociles tienden a distribuirse a mayores altitudes que los cangrejos. Aunado a los patrones de distribución, se discute que aunque los 2 grupos estén presentes en la misma localidad y en el mismo cuerpo de agua, el microhábitat que ocupa cada uno es distinto, por lo que se sugiere que la interferencia entre ellos será poca o nula.

Palabras clave: acocil, Cambaridae, cangrejo de agua dulce, Pseudothelphusidae, exclusión biogeográfica.

Abstract. After Rodríguez (1986) hypothesis on the possible biogeographic exclusion between crayfish of the family Cambaridae and freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae throughout central and southern Mexico, several studies have considered it as a real pattern. However, the distribution patterns of both groups have not been examined, nor in what areas and to what extent the overlap of the 2 distributions occurs. Two data bases were compiled, one with more than 1 400 records of the species of the family Cambaridae and a second one with more than 400 records of freshwater crabs of the family Pseudothelphusidae. The resulting distribution maps show 3 areas where the contact is evident: the neovolcanic axis, Los Tuxtlas region, Veracruz, and the state of Chiapas. The results show large areas of contact in which both, crayfishes and crabs, can occur in the same locality and in the same body of water, or cases in which they occur in 2 nearby localities with an altitudinal difference. In general crayfishes tend to be distributed at higher altitudes than crabs. Together with the distribution patterns we discuss that the particular microhabitat of each group within the body of water prevents any interference or direct competition.

Key words: crayfish, Cambaridae, freshwater crab, Pseudothelphusidae, biogeographic exclusion.

Introducción

Los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae con 60 especies (Villalobos y Álvarez, 2008; Álvarez et al., 2011) y los acociles de la familia Cambaridae con 56 especies (Armendáriz, 2011) son elementos conspicuos de la fauna dulceacuícola mexicana. Los cangrejos pseudotelfúsidos se distribuyen en México

siguiendo un patrón estrictamente neotropical. Se distribuyen desde el norte del Perú y el centro de Brasil hacia el norte hasta México, incluyendo las Antillas, excepto Jamaica (Rodríguez, 1982). En particular en México su distribución alcanza, por la vertiente del Pacífico, los estados de Sonora y Sinaloa; a través del centro del país se encuentran en Nayarit, Durango, Jalisco, Michoacán, Guanajuato, Hidalgo y Puebla; sobre la vertiente del golfo de México se encuentran hasta la porción central de Veracruz (Villalobos y Álvarez, 2008). Los pseudotelfú-

Recibido: 09 noviembre 2011; aceptado: 19 abril 2012

sidos que ocupan el resto del sur de México se encuentran en áreas generalmente por debajo de los 1 000 m de altitud y no penetran a la península de Yucatán (Fig. 1A) (Huidobro et al., 2006). Se ha discutido que la falta de cuerpos de agua superficiales en la península ha limitado su expansión en esa región (Rodríguez, 1982, 1986); sin embargo, otros grupos estrictamente dulceacuícolas sí lo han hecho (Botello y Álvarez, 2010), sugiriendo que puede haber otros procesos relacionados con la biogeografía histórica que pueden explicar este patrón.

En contraste, los acociles de la familia Cambaridae se distribuyen fundamentalmente en Norteamérica, desde el sur de Canadá, ocupando principalmente la porción este de los Estados Unidos de América (EUA), pero con presencia sobre la costa oeste (Hobbs, 1989). Se ha propuesto como un importante centro de radiación de los cambáridos, la región sureste de los EUA, donde se presenta una alta concentración de especies (Hobbs, 2001). En México, los cambáridos se encuentran en la vertiente del golfo de México, a lo largo del eje neovolcánico transversal, algunas especies en el centro y norte del país, en Chiapas y la península de Yucatán (Fig. 1B). Es interesante notar que la distribución de acociles en Chiapas aparentemente ocurre en las porciones de las cuencas que conectan al golfo de México y no ha podido invadir las cuencas que vierten hacia el Pacífico. Al sur de México, 2 especies alcanzan Guatemala, una Belice y otra más Honduras; en el Caribe 4 especies se distribuyen en Cuba (Villalobos, 1982; Hobbs, 1989).

Los patrones de distribución de las 2 familias claramente entran en contacto en varias zonas: a lo largo del centro de México sobre el eje neovolcánico transversal, en la región de Los Tuxtlas al sur de Veracruz (Álvarez et al., en prensa), en la zona serrana de Tabasco (Álvarez et al., 2005) y en varias localidades en diferentes provincias fisiográficas de Chiapas. Este solapamiento parcial de las áreas de distribución y una aparente exclusión espacial de los 2 grupos llevó a Rodríguez (1986) a proponer la exclusión biogeográfica entre los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae y los acociles de la familia Cambaridae.

De manera específica, Rodríguez (1986) argumentó que la zona de contacto de las distribuciones de cangrejos y acociles se presenta a lo largo de un frente de 3 000 km en México y Guatemala. Expuso que aunque el traslape de las distribuciones solamente ocurría en 2 áreas, el lago de Chapala y la planicie costera de Veracruz, esto sugería que un grupo había excluido al otro y se aceptaba que los pseudotelfúsidos habían desplazado a los cambáridos que en el pasado habrían tenido un área de distribución mayor. Además de una figura que representaba las áreas de distribución de ambos grupos en México y Guatemala, Rodríguez (1986) se apoyó en una publicación de Holt (1964) en la que se propone el hipotético hallazgo en ese momento de un branquiobdélido (Annelida) parásito en el cangrejo pseudotelfúsido *Ptychophallus tumimanus* (Rathbun, 1898), que hasta entonces sólo se conocía de acociles. Para explicar la nueva presencia de branquiob-

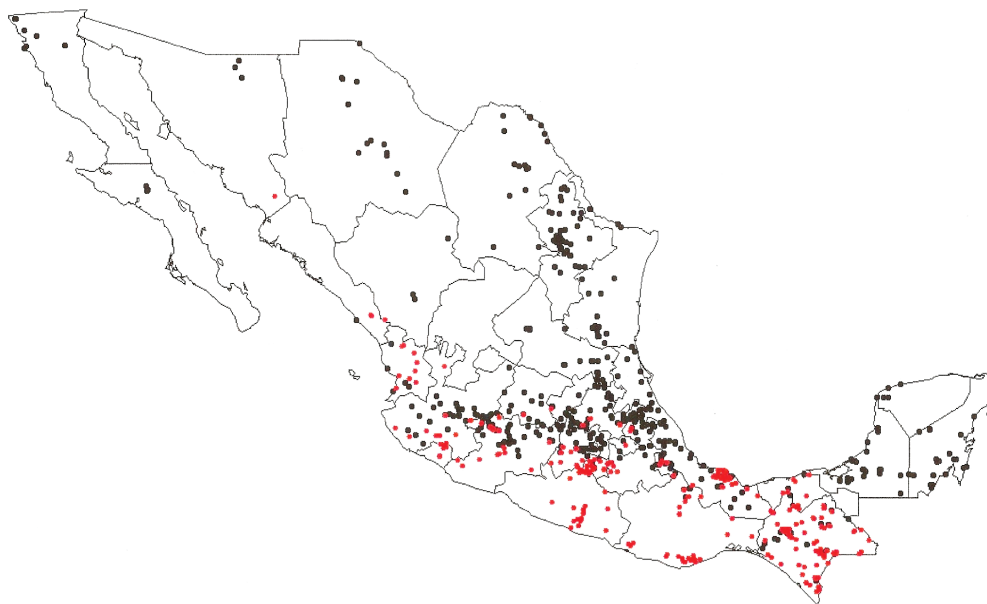


Figura 1. Distribución de los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae y de los acociles de la familia Cambaridae en México. Círculos negros, acociles; círculos naranja, cangrejos.

délidos en pseudotelfúsidos, Holt (1964) propuso que éstos habrían sido transmitidos de acociles a cangrejos en Costa Rica y que después los cangrejos habrían restringido el área de distribución de los acociles, por medio de competencia directa, hasta Guatemala y Honduras.

La hipótesis de Holt (1964) no está sustentada en evidencia concreta y hasta ahora no se ha registrado que haya habido especies de acociles nativos en Costa Rica. Por otra parte, hoy se tienen registros de branquiobdélidos de otros cangrejos pseudotelfúsidos en *Tehuana veracruzana* (Rodríguez y Smalley, 1969) del río Tapalapa, Santiago Tuxtla, Veracruz, México y en *Potamocarcinus nicaraguensis* Rathbun, 1893, de la isleta de Granada, lago de Nicaragua, Nicaragua (Gelder, 1999). Estos hallazgos implican que los branquiobdélidos podrían tener una distribución continua desde Canadá hasta Costa Rica y no es necesario invocar mecanismos como el propuesto por Holt (1964) para explicar su presencia en Centroamérica.

Es interesante que Pretzmann (1987), al igual que Rodríguez (1986), formulara para la cuenca del Mediterráneo la hipótesis de que la presente distribución geográfica del cangrejo potámido *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785) y del astácido *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) es el resultado de una exclusión competitiva en la cual el cangrejo ha forzado al acocil a contraer su área de distribución. Pretzmann (1987) consideró que las distribuciones de las 2 especies han entrado en contacto varias veces desde el Pleistoceno y que los cangrejos han persistido en áreas con temperaturas más altas.

Por otra parte, aunque existe una vasta literatura sobre competencia interespecífica en acociles, sobre todo entre especies introducidas y especies nativas (Hill y Lodge, 1999; Nakata y Goshima, 2003; Gherardi y Daniels, 2004), no se tienen antecedentes respecto a la competencia directa entre cangrejos pseudotelfúsidos y acociles de la familia Cambaridae. Solamente se pueden citar un par de estudios, que se originan en las ideas de Pretzmann (1987), sobre la competencia entre el cangrejo *Potamon fluviatile* y el astácido *Austropotamobius pallipes* (Barbaresi y Gherardi, 1997); y entre estos mismos, con la adición del cambárido *Procambarus (Scapulicambarus) clarkii* Girard, 1852 (Gherardi y Cioni, 2004). Los resultados de ambos estudios indican que el cangrejo *P. fluviatile* fue superior a *A. pallipes* y *P. (S.) clarkii* al competir por refugio y comida. Los 2 estudios se llevaron a cabo en condiciones de laboratorio. Son necesarias observaciones de campo que pudieran corroborar la existencia de esta interacción en la naturaleza.

En el caso de la interacción entre cangrejos pseudotelfúsidos y acociles cambáridos también hay que considerar cuál es el microhábitat que cada uno ocupa

en un cuerpo de agua y cuáles las diferencias en comportamiento y fisiológicas para evaluar si es posible que exista competencia entre ambos. En México, los cangrejos pseudotelfúsidos se encuentran preferentemente en las orillas de los cuerpos de agua bajo rocas, bajo la hojarasca o vegetación presente. Los pseudotelfúsidos, al igual que otros grupos de cangrejos de agua dulce de África y Australia, poseen un epitelio especializado y altamente vascularizado llamado pseudo-pulmón, que recubre la cámara branquial y les permite la respiración aérea mientras ésta se conserve húmeda (Díaz y Rodríguez, 1977; Taylor y Greenaway, 1979; Cumberlidge, 1991). Utilizando las ventajas que les provee esta estructura, los pseudotelfúsidos son capaces de vivir desde las orillas de un cuerpo de agua y zonas adyacentes, hasta en zonas húmedas del suelo de bosques y selvas a cientos de metros de algún cuerpo de agua (Álvarez, 1989).

Por otra parte, aunque los cambáridos son organismos que en ocasiones pueden salir, habitualmente se encuentran en el fondo del cuerpo de agua, en la capa superficial de sedimento o asociados a las raíces de la vegetación riparia; muchas especies cavan galerías y viven dentro por periodos variables. Hobbs (1981) propuso clasificar los acociles por sus hábitos enterradores, dependiendo del tiempo que pasan en la madriguera; serían primarios los que salen de la madriguera raramente; secundarios los que salen por temporadas largas, como la de lluvias, y terciarios aquellos que viven en aguas abiertas pero se esconden en madrigueras. En los enterradores primarios, la complejidad y el largo de las galerías de las madrigueras es mayor; en los terciarios son más simples y cortas. Cada tipo de hábito enterrador se presenta en un tipo determinado de terreno: los enterradores primarios se encuentran en áreas pantanosas donde el nivel freático no tiene variaciones considerables a lo largo del año; los secundarios se presentan en zanjas o depresiones que se inundan estacionalmente y los terciarios se encuentran en cuerpos de agua abiertos.

La clasificación de Hobbs (1981) y una creciente literatura sobre la bio-perturbación que ocasionan las madrigueras muestran la relevancia de este hábito enterrador en los acociles de la familia Cambaridae y su importancia en la hidrología de ciertas regiones (Correia y Ferreira, 1995; Butler, 2002; Holdich y Black, 2007). En contraste, hasta ahora no se ha registrado que los cangrejos pseudotelfúsidos excaven madrigueras; más bien, para ocultarse, buscan oquedades en las orillas de los ríos y entre las rocas que dejan espacios húmedos.

Con el propósito de explorar la hipótesis de Rodríguez (1986) se podrían seguir por lo menos 2 aproximaciones. La primera consistiría en construir una distribución para todas las especies de acociles y otra para todas las espe-

cies de cangrejos, de manera que se pudieran identificar las áreas de contacto o traslape entre los 2 grupos. Este tipo de evidencia podría indicar, dependiendo de la extensión del área de traslape, si ha habido una interacción entre los 2 grupos y si de haber existido una exclusión competitiva, uno ha reducido o modificado el área de distribución del otro. Una segunda posibilidad sería la de efectuar observaciones de campo y/o experimentos en hábitats controlados, sobre la competencia directa entre cangrejos y acociles, que pudiera apoyar un escenario de exclusión competitiva.

En este estudio, haciendo uso de una base de datos que contiene la mayoría de los registros publicados de cangrejos y acociles de México y de registros de colecciones biológicas, se examinan las zonas de contacto entre las distribuciones de los 2 grupos. El planteamiento, además de considerar la identificación de áreas de contacto o traslape de los 2 grupos, incluye la compilación de una lista de localidades donde, hasta ahora, se hayan encontrado tanto cangrejos como acociles y un análisis altitudinal de la distribución de ambos grupos en algunas zonas.

Cabe añadir un comentario más acerca de la relevancia de analizar esta hipótesis. La resistencia biótica y la competencia directa por recursos pueden verse influidas de manera distinta si cangrejos y acociles coexisten o si se excluyen. En cualquiera de los 2 escenarios es interesante conocer cuál es el patrón de distribución de los grupos y si hay interacción entre ellos, para después poder asociarlo con la presencia de especies exóticas que serían competidores directos (*e.g.*, acociles cambáridos como *Orconectes (Gremicambarus) virilis* Hagen, 1870 y *Procambarus (S.) clarkii*, o el parastácido *Cherax quadricarinatus* Von Martens, 1868, o especies invasivas que podrían ser presas de ambos grupos (*e.g.*, gasterópodos *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) como presas). Las comunidades pueden tener una mayor resistencia biótica si los procesos que se dan son más diversos y si no se ha empobrecido perdiendo especies debido a factores externos (Levine et al., 2004). Más aún, se ha propuesto que una combinación de depredadores en el medio dulceacuícola podría ser una barrera eficiente contra especies invasoras (Harvey et al., 2004), idea que de tener cangrejos y acociles coexistiendo en el mismo cuerpo de agua podría aplicarse directamente.

Por otra parte, en estudios de grandes patrones de distribución y especiación en el medio dulceacuícola se ha mencionado la importancia de un conocimiento más profundo sobre la interacción que puede haber entre distintos grupos de depredadores que coexisten. En un estudio reciente (Covich, 2010) se discute si la interacción entre acociles, cangrejos y langostino, considerando los 3 grupos conjuntamente, ha afectado la evolución

de los caracoles de agua dulce. De esta manera, se hace evidente la importancia que revisiones como la presente puede tener.

Materiales y métodos

Se construyó una base de datos que contiene todas las especies de acociles y cangrejos pseudotelfúsidos que se distribuyen en México. Para cada especie se consideraron las localidades georreferenciadas y su altitud. En especies con intervalos amplios de distribución en áreas que no son de interés; por ejemplo, de acociles en Tamaulipas, Nuevo León y Coahuila, donde no hay cangrejos de agua dulce, sólo se consideraron las localidades que aportaban información nueva. Esto es, algunas localidades muy cercanas unas de otras no fueron incluidas en la base de datos ni en el análisis altitudinal.

La información se deriva principalmente de los registros contenidos en la Colección Nacional de Crustáceos (CNCR) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y en la Colección de Crustáceos del Smithsonian Institution (USNM), Washington, D.C. Otras fuentes importantes de datos fueron: Campos y Rodríguez-Almaraz (1992), Villalobos (2005), Villalobos y Álvarez (2008), Rodríguez-Almaraz y Muñiz-Martínez (2008) y Álvarez et al. (2011). La base de datos de acociles contiene 1 419 registros de 56 especies y la de cangrejos 508 registros de 60 especies. Todos los registros fueron revisados cartográficamente y/o mediante el programa Google Earth para asegurar que son congruentes con la distribución conocida o posible de la especie y en caso de duda se verificó la identificación de los organismos.

Una vez que se tuvieron las bases de datos completas se construyó un mapa de distribución para ambos grupos (Fig. 1). A partir de éste se seleccionaron 3 áreas geográficas para explorar con mayor detalle el contacto o traslape de las distribuciones que son: el eje neovolcánico transversal, la región de Los Tuxtlas, Veracruz y el estado de Chiapas (Figs. 2, 3). Adicionalmente se obtuvieron las altitudes de todas las localidades incluidas en estas 3 regiones para determinar si existe una segregación por altitud entre acociles y cangrejos.

Se buscaron aquellas localidades donde se registraron tanto cangrejos como acociles y se revisaron los datos de recolección específicos para determinar si ambos grupos procedían exactamente del mismo sitio, entendiendo esto como del mismo cuerpo de agua. Los casos en que se determinó que la coincidencia existía se listan en el Cuadro 1.

Resultados

Los mapas muestran las distribuciones completas de acociles y cangrejos. Los acociles se encuentran en la

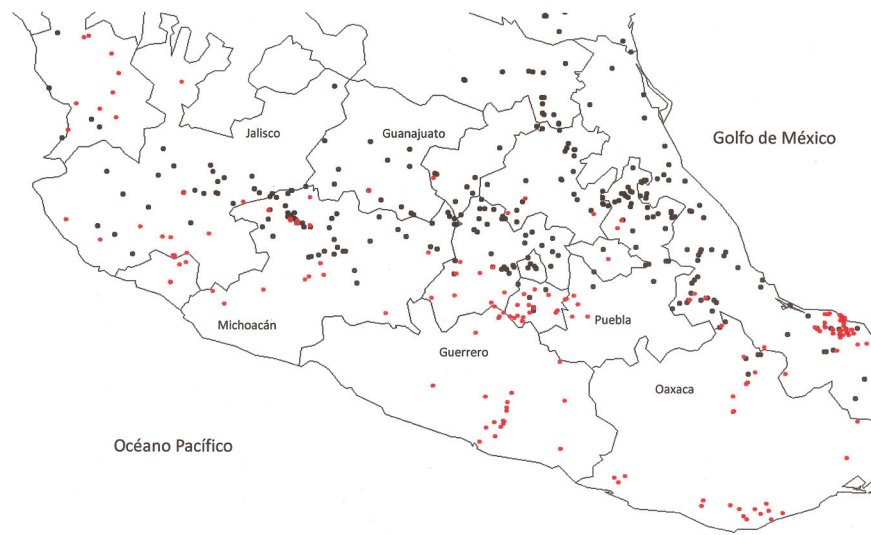


Figura 2. Distribución de los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (círculos naranja) y de los acociles de la familia Cambaridae (círculos negros) en el centro de México.

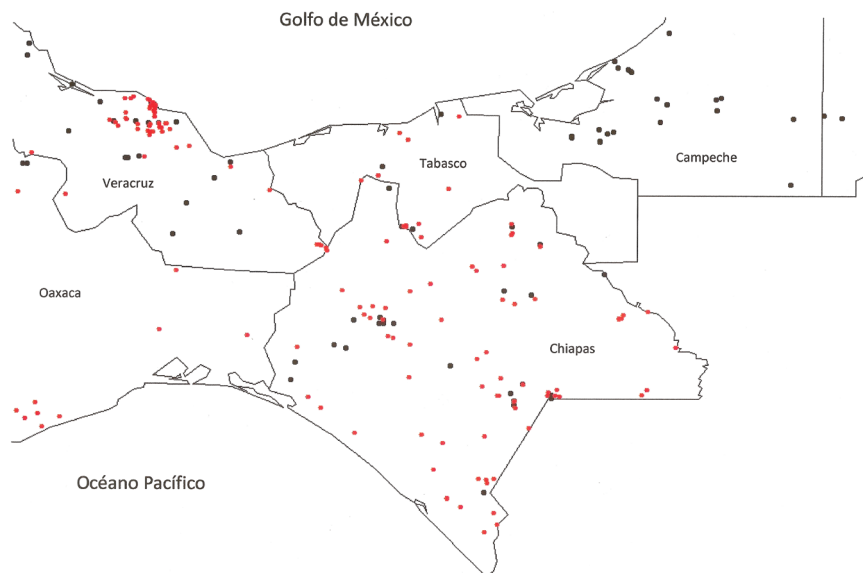


Figura 3. Distribución de los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (círculos naranja) y de los acociles de la familia Cambaridae (círculos negros) en el sur de México.

mayoría de los estados del país; están ausentes de Aguascalientes, Guerrero y Zacatecas (Fig. 1). Es muy probable que la presencia de acociles, debido al acocil rojo *Procambarus* (*S.*) *clarkii*, en Durango, Chihuahua, Baja California y Baja California Sur, se deba a introducciones recientes que no representan localidades dentro de la distribución original de la especie (Campos y Rodríguez-Almaraz, 1992; Torres y Álvarez, 2012).

Los cangrejos tienen un patrón de distribución estrictamente neotropical y hasta donde se sabe no ha habido introducciones que pudieran expandir el área de distribución del grupo. Los cangrejos pseudotelfúsidos están ausentes de la península de Baja California, de Chihuahua, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, Zacatecas, Aguascalientes, San Luis Potosí y de la península de Yucatán (Fig. 1).

Cuadro 1. Localidades donde se han recolectado cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae y acociles de la familia Cambaridae

| | <i>Localidad</i> | <i>Estado</i> | <i>Cangrejo</i> | <i>Acocil</i> | <i>Referencia</i> |
|----|---------------------------|---------------|--------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------------------------------|
| 1 | Villa de las Rosas | Chiapas | <i>Raddaus</i> sp. | <i>Procambarus llamasi</i> | CNCR |
| 2 | San Rafael del Arco | Chiapas | <i>Raddaus bocourti</i> , <i>Raddaus</i> sp., <i>Phrygiopilus montebelloensis</i> | <i>Procambarus mirandai</i> | CNCR |
| 3 | Bochil | Chiapas | <i>Raddaus bocourti</i> | <i>Procambarus sbordonii</i> | CNCR |
| 4 | Rayón | Chiapas | <i>Raddaus bocourti</i> | <i>Procambarus</i> sp. | CNCR |
| 5 | Ruinas de Toniná | Chiapas | <i>Odontothelphusa toninae</i> | <i>Procambarus</i> sp. | CNCR, Álvarez y Villalobos (1991) |
| 6 | Berriozábal | Chiapas | <i>Raddaus</i> sp. | <i>Procambarus</i> sp. | CNCR |
| 7 | Montebello | Chiapas | <i>Raddaus bocourti</i> | <i>Procambarus mirandai</i> | CNCR |
| 8 | Río Mezcalapa | Chiapas | <i>Potamocarcinus hartmanni</i> | <i>Procambarus</i> sp. | CNCR |
| 9 | Mixquiahuala | Hidalgo | <i>Pseudothelphusa americana</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 10 | Río Santiago, Amatitán | Jalisco | <i>Pseudothelphusa terrestris</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 11 | Lago de Chapala | Jalisco | <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | <i>Cambarellus chapalanus</i> , <i>C. prolixus</i> , <i>Procambarus</i> <i>digueti</i> | CNCR |
| 12 | Cuautitlán | Jalisco | <i>Pseudothelphusa seiferti</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 13 | El Grullo | Jalisco | <i>Pseudothelphusa</i> sp. | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 14 | Valle de Bravo | México | <i>Pseudothelphusa mexicana</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 15 | Chilchota | Michoacán | <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 16 | Jacona | Michoacán | <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | <i>Procambarus digueti</i> | CNCR |
| 17 | Tangancícuaro | Michoacán | <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> , <i>Procambarus digueti</i> | CNCR |
| 18 | Uruapan | Michoacán | <i>Pseudothelphusa</i> sp. | <i>Procambarus bouvieri</i> | CNCR |
| 19 | Entre Cuautla y Yauteppec | Morelos | <i>Pseudothelphusa morelosis</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 20 | Las Estacas | Morelos | <i>Pseudothelphusa morelosis</i> | <i>Cherax quadricarinatus</i> | CNCR, Bortolini et al. (2007) |
| 21 | Chignahuapan | Puebla | <i>Pseudothelphusa americana</i> | <i>Procambarus contrerasi</i> | CNCR |
| 22 | Zacatlán | Puebla | <i>Pseudothelphusa americana</i> | <i>Procambarus riojai</i> | CNCR |
| 23 | Tequisquiapan | Querétaro | <i>Pseudothelphusa jouyi</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 24 | Mazatlán | Sinaloa | <i>Pseudothelphusa</i> sp. | <i>Cambarellus occidentalis</i> | CNCR |
| 25 | Río Carrizal | Tabasco | <i>Potamocarcinus hartmanni</i> | <i>Procambarus llamasi</i> , <i>P.</i> <i>acanthophorus</i> | CNCR, Álvarez et al. (2005) |
| 26 | Río González | Tabasco | <i>Potamocarcinus hartmanni</i> | <i>Procambarus llamasi</i> | CNCR, Álvarez et al. (2005) |
| 27 | Teapa | Tabasco | <i>Potamocarcinus hartmanni</i> , <i>Odontothelphusa monodontis</i> | <i>Procambarus llamasi</i> | CNCR, Álvarez et al. (2005) |
| 28 | El Carmen | Tlaxcala | <i>Pseudothelphusa americana</i> | <i>Cambarellus montezumae</i> | CNCR |
| 29 | Amatlán de los Reyes | Veracruz | <i>Tehuana complanata</i> | <i>Procambarus rodriguezi</i> | CNCR |
| 30 | Catemaco | Veracruz | <i>Tehuana diabolis</i> | <i>Procambarus vazquezae</i> , <i>P. catemacoensis</i> | CNCR, Rojas et al. (2000) |
| 31 | Zapoapan de Cabañas | Veracruz | <i>Tehuana veracruzana</i> | <i>Procambarus zapoapensis</i> | CNCR |
| 32 | San Andrés Tuxtla | Veracruz | <i>Tehuana poglayenorum</i> | <i>Procambarus zapoapensis</i> | CNCR |

La zona de contacto entre las distribuciones de acociles y cangrejos ocurre principalmente a lo largo del eje neovolcánico desde los límites entre Puebla y Veracruz hasta Nayarit (Fig. 2). En específico, desde la zona de los lagos cráter del este de Puebla hacia el oeste, la especie de acocil más común que aparece simultáneamente con especies de cangrejos es *Cambarellus (Cambarellus) montezumae* (De Saussure, 1857), seguido de *Procambarus (Mexicambarus) bouvieri* (Ortmann, 1909) y en Jalisco y Michoacán, *P. (Procambarus) digueti* (Bouvier, 1897). En el lago de Chapala se encuentran adicionalmente *Cambarellus (Cambarellus) chapalanus* (Faxon, 1898), *C. (C.) proluxus* (Villalobos y Hobbs, 1981) y *C. (C.) montezumae* que también deben de tener contacto con los cangrejos (Cuadro 1). Por parte de los cangrejos, son *Pseudothelphusa americana* De Saussure, 1857 y *P. jouyi* Rathbun, 1893, las especies que más veces entran en contacto con acociles, principalmente en Jalisco y Michoacán. En Morelos, *Pseudothelphusa morelosis* Pretzmann, 1968, y *C. (C.) montezumae* son las especies que suelen aparecer juntas en una misma localidad; además, la recientemente introducida *Cherax quadricarinatus* se mantiene en contacto con *Pseudothelphusa morelosis* (Bortolini et al., 2007).

Hacia el sureste, en la región de Los Tuxtlas, se presenta una zona de contacto entre los 2 grupos en la que interviene otro de especies distintas (Fig. 2). Por parte

de los acociles, *Procambarus (Austrocambarus) zapoapensis* Villalobos, 1954, *P. (A.) vazquezae* Villalobos, 1954 y *P. (A.) catemacoensis* Rojas, Álvarez y Villalobos, 2000 son las especies que están en contacto con *Tehuana veracruzana* Rodríguez y Smalley, 1969, *T. poglayenorum* (Pretzmann, 1980) y *T. diabolis* (Pretzmann, 1980) (Cuadro 1).

En Chiapas, el acocil *Procambarus (Austrocambarus) mirandai* Villalobos, 1954, es el que con mayor frecuencia está en contacto con cangrejos, especialmente con *Raddaus bocourti* (A. Milne Edwards, 1866); se han registrado áreas en Berriozábal, Bochil, Rayón y Montebello donde se distribuyen ambos (Fig. 3). En el municipio de Ocosingo, específicamente en arroyos cercanos a las ruinas de Toniná, existe otra zona de solapamiento (Villalobos et al., 1989), no sólo entre cambáridos (*Procambarus (Austrocambarus)* sp.) y pseudotelfúsidos (*Odontothelphusa toninae* Álvarez y Villalobos, 1991), sino también con camarones palemónidos de la especie *Cryphiops (Bithynops) villalobosi* Villalobos, Nates y Cantú, 1989.

Otra manera de explorar las zonas de contacto de las 2 distribuciones es mediante el examen de la distribución altitudinal. Al respecto, es notorio que los acociles tienden en general a ocupar áreas más elevadas que los cangrejos. Entre los 19° y los 21° de latitud norte, que corresponde a la latitud del eje neovolcánico, se observa que los acociles

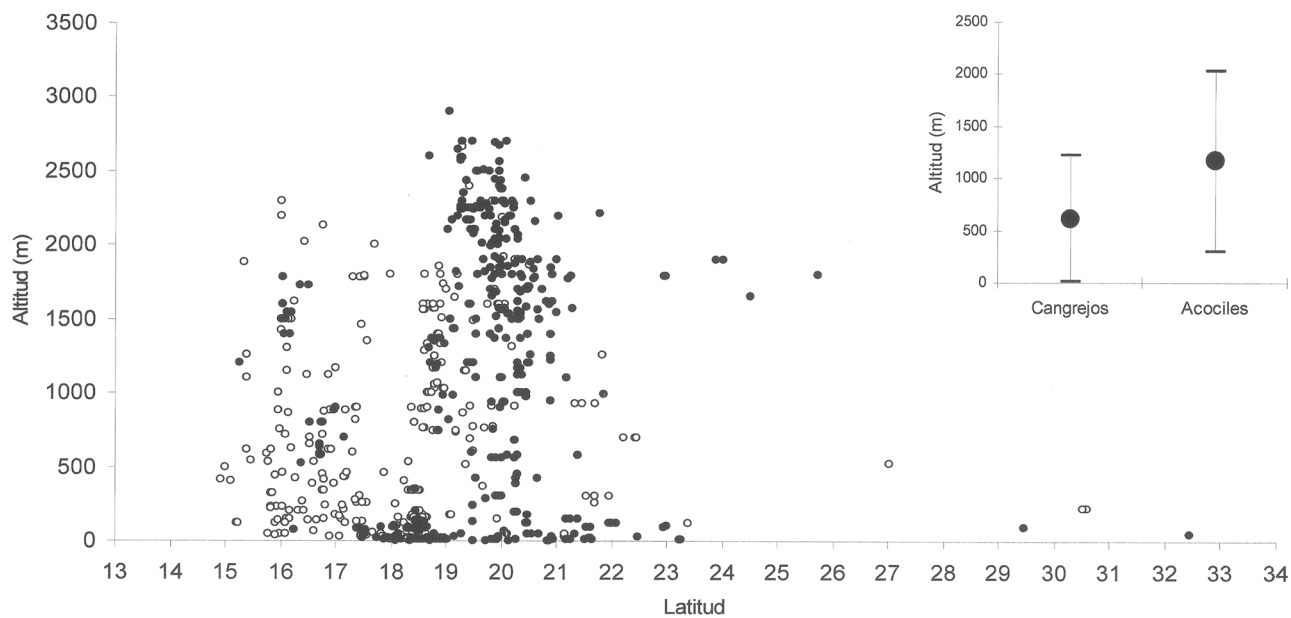


Figura 4. A, gráfica de la altitud versus latitud de las localidades que se analizan de cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (círculos blancos) y de acociles de la familia Cambaridae (círculos negros); B, promedio \pm una desviación estándar de las altitudes de las localidades para cangrejos y acociles.

tienden a distribuirse en localidades más altas que los cangrejos (Fig. 4A). De manera que es posible que la localidad de un acocil se encuentre muy cerca de la de un cangrejo, pero altitudinalmente estén muy separados. Con los datos considerados, el promedio de altitud de las localidades de uno y otro grupo son diferentes: 618 ± 604 m para los cangrejos y 1169 ± 867 m para los acociles (Fig. 4B).

Discusión

Los resultados muestran que las distribuciones de acociles y cangrejos se sobrelapan en regiones con condiciones distintas y con una variedad de especies y géneros. Es decir, que el sobrelapamiento entre ambos grupos no es específico de una región o de una o algunas especies en particular, sino que se da bajo una gran variedad de circunstancias. La falta de un patrón común con el que se puedan describir tanto los puntos de contacto como aquellas regiones donde éste no se presenta sugiere la idea de que ambas distribuciones han sido moldeadas independientemente. La siguiente es una argumentación de por qué se propone que la hipótesis de Rodríguez (1986) no explica la distribución de éstos 2 grupos en territorio mexicano.

En primer lugar, es notable el número y la diversidad de especies que están involucradas en las áreas de sobrelapamiento de las distribuciones; 17 de 60 especies (28%) en los cangrejos, y 18 de 56 (32%) en los acociles. Alrededor de un tercio de las especies en cada grupo están en los mismos sitios, lo que es una proporción muy alta para ser una interacción excluyente que se ha dado por largos periodos de tiempo.

Hobbs (1984) planteó que el centro de diversificación de los acociles del género *Procambarus* se encuentra en el sureste de los EUA y que desde ahí se presenta un trazo que, hacia el sur, bordea el golfo de México, llega a Guatemala y en un giro hacia el norte, alcanza Cuba. Esta hipótesis acepta una migración hacia el sur del *stock* ancestral. En cuanto al género *Cambarellus*, las especies del subgénero *Cambarellus* que se distribuyen en México pudieron haberse separado de las especies del sur de EUA hace unos 45 millones de años con 2 ramas principales, una en el centro-oriente y otra en el norte occidente de México (Pedraza, 2011).

Los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae pudieron diversificarse a partir de un *stock* ancestral que quedó dividido, con una parte en Sudamérica y otra en Norteamérica, al separarse estas 2 masas de tierra al final del Cretácico. Un centro de diversificación se ha ubicado en el istmo de Tehuantepec y de ahí han radiado varios linajes hacia Centroamérica y hacia el norte de México para alcanzar su conformación actual (Villalobos y Álvarez, 2010a).

En ninguno de los 2 casos se ha recurrido a la exclusión de acociles por cangrejos para explicar sus patrones actuales de distribución. En cada grupo se han utilizado, principalmente, eventos geológicos para explicar la colonización de nuevas áreas y la posterior especiación. En ambos casos, la posibilidad de colonizar nuevas regiones ha estado asociada a la existencia de los hábitats particulares que cada grupo requiere; por ejemplo, la existencia de lagos para los acociles o de pequeños arroyos en las cabeceras de ríos para cangrejos, aunque esta diferencia pueda ser relativa.

La composición de las especies involucradas también arroja información pertinente. En cuanto a los cangrejos, hay 17 especies que pertenecen a 6 géneros distintos en 2 tribus: *Raddaus*, *Phrygiopilus*, *Odonthelphusa* y *Potamocarcinus* en Potamocarcinini; *Pseudothelphusa* y *Tehuana* en Pseudothelphusini. Aceptando, como lo proponen Villalobos y Álvarez (2010b), que los cangrejos pseudotelfúsidos se movieron del sur, desde Chiapas, hacia el norte, hasta Sonora, dentro del territorio mexicano y tomando en cuenta que los 6 géneros representan linajes muy distintos, tenemos que las especies registradas coexistiendo con acociles pueden tener edades muy diferentes. Esto sugiere que los tiempos en los cuales han entrado en contacto con acociles también pueden ser muy diferentes. Es probable que *Pseudothelphusa americana*, *P. terrestris* Rathbun, 1893, *P. jouyi* y *P. seiferti* Hobbs, 1980 sean especies muy antiguas, puesto que se encuentran al norte del eje neovolcánico que se formó durante el Oligoceno y Mioceno, posición que debieron alcanzar antes de la orogenia de esta cadena montañosa (Villalobos, 2005). En contraste, en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, donde entran en contacto con acociles 3 especies de cangrejos del género *Tehuana* (*T. diabolis*, *T. poglayenorum*, *T. veracruzana*), el vulcanismo más intenso que moldeó la región empezó hace unos 7 millones de años y ha sido continuo hasta nuestros días (Martín-del Pozzo, 1997). En el extremo más reciente, *Potamocarcinus hartmanni* Pretzmann, 1975, tiene una distribución que se sobrelapa con la de 2 especies de acociles (*Procambarus* (*Austrocambarus*) *acanthophorus* Villalobos, 1948, y *P. (A.) llamasi* Villalobos, 1954) en la llanura costera, o planicie fluvio-deltaica, de Tabasco que se desarrolla desde el Cuaternario (< 10 000 años; Ortiz-Pérez et al., 2005). Debido a la amplia variación en la edad de los linajes y en los posibles tiempos de contacto entre cangrejos y acociles resultaría aventurado proponer un escenario de competencia aplicable en todos los casos.

Con respecto a los acociles, igual que con los cangrejos, hay diversos linajes involucrados en las zonas de contacto. Además de las especies de *Procambarus* y *Cambarellus*, los 2 géneros nativos en México, está el parastácido *Cherax*

quadricarinatus, nativo de Australia y recientemente introducido, interactuando con *Pseudothelphusa morelosis* en Las Estacas, Morelos, sin evidencia a lo largo de 5 años de que uno esté excluyendo al otro (Bortolini et al., 2007). Este ejemplo resulta de especial interés pues ilustra que *C. quadricarinatus* pudo establecerse en cuerpos de agua donde existían cangrejos, cuando la predicción derivada de la hipótesis de Rodríguez (1986) sería que eso no puede ocurrir.

Uno de los puntos de contacto más interesantes es el que se da en la zona de Uruapan y Tangancícuaro, Michoacán, donde se encuentran *Procambarus (P.) digueti* y *Procambarus (M.) bouvieri*, que están consideradas las especies más antiguas o más cercanas a los ancestros de los cambáridos que se presume aparecieron en esa región durante el Cretácico superior o medio (Villalobos, 1983; Hobbs, 1984). Ambas especies tienen una distribución desconectada del resto de las especies de *Procambarus* que se concentran a lo largo de la cuenca del golfo de México. Aunado a la presencia de estas 2 especies de *Procambarus*, en la región hay una importante diversidad del género *Cambarellus*. En particular, en la zona se tiene a *C. (C.) montezumae*, pero a tan sólo unas decenas de kilómetros está *C. (C.) patzcuarensis* Villalobos, 1943 en el lago de Pátzcuaro. La diversificación de ambos géneros ha ocurrido de manera independiente y en tiempos distintos; Breinholt et al. (2009) obtienen un tiempo de separación entre la línea de *Cambarellus* con el resto de los géneros de Cambaridae de 90 millones de años. Por su parte Pedraza (2011) obtiene que las especies de *Cambarellus* del centro de México se hayan originado entre los últimos 1.5 a 9 millones de años. Además, se presentan cangrejos de agua dulce *Pseudothelphusa* sp., en una zona aledaña, pero de menor altitud, en arroyos que vierten hacia la cuenca del Balsas. El punto importante es que las especies que ahora coexisten en la zona de Uruapan tienen orígenes muy diferentes y llegan a esta área por procesos independientes y en tiempos distintos que no están relacionados con la competencia.

En Chiapas, en las lagunas de Montebello coexisten en los mismos cuerpos de agua el acocil *P. (A.) mirandai*, que podría suponerse una de las formas más derivadas dentro del subgénero *Austrocambarus*, con cangrejos de linajes muy distintos, *Raddaus bocourti* y *Phrygiopilus montebelloensis* Álvarez y Villalobos, 1998. Se puede especular que aquí contrasta la presencia de un acocil muy derivado con la de 2 cangrejos que, por estar en un área considerada centro de diversidad para la familia Pseudothelphusidae, pueden ser especies muy antiguas. Además de Montebello, *Procambarus (A.) mirandai* y *Raddaus bocourti* coexisten en varios otros puntos dentro de Chiapas.

Del análisis final se pueden derivar las siguientes conclusiones: 1) los patrones de distribución de cangrejos pseudotelfúsidos y de acociles tienen un solapamiento

importante a través de un amplio intervalo geográfico; 2) especies tanto de acociles como de cangrejos, pertenecientes a diferentes linajes y con orígenes también distintos, convergen en decenas de localidades distintas sin mostrar ningún patrón; 3) en las zonas de solapamiento no se han documentado ni interacciones ni exclusiones de un grupo o de otro; 4) tanto acociles como cangrejos se siguen encontrando en muchas de las localidades donde están en contacto sin evidencia de que uno esté excluyendo al otro; 5) el microhábitat de cada grupo es diferente, por lo que hasta ahora no se ha registrado competencia directa entre cangrejos y acociles en la naturaleza y 6) el grupo de los cangrejos con afinidad tropical y el de los acociles con origen en regiones templadas han alcanzado sus distribuciones actuales de manera independiente y entran en contacto a lo largo de una gran zona de transición que corresponde aproximadamente a la frontera entre las regiones neártica y neotropical.

Agradecimientos

El primer autor agradece el apoyo otorgado mediante el proyecto PAPIIT IN214910-3 "Sistemática, distribución y conservación de los acociles (Crustacea: Cambaridae) de México".

Literatura citada

- Álvarez, F. 1989. *Smalleyus tricristatum*, new genus, new species, and *Pseudothelphusa parabelliana*, new species (Brachyura, Pseudothelphusidae) from Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 102:45-49.
- Álvarez, F. y J. L. Villalobos. 1991. Two new freshwater crabs from Mexico, *Odonthelphusa toninae* and *Stygothelphusa lopezformenti* (Crustacea, Brachyura, Pseudothelphusidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 104:288-294.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos y R. Robles. 2005. Crustáceos. Capítulo 8. In *Biodiversidad del estado de Tabasco*, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM/CONABIO, México, D. F. p. 177-194.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos, M. Elías y G. Rivera. 2011. Crustáceos dulceacuícolas y terrestres de Chiapas. In *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica*, F. Álvarez (ed.). Universidad Nacional Autónoma de México, D. F. p. 209-297.
- Álvarez, F., J. L. Villalobos y C. Hernández. En prensa. Perspectivas de estudios sobre los crustáceos de la región de Los Tuxtlas. In *Avances y perspectivas en la investigación de bosques tropicales y sus alrededores: Los Tuxtlas*, V. H. Reynoso y R. Coates (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.

- Armendáriz, G. 2011. Patrones de distribución y riqueza de especies de los acociles (Decapoda: Cambaridae) de México. Tesis, Maestría Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 78 p.
- Barbaresi, S. y F. Gherardi. 1997. Italian freshwater decapods: exclusion between the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Faxon) and the crab *Potamon fluviatile* (Herbst). Bulletin française de la Pêche et de la Pisciculture 347:731-747.
- Bortolini, J. L., F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz. 2007. On the presence of the Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in Mexico. Biological Invasions 9:615-620.
- Botello, A. y F. Álvarez. 2010. Genetic variation in the stygobitic shrimp *Creaseria morleyi* (Decapoda: Palaemonidae), evidence of bottlenecks and re-invasions in the Yucatan Peninsula. Biological Journal of the Linnean Society 99:315-325.
- Breinholt, J., M. Pérez-Losada y K. A. Crandall. 2009. The timing of the diversification of the freshwater crayfishes. In Decapod crustacean phylogenetics, J. W. Martin, K. A. Crandall y D. L. Felder (eds.). CRC Press, Taylor & Francis, New York. p. 343-356.
- Butler, D. R. 2002. The environmental impact of crayfish bioturbation on a floodplain: Roanoke River, North Carolina Coastal Plain, U.S.A. Landform Analysis 3:35-40.
- Campos, E. y G. Rodríguez-Almaraz. 1992. Distribution of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda: Cambaridae) in Mexico: an update. Journal of Crustacean Biology 12:627-630.
- Correia, A. M. y O. Ferreira. 1995. Burrowing behavior of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae) in Portugal. Journal of Crustacean Biology 15:248-257.
- Covich, A. P. 2010. Winning the biodiversity arms race among freshwater gastropods: competition and coexistence through shell variability and predator avoidance. Hydrobiologia 653:191-215.
- Cumberlidge, N. 1991. The respiratory system of *Globonatus macropus* (Rathbun, 1898), a terrestrial freshwater crab from Liberia (Gecarcinucoidea, Gecarcinucidae). Crustaceana 61:69-80.
- Díaz, H. y G. Rodríguez. 1977. The branchial chamber of some terrestrial and semiterrestrial crabs. Biological Bulletin 153:485-506.
- Gelder, S. R. 1999. Zoogeography of branchiobdellidans (Annelida) and temnocephalidans (Platyhelminthes) ectosymbiotic on freshwater crustaceans, and their reactions to one another in vitro. Hydrobiologia 406:21-31.
- Gherardi, F. y A. Cioni. 2004. Agonism and interference competition in freshwater decapods. Behaviour 141:1297-1324.
- Gherardi, F. y W. H. Daniels. 2004. Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. Canadian Journal of Zoology 82:1923-1932.
- Harvey, B. C., J. L. White y R. J. Nakamoto. 2004. An emergent multiple predator effect may enhance biotic resistance in a stream fish assemblage. Ecology 85:127-133.
- Hill, A. M. y D. M. Lodge. 1999. Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: the roles of competition and predation. Ecological Applications 9:678-690.
- Hobbs, H. H., Jr. 1981. The crayfishes of Georgia. Smithsonian Contributions to Zoology 318:1-549.
- Hobbs, H. H., Jr. 1984. On the distribution of the crayfish genus *Procambarus* (Decapoda: Cambaridae). Journal of Crustacean Biology 4:12-24.
- Hobbs, H. H., Jr. 1989. An illustrated checklist of the American crayfishes (Decapoda: Astacidae, Cambaridae and Parastacidae). Smithsonian Contributions to Zoology 480:1-236.
- Hobbs, H. H., III. 2001. Decapoda. In Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, segunda edición, J. H. Thorp y A. P. Covich (eds.). Academic Press. p. 955-1001.
- Holdich, D. y J. Black. 2007. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. Aquatic Invasions 2:1-15.
- Holt, P. C. 1964. A new branchiobdellid (Annelida) from Costa Rica. Tulane Studies in Zoology 12:1-4.
- Huidobro, L., J. J. Morrone, J. L. Villalobos y F. Álvarez. 2006. Distributional patterns of freshwater taxa (fishes, crustaceans and plants) from the Mexican Transition Zone. Journal of Biogeography 33:731-741.
- Levine, J. M., P. B. Adler y S. G. Yelenik. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. Ecology Letters 7:975-989.
- Martín-del Pozzo, A. L. 1997. Geología. In Historia natural de Los Tuxtlas, E. González-Soriano, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 25-32.
- Nakata, K. y S. Goshima. 2003. Competition for shelter or preferred sizes between the native crayfish species *Cambaroides japonicus* and the alien crayfish species *Pacifastacus leniusculus* in Japan in relation to prior residence, sex difference, and body size. Journal of Crustacean Biology 23:897-907.
- Ortiz-Pérez, M. A., C. Siebe y S. Cram. 2005. Diferenciación ecogeográfica de Tabasco. In Biodiversidad del estado de Tabasco, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 305-322.
- Pedraza, C. 2011. Patrones de diversificación y procesos evolutivos en cangrejos de río (Crustacea, Astacoidea). Tesis, Doctorado Universidad Complutense de Madrid, Madrid. 297 p.
- Pretzmann, G. 1987. A contribution to a historic analysis of

- Mediterranean freshwater decapods chorology. Investigación Pesquera 51:17-25.
- Rodríguez, G. 1982. Les crabes d'eau douce d'Amerique. Famille des Pseudothelphusidae. Faune Tropicale 22:1-223.
- Rodríguez, G. 1986. Centers of radiation of freshwater crabs in the Neotropics. In Biogeography of the Crustacea, Crustacean, Issues 3, R. H. Gore y K. L. Heck (eds.). A. A. Balkema, Brookfield. Rotterdam. p. 51-67.
- Rodríguez-Almaraz, G. y R. Muñiz-Martínez. 2008. Conocimiento de los acociles y langostinos del noreste de México: amenazas y propuestas de conservación. In Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León/ PROMEP-SEP, México, D. F. p. 239-299.
- Taylor, H. H. y P. Greenaway. 1979. The structure of the gills and lungs of the arid-zone crab, *Holthuisana (Austrothelphusa) transversa* (Martens) (Sundathelphusidae: Brachyura) including observations on arterial vessels within the gills. Journal of Zoology 189:359-384.
- Torres, E. y F. Álvarez. 2012. Genetic variation in native and introduced populations of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Mexico and Cost Rica. Aquatic Invasions 7:235-241.
- Villalobos, A. 1982. Decapoda. In Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies, S. H. Hulbert y A. Villalobos (eds.). San Diego State University, San Diego. p. 215-239.
- Villalobos, A. 1983. The crayfishes of Mexico. Amerind, New Delhi. 276 p.
- Villalobos, J. L. 2005. Sistemática de los cangrejos de agua dulce de México, Tribu Pseudothelphusini Ortmann, 1897 (Crustacea: Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Análisis filogenético, biogeográfico y descripción de especies nuevas. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 394 p.
- Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2008. Los cangrejos de agua dulce de la familia Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura: Eubrachyura) de México, con un apéndice de las especies citadas para América hasta 2006. In Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León/ PROMEP-SEP, México, D. F. p. 239-299.
- Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2010a. A morphological phylogeny of the family Pseudothelphusidae. 21st Senckenberg Symposium on the Biology of freshwater decapods, 8-10 diciembre de 2010, Frankfurt.
- Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2010b. Phylogenetic analysis of the Mexican freshwater crabs of the tribe Pseudothelphusini (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Zoological Journal of the Linnean Society 160:457-484.
- Villalobos, J. L., J. C. Nates y A. Cantú. 1989. Revisión de los géneros *Cryphiops* Dana, 1852 y *Bithynops* Holthuis, 1973 de la familia Palaemonidae (Crustacea, Decapoda), con la descripción de una especie nueva para el estado de Chiapas, México. Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología, 60:159-184.



Diversidad de Agaricomycetes clavarioides en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México

Diversity of clavarioid Agaricomycetes at the Chamela Biological Station, Jalisco, Mexico

Itzel Ramírez-López¹, Margarita Villegas-Ríos^{1✉} y Zenón Cano-Santana²

¹Laboratorios de Micología, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

²Grupo de Interacciones y Procesos Ecológicos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ mvr@hp.fciencias.unam.mx

Resumen. Este estudio es una contribución al conocimiento de la diversidad y estructura de los Agaricomycetes clavarioides que se desarrollan en los bosques tropicales de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México. Las recolecciones se realizaron durante la temporada de lluvias de los años 2005 a 2008; se registraron datos de hábitat y morfología de los basidiomas, tipo de vegetación y sustrato donde se desarrollan, así como del patrón de crecimiento, área de distribución, abundancia y orientación e inclinación de las laderas donde se localizaron. Los 86 ejemplares registrados corresponden a 17 especies, de las cuales *Physalacria changensis*, *P. inflata*, *Pterula verticillata* y *Scytinopogon scaber* son nuevos registros para México. *Scytinopogon pallescens*, *Pterula* sp. 2 y *Thelephora* sp. fueron las más abundantes y 6 especies se registraron sólo 1 vez. Los datos obtenidos indican que la frecuencia con la que se hallan los basidiomas de los clavarioides en los distintos hábitats no es aleatoria, sino que su producción se da preferentemente en las laderas sur con inclinación de 21° a 30° y en el bosque tropical subperennifolio.

Palabras clave: macromicetos, basidiomicetos, bosque tropical.

Abstract. This study is a contribution to the biodiversity and community structure of clavarioid Agaricomycetes in the tropical forests of the Chamela Biological Station, in Jalisco, Mexico. The collections were made during the rainy seasons from 2005 to 2008 during which we recorded the morphological and ecological information, including basidiocarp morphology and patterns of growth. Likewise, records were also taken for habitat preferences, types of substrate, orientation, slope inclination, range of distribution and abundance. The 86 specimens recorded, corresponded to 17 different species, from which *Physalacria changensis*, *P. inflata*, *Pterula verticillata* and *Scytinopogon scaber* are new records for Mexico. The species *S. pallescens*, *Pterula* sp. 2 and *Thelephora* sp. were the most abundant, while other 6 species were observed only once. Results suggested a non-random distribution of the basidiomes, showing clear preferences of these fungi to fruit in the southern slopes of tropical evergreen forest vegetation at angles from 21° to 30°.

Key words: macromycetes, basidiomycetes, tropical forest.

Introducción

Tradicionalmente se reconocen como hongos clavarioides los Agaricomycetes que forman basidiomas macroscópicos simples (cilíndricos o clavados) a profusamente ramificados, con coloración variable y consistencia carnosa a correosa o cartilaginosa en diferentes gradaciones. Su hábitat puede ser terrícola, húmico y lignícola, desarrollándose en bosques templados, subtropicales y tropicales (Corner, 1970; Petersen, 1988). Actualmente se reconocen poco más de 30 géneros y cerca de 800 especies, pero sólo algunos como *Deflexula* Corner, *Pterula* Fr., *Lachnocladium*

Lév., *Physalacria* Peck, *Aphelaria* Corner, *Scytinopogon* Singer, *Dimorphocystis* Corner y *Pterulicium* Corner son predominantemente tropicales alcanzando incluso su máxima diversidad específica en estas regiones y, en otros casos, únicamente algunos de sus taxones se desarrollan en estas zonas (Corner, 1970; Petersen, 1988; Kirk et al., 2008).

En México sólo han sido registradas cerca de 20 especies de los géneros *Lachnocladium*, *Lentaria* Corner, *Pterula*, *Ramaria* Fr. ex Bonord., *Macrotyphula* R.H. Petersen, *Scytinopogon* y *Thelephora* Ehrh. ex Willd. para zonas tropicales de la región sureste (Pérez-Moreno y Villarreal, 1989; Villarreal y Pérez-Moreno, 1991; Guzmán et al., 1997; Guzmán, 2003; García-Sandoval et al., 2004; Pérez Trejo, 2005; González-Ávila, 2006).

Recibido: 19 octubre 2011; aceptado: 27 julio 2012

La Estación de Biología de Chamela (EBCH) se localiza en la costa del Pacífico mexicano del estado de Jalisco (19°30' N, 105°03' O) que se caracteriza por tener una amplia área de vegetación de bosque tropical caducifolio (BTC) y en menor proporción de bosque tropical subperennifolio (BTSP). Las pendientes oscilan entre los 21 y 34°, y las altitudes no sobrepasan los 580 m; los suelos son entisoles jóvenes (o feozem hálpico) poco desarrollados, con poca materia orgánica y un pH entre 6 y 7; el clima es cálido subhúmedo (Aw_0) con una marcada estacionalidad (Bullock, 1988; Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1993; Solís-Villalpando, 1993; García-Oliva et al., 1995, 2002; Lott y Atkinson, 2002). Los trabajos de macromicetos desarrollados en esta zona sólo comprenden registros de algunos Agaricales y Gasteromicetes (Bautista-Hernández y Aguirre-Acosta, 2004; Pulido-Pérez, 2008); antes del presente trabajo ningún Agaricomycetes clavarioides había sido registrado en la región.

Materiales y métodos

Se efectuaron 6 muestreos en la EBCH durante las épocas de lluvia de los años 2005 a 2008. Debido a la baja frecuencia de los basidiomas de los hongos clavarioides, los muestreos se realizaron por el método de vagabundeo recorriendo las diferentes veredas y vegetación aledaña a éstas. Una vez localizados, se registró la ubicación de los basidiomas con respecto a la vegetación, el tipo de ésta, el del sustrato (*sensu* Lodge, 1997 y Suárez-Duque, 2004), la orientación y pendiente de la ladera, el tipo de crecimiento (*sensu* Gibertoni et al., 2007), el número de basidiomas por colecta y el área cubierta por éstos.

El área cubierta por los basidiomas de un ejemplar dentro de una misma recolección (A), se calculó a partir de la fórmula (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974):

$$A = \pi \frac{(d_1 + d_2)^2}{4}$$

donde d_1 es el diámetro 1, d_2 es el diámetro 2 guardando una relación de perpendicularidad.

Por otra parte, se valoró la riqueza específica y abundancia de hongos clavarioides para la EBCH y se calculó el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'), así como el valor de equidad de Pielou (J') (Magurran, 1991; Yanna et al., 2002; Zhou y Hyde, 2002).

Al no existir una definición consensuada de individuo para macromicetos, se tomó como referencia la ofrecida por Mungia et al. (2003, 2006), quienes lo definen como uno o más esporomas de la misma especie recolectados en una área determinada y en un mismo

momento del día, si la distancia entre ellos no excede más de 60 centímetros.

Se construyó una curva de acumulación de especies para la zona, tomando como unidad de esfuerzo de muestreo una hora de colecta. Se hicieron pruebas de χ^2 para determinar si los basidiomas se distribuían al azar respecto a las variables de vegetación, inclinación y orientación de la ladera. Para ello, se calculó la fracción de hábitats disponible de cada tipo mediante un muestreo sistemático de 335 puntos separados 10 m entre sí a través de la vegetación y veredas utilizadas para detectar basidiomas de los hongos clavarioides. Asimismo, se aplicó la prueba de residuos para determinar cuáles de las orientaciones y pendientes donde se desarrollaron los hongos clavarioides presentan frecuencias significativamente diferentes respecto a lo que se espera de acuerdo con la tabla de contingencia (Siegel y Castellan, 1995).

La descripción de los caracteres macromorfológicos de los ejemplares se realizó con el apoyo de los trabajos de Petersen (1988) y Delgado Fuentes et al. (2005); los colores fueron descritos con base en la guía de Methuen (Kornerup y Wanscher, 1978). Para la revisión microscópica se siguieron las técnicas propuestas por Largent et al. (1977) y Basso (2005), realizando cortes a mano con el apoyo del microscopio estereoscópico y rehidratándolos con KOH al 5-10%. Las estructuras demasiado hialinas se contrastaron con floxina, azul de algodón, rojo congo o Melzer.

En la determinación de los ejemplares se utilizaron las claves y descripciones siguientes: Corner (1950, 1968, 1970), Marr y Stuntz (1973), Petersen (1975, 1981, 1988), Berthier (1985), Ping y Zhu-Liang (2003), García-Sandoval et al. (2004), Tanaka et al. (2004), (2005) y Exeter et al. (2006). El material se encuentra depositado en los herbarios FCME (Herbario Ma. Agustina Batalla, de la Facultad de Ciencias, UNAM) con algunos duplicados en MEXU (Herbario Nacional).

Resultados

Con un muestreo de 261 horas-colector durante las épocas de lluvia de los años 2005 a 2008 en la EBCH, se obtuvieron 17 taxones que corresponden a 8 géneros de Agaricomycetes clavarioides y una abundancia de 86 individuos.

Todos los taxones son registros nuevos para la EBCH y 4 lo son para México, cuya descripción se presenta en este trabajo (Cuadro 1). El resto de los taxones: *Clavulina* sp. 1, *Clavulina* sp. 2, *Pterula* sp. 3 y *Thelephora* sp. son probables nuevas especies. Las especies de *Ramaria* no pudieron determinarse, ya que sólo se obtuvo 1 para cada caso. Por lo que se refiere a *Deflexula* sp.1, aunque morfológicamente

Cuadro 1. Morfoespecies de clavarioides presentes en la EBCH

| Taxones |
|--------------------------------------------------------------|
| <i>Clavulina</i> sp. 1 |
| <i>Clavulina</i> sp. 2 |
| <i>Deflexula</i> sp. 1 |
| <i>Deflexula</i> sp. 2 |
| <i>Lentaria surculus</i> (Berk.) Corner |
| <i>Physalacria changensis</i> Rostrup* |
| <i>P. inflata</i> (Schwein.) Peck* |
| <i>Pterula verticillata</i> Corner* |
| <i>Pterula</i> sp. 1 |
| <i>Pterula</i> sp. 2 |
| <i>Pterula</i> sp. 3 |
| <i>Phaeoclavulina</i> aff. <i>articulotela</i> R.H. Petersen |
| <i>R.</i> aff. <i>moelleriana</i> Marr et D.E. Stuntz |
| <i>R.</i> aff. <i>rainierensis</i> (Bres. et Roum.) Corner |
| <i>Scytinopogon pallescens</i> (Bres.) Singer |
| <i>S. scaber</i> (Berk. et M.A. Curtis) D.A. Reid* |
| <i>Thelephora</i> sp. |

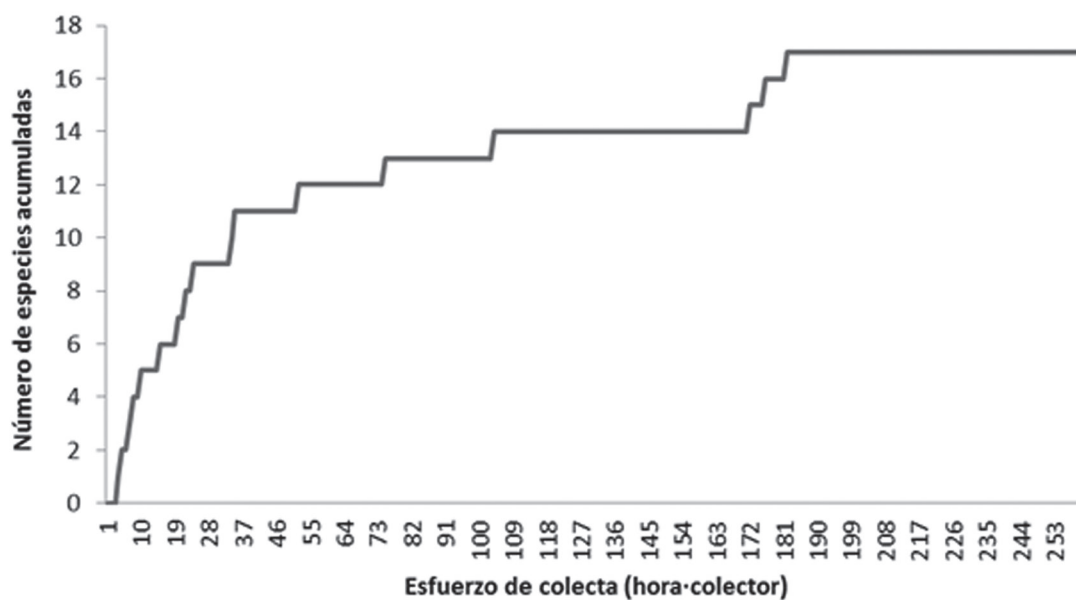
corresponde a *D. nana*, presenta problemas nomenclaturales aún no definidos y en *Deflexula* sp. 2, *Pterula* sp. 1 y *Pterula* sp. 2 no se observó himenio a pesar de contar con ejemplares recolectados en diferentes fechas. El resto de las especies ya habían sido registradas para México.

Los valores de H' y de J' fueron de 0.976 y 0.793, respectivamente. Las especies más comunes durante el periodo de estudio fueron *Pterula* sp. 2, *Scytinopogon pallescens* y

Thelephora sp., y entre las escasamente observadas estuvieron *Lentaria surculus*, *Phaeoclavulina* aff. *articulotela*, *Ramaria* aff. *moelleriana* y *Ramaria* aff. *rainierensis*, las cuales además formaron pocos basidiomas.

La curva de acumulación de especies muestra estabilidad después de un esfuerzo de colecta de más de 180 horas; aunque se realizaron otras exploraciones en 2009 y 2010, no se han localizado nuevos taxones de este grupo, lo cual sugiere que el número de especies registrado de hongos clavarioides está muy cercano al que alberga la zona muestreada en la EBCH (Fig. 1).

La mayoría de las especies de este grupo de hongos desarrollan basidiomas de una altura menor a 50 mm; no obstante, especies como *Clavulina* sp. 1, *Pterula* sp. 3 y *Thelephora* sp. llegan a producir basidiomas de hasta 145 mm de longitud. Las especies de *Ramaria* y *Lentaria* sólo produjeron de 1 a 3 basidiomas por taxón, mientras que para otras, como *Physalacria inflata* y *Thelephora* sp., se llegaron a contabilizar hasta 180 y 139 basidiomas respectivamente, en una sola recolección. Los esporomas encontrados cubrían un área que va de 0.008 a los 193 m². El 44.2% de los ejemplares colectados presentaron un crecimiento subgregario; el 37.2% fueron gregarios y el resto presentaron un crecimiento cespitoso o solitario en igual porcentaje (9.3%). A pesar de que en la mayoría de las especies no hay un patrón de crecimiento definido, en algunas como *Physalacria inflata*, *P. changensis* y las 2 de *Deflexula*, todos sus ejemplares se encontraron desarrollándose en forma gregaria. Además, el 84% de los ejemplares

**Figura 1.** Curva de acumulación de especies de hongos clavarioides obtenida de 2005 a 2008.

se encontraron desarrollándose en lugares expuestos y el 16% restante en lugares donde había la presencia de vegetación herbácea.

La distribución espacial de los basidiomas dentro de la EBCH no es aleatoria, en ella influyen el tipo de vegetación ($\chi^2=18.842$, g.l.= 1, $p<0.001$; Fig. 2), la orientación ($\chi^2=20.011$, g.l.= 3, $p<0.001$, Fig. 3) y la pendiente ($\chi^2=85.255$, g.l.= 2, $p<0.001$, Fig. 4).

Aunque los Homobasidiomycetes clavarioides se desarrollan en ambos tipos de bosque, tienen una frecuencia significativamente más alta de la esperada por azar en el BTSP, pese a que su extensión es mucho menor que la del BTC. Sin embargo, taxones como *Clavulina* sp. 2, *Deflexula* sp. 2, *Pterula* sp. 1, *Phaeoclavulina* aff. *articulotela*, *Ramaria* aff. *moelleriana*, *Ramaria* aff. *rainierensis*, *Scytinopogon pallescens* y *Scytinopogon scaber* sólo se registraron en el BTC, en tanto que *Clavulina* sp. 1, *Deflexula* sp. 1, *Lentaria surculus* y *Pterula verticillata* sólo se encontraron en el BTSP.

En cuanto a la frecuencia de orientación de las laderas de la EBCH en las que fueron registrados los basidiomas de los hongos clavarioides, un 17.8% correspondió a las laderas norte, e igual porcentaje a las oeste; un 15.6 % a las este y 48.6 % a las sur. Los datos estadísticos mostraron que la última fue significativamente más alta que la esperada por azar (prueba de residuos estandarizados: $[d]=3.396$, $p<0.001$; Fig. 3). Asimismo, taxones como *Pterula* sp. 2, *Pterula* sp. 3 y *Thelephora* sp., se registraron con mayor frecuencia en las laderas sur (67%, 60% y 43% de los ejemplares, respectivamente) y *Clavulina* sp. 2 sólo se encontró en hábitats localizados en laderas orientadas al norte.

El 60% de los ejemplares de clavarioides se registraron en hábitats localizados en laderas con pendientes mayores a los 20°, donde la frecuencia observada en laderas con una inclinación entre los 21 y 30° fue significativamente más alta que la esperada ($d=21.527$, $p<0.001$; Fig. 4), mientras que la de los basidiomas ubicados en laderas con pendientes entre 11 y 20° fue significativamente más baja que la esperada ($d=-5.320$, $p<0.001$).

Los diferentes sustratos donde se observaron desarrollándose los basidiomas de los hongos clavarioides en la EBCH fueron divididos en 6 categorías: restos vegetales degradados, hojas no degradadas, suelo, corteza, madera no degradada y madera degradada. Se encontró que la gran mayoría de las especies creció sobre un solo tipo de sustrato, tal como se muestra en el Cuadro 2; en cambio *Physalacria changensis*, *Phaeoclavulina* aff. *articulotela* y *Scytinopogon pallescens* se registraron sobre 2 tipos de sustratos diferentes: *P. changensis* sobre corteza (40%) y madera no degradada (60%), *P. aff. articulotela* en restos vegetales (50%) y madera no degradada (50%), mientras *S. pallescens* en restos vegetales (86%) y suelo (14%).

Descripciones de los nuevos registros para México

Physalacria changensis Rostr., Bot. Tidsskr. 24: 206 (1902). (Figs. 5, 6)

≡ *Physalacria tropica* Corner, Ann. Bot. Mem. 1: 697 (1950).

Basidiomas pileado-estipitados, de 1–12 mm de longitud total. Parte apical de 1–9 × 1–5 mm, homogéneamente globosa cuando joven a globoso-lobulada al madurar, de color blanco a blanco amarillento (2A1-2) y en algunos

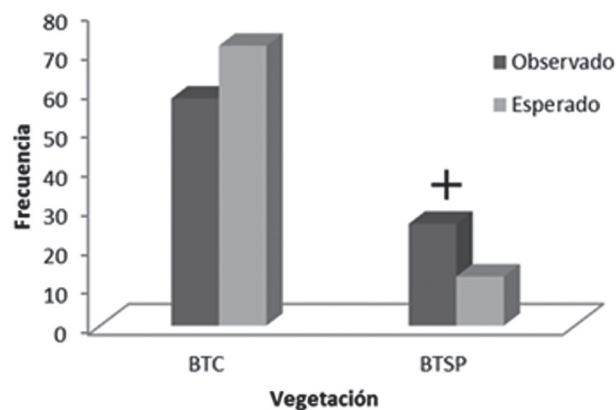


Figura 2. Frecuencia de hongos clavarioides observados y esperados en los 2 tipos de vegetación registrados en las veredas de la EBCH, Jalisco.

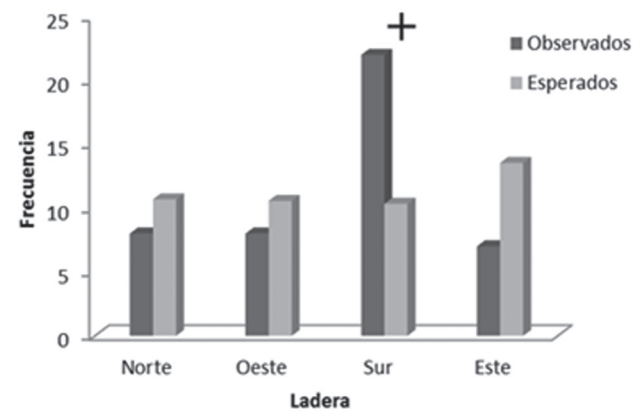
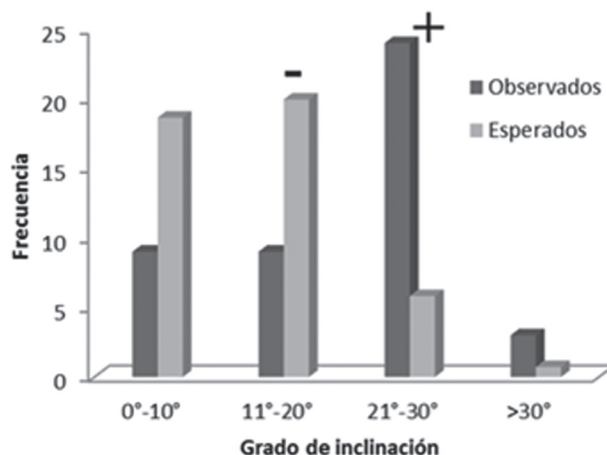


Figura 3. Frecuencia observada y esperada de hongos clavarioides en laderas con distinta orientación. El signo + denota que la frecuencia observada es significativamente mayor a la esperada (prueba de residuos estandarizados).

Cuadro 2. Frecuencia de cada especie de hongo clavarioide presente en la EBCH, en diferentes tipos de sustrato. Datos agrupados de 2005 a 2008

| | Restos vegetales degradados | Hojas no degradadas | Suelo | Corteza | Madera no degradada | Madera degradada | N |
|------------------------------------------------|--------------------------------|------------------------|-------|---------|------------------------|---------------------|----|
| <i>Thelephora</i> sp. | | | 24 | | | | 24 |
| <i>Pterula</i> sp. 2 | 14 | | | | | | 14 |
| <i>Scytinopogon pallescens</i> | 12 | | 2 | | | | 14 |
| <i>Pterula</i> sp. 3 | | 9 | | | | | 9 |
| <i>Physalacria changensis</i> | | | | 2 | 3 | | 5 |
| <i>P. inflata</i> | | | | | 3 | | 3 |
| <i>Scytinopogon scaber</i> | | | 3 | | | | 3 |
| <i>Clavulina</i> sp. 2 | | | 2 | | | | 2 |
| <i>Deflexula</i> sp. 2 | | | | 2 | | | 2 |
| <i>Pterula verticillata</i> | | | 2 | | | | 2 |
| <i>Phaeoclavulina</i> aff. <i>articulotela</i> | 1 | | | | 1 | | 2 |
| <i>Clavulina</i> sp.1 | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Deflexula</i> sp.1 | | | | 1 | | | 1 |
| <i>Lentaria surculus</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Pterula</i> sp.1 | | | | 1 | | | 1 |
| <i>Ramaria</i> aff. <i>moelleriana</i> | | | | | | 1 | 1 |
| <i>R. aff. rainierensis</i> | | | 1 | | | | 1 |

casos se llega a manchar de color café amarillento, hueca, con ocasionales orificios basales en los más desarrollados; superficie externa con apariencia pruinosa. Estípote cilíndrico, de $1-8 \times -1$ mm, concoloro a la parte apical y superficie fibrilosa haciéndose más evidente hacia la base.

**Figura 4.** Frecuencia observada y esperada de los hongos clavarioides en hábitats localizados en terrenos con distinta inclinación. Los signos denotan las casillas en las que la frecuencia observada fue significativamente mayor (+) o menor (-) a la frecuencia esperada (prueba de residuos estandarizados).

Consistencia membranosa hacia la parte apical y cartilaginosa-subcorrea en el estípote. Olor ligeramente dulce.

Himenio con distribución irregular en la parte apical aunque cubriendo la mayor parte de la superficie; basidios cilíndricos a subclavados, de $16.8-29.4 \times 4.2-4.9$ μm , tetraspóricos, hialinos, pared delgada y lisa, contenido ligeramente vacuolado y fibulados en la base; esterigmas rectos con ápices agudos, de $2.8-4.2$ (-4.9) $\times 1.4$ μm , hialinos, pared lisa y delgada, y contenido homogéneo. Basidiosporas de $3.5-6.3 \times 2.1-2.8$ μm ($E=1.8-3.2$ μm , $\underline{E}=2.4$ μm , $\underline{L}=4.4$ μm , $\underline{A}=2.8$ μm), ovaladas, hialinas, pared lisa y muy ligeramente engrosada, uni o multigutuladas, apéndice hilar apical y pequeño. Olecistidios frecuentes en la base de la parte apical e irregulares en el resto de la superficie, cilíndricos a prominentemente ventricosos-capitulados, de $(35-)$ $37.8-56.4$ (-63) $\times (7-)$ $8.4-25.2$ (-27.3) μm , hialinos, contenido homogéneo, pared lisa a ligeramente engrosada (≤ 0.7 μm) hacia la parte capitulada, fibulados en la base. Subhimenio monomítico: hifas generativas laxamente distribuidas, de $1.4-6.3$ μm de ancho, pared ligeramente engrosada (≤ 0.7 μm), contenido homogéneo, septos y fibulas simples a intervalos muy espaciados, conexiones en H y ocasionalmente infladas.

Estípote conformado de un prosénquima con hifas generativas ocasionalmente infladas de $(2.1-)$ $2.8-17.5$ μm de ancho, hialinas, pared ligeramente engrosada

(0.7–1.4 μm), contenido homogéneo, septos y fibulas simples, conexiones en H ocasionales y escasos septos ampuliformes. Oleocistidios frecuentes, cilíndricos a prominentemente capitulados, de 30.8–58.8 \times 6.3–14 (–21) μm , pared lisa y ligeramente engrosada (0.7 μm), contenido homogéneo y fibulados en la base.

Hábito y hábitat. Cespitoso, lignícola, se desarrollan en bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio a una altitud de 104 metros.

Resumen taxonómico: JALISCO, municipio de La Huerta, EBCH, vereda Búho, 9 de octubre de 2005, Villegas Ríos 2621 (FCME 26003); 1 de septiembre de 2008, Ramírez-López, I. 229 (FCME 26004); vereda Calandria, 1 de agosto de 2008, Ramírez-López, I. 177 (FCME 26005); 31 de agosto de 2008, Ramírez-López, I. 209 (FCME 26006) y 210 (FCME 26007); 18 de octubre de 2009, Ramírez-López, I. 266 (FCME 26008).

Comentarios taxonómicos. Los datos de forma, color y tamaño de los basidiomas además del tipo de basidios y tamaño de esporas de los ejemplares aquí revisados, concuerdan perfectamente con las descripciones de *Physalacria changensis* presentadas por Corner (1950, 1970), Berthier (1985) y Tanaka et al. (2004) no obstante, tanto en las descripciones de estos autores como en lo observado en este trabajo es evidente que la variación que presentan los cistidios en tamaño y forma es considerable. En basidiomas bien desarrollados de las recolecciones de Villegas Ríos 2621 y Ramírez-López, I. 209 y 229, únicamente se observaron cistidios subcilíndricos a clavados con la parte apical no diferenciada de (35–) 37.8–51.8 (–63) \times (7–) 8.4–12.6 μm ; en cambio, en basidiomas con las mismas características macromorfológicas del material de Ramírez-López I. 177, sólo se observaron cistidios prominentemente capitulados, y en las recolecciones de Ramírez-López I. 210 y 266 presentaron cistidios cilíndricos hasta prominentemente capitulados de (36.6–) 42–50.4 (–70) \times (11.2–) 13.3–25.2 (–29.4) μm . Corner (1950) y Berthier (1985) describieron los cistidios como los presentan los primeros ejemplares (Villegas Ríos 2621, Ramírez-López, I. 209 y 229), en tanto que Tanaka et al. (2004) los han descrito con mayor amplitud, como se observaron en el segundo material (Ramírez-López I. 177).

Physalacria inflata (Schwein.) Peck, Bull. Torrey bot. Club 9: 2 (1882). (Figs. 7, 8)

=*Leotia inflata* Schwein., Syn. Fung. Carol. Sup.: No. 1120 (1822).

=*Mitrula inflata* (Schwein.) Fr., Elench. fung. (Greifswald) 1: 234 (1828).

=*Physalacria inflata* var. *inflata* (Schwein.) Peck, Bull. Torrey bot. Club 9: 2 (1882).

=*Spathularia inflata* (Schwein.) Cooke, Mycogr. t.344 (1879).

=*Eoagaricus inflatus* (Schwein.) L. Krieg., Bull. Maryland Acad. Sci. 3: 7 (1923).

Basidiomas pileado-estipitados, de 1–11 mm de longitud total. Parte apical globoso-lobulada, de 1–6 mm de diámetro, de color blanco a crema (2A1, 4A1-3), pruinosa. Estípote cilíndrico, de 1–7 \times –1 mm, de color blanco a café rosado pálido (2A1, 4A1-2, 5B4) y superficie fibrilosa haciéndose más evidente hacia la base. Consistencia membranosa hacia la parte apical y cartilaginosa-subcorrea en el estípote.

Himenio cubriendo la mayor parte superficie externa de la parte apical: basidios tetraspóricos, subcilíndricos a clavados, de (17.5–) 18.2–23.8 (–24.5) \times 4.2–4.9 μm , hialinos, pared delgada y lisa, contenido homogéneo o ligeramente vacuolado, fibulados en la base; esterigmas rectos con ápices agudos, de 2.8–4.2 \times –1.4 μm , hialinos, pared lisa y delgada. Basidiosporas de (2.8–) 3.5–4.2 (–4.9) \times 2.1–2.8 μm (E=1.8–2.8 μm , \bar{E} =2.1 μm , \underline{L} =4 μm , \underline{A} =2.6 μm), ovaladas, hialinas, pared lisa y delgada, uni o multigutuladas, apéndice hilar apical y pequeño. Oleocistidios mucronados, de 43.4–84 \times (9.1–) 9.8–21 μm , hialinos, pared ligeramente engrosada de \leq 0.7 μm y lisa.

Sistema hifal monomítico. Hifas generativas, de 1.4–4.9 (–7.7) μm de ancho, pared ligeramente engrosada (0.7 μm), contenido homogéneo, septos y fibulas simples a intervalos muy espaciados; conexiones en H ocasionales; escasos cristales pequeños de forma irregular distribuidos sobre la superficie de las hifas. Estípote conformado por un prosénquima con hifas generativas ocasionalmente infladas de (1.4–) 2.1–18.2 (–20.3) μm de ancho, hialinas, pared ligeramente engrosada (<0.7 μm), contenido homogéneo, septos y fibulas a intervalos frecuentes al igual que las conexiones en H. Oleocistidios mucronados, de (23.1–) 26.6–56 (–70) \times (7–) 8.4–14.7 (–16.8) μm , pared lisa y ligeramente engrosada, contenido homogéneo.

Hábito y hábitat. Cespitoso, lignícola; se desarrolla en un bosque tropical caducifolio y bosque tropical subperennifolio a una altitud de 50 a 64 metros.

Resumen taxonómico. JALISCO, municipio La Huerta, EBCH, vereda Camino Antiguo Norte, 9 de octubre de 2005, Villegas Ríos, M. 2634 (FCME 26009); vereda Tejón, 29 de agosto de 2008, Ramírez-López, I. 185 (FCME 26010); vereda Eje Central, 1 de septiembre de 2008, Ramírez-López, I. 230 (FCME 26011).

Comentarios taxonómicos. *Physalacria changensis* y *P. inflata* son especies muy similares en su macromorfología, incluso comparten el mismo hábito de crecimiento, hábitat y tipo de vegetación donde se desarrollan. La diferenciación macroscópica se basa en el color café amarillento y

los orificios basales de la parte apical del basidioma que llega a presentar *Physalacria changensis*; en cambio, micromorfológicamente *P. inflata* presenta esporas más pequeñas en longitud ($3.5\text{--}4.2 \times 2.1\text{--}2.8 \mu\text{m}$); cistidios de la parte apical uniformemente mucronados, no ventricosos y de mayor longitud ($43.4\text{--}84 \times 9.8\text{--}21 \mu\text{m}$) que *P. changensis*, tal como se muestra en la figura 9, datos que además concuerdan con las descripciones de Corner (1950) y Berthier (1985).

Pterula verticillata Corner, *Ann. Bot. Mem.* 1: 699 (1950). (Figs. 9, 10)

Basidiomas de 18–33 mm de longitud, muy ramificados. Ramificaciones cilíndricas a ligeramente aplanadas, de color rojo pálido (6C3), axilas en forma de V; ápices agudos, mayoritariamente policotómicos, de color blanco amarillento (4A2). Estípote bien diferenciado, de 5–12 \times 1–2 mm, cilíndrico, superficie finamente fibrilosa, de color rojo pálido a café claro (7C3–6D4) y micelio de color blanco en la base. Consistencia cartilaginosa-correosa, contexto concoloro a la superficie. Olor ligero no característico.

Himenio diferenciado en las ramificaciones basales, anfigeno; basidios tetraspóricos, de $23.8\text{--}25.2 \times 6.3\text{--}7.0 \mu\text{m}$, clavados a subclavados, pared delgada y lisa, generalmente con contenido homogéneo o escasamente vacuolado, fibulados en la base; esterigmas rectos, de pared delgada, hialinos y contenido homogéneo. Basidiosporas de $5.6\text{--}7 \times 2.8\text{--}4.2 \mu\text{m}$ ($E=2.1\text{--}3.5 \mu\text{m}$, $\underline{E}=2.6 \mu\text{m}$, $\underline{L}=6.3 \mu\text{m}$, $\underline{A}=3.5 \mu\text{m}$), elipsoides a dacrioides, hialinas, pared ligeramente engrosada y lisa, contenido escasamente vacuolado y apéndice hilar lateral.

Sistema hifal en las ramificaciones dimítico. Hifas esqueléticas, de $2.1\text{--}5.6$ (-8.4) μm , hialinas, grosor de la pared de $0.7\text{--}1.4 \mu\text{m}$, lisas, hialinas, contenido homogéneo o escasamente vacuolado. Hifas generativas, escasamente ramificadas, de $2.1\text{--}4.9 \mu\text{m}$ de ancho, hialinas, pared ligeramente engrosada ($0.7 \mu\text{m}$), contenido homogéneo o escasamente vacuolado, septos espaciados con fibulas simples; conexiones en H esporádicas. Cristales aplanados de forma y tamaño heterogéneos y distribuidos irregularmente en la superficie de las hifas. Estípote con hifas esqueléticas, de $2.1\text{--}3.5$ (-4.2) μm , hialinas, pared lisa y engrosada. Hifas generativas, de $2.1\text{--}4.9 \mu\text{m}$, hialinas, pared engrosada, contenido homogéneo, septos y fibulas simples frecuentes y escasamente ramificados.

Hábitat y hábito. Cespitoso, terrícola; se desarrolla en un bosque tropical subperennifolio.

Resumen taxonómico: JALISCO, municipio La Huerta, EBCH, vereda Eje Central, 9 de octubre de 2005, Villegas Ríos, M. 2633 (FCME 26012); vereda Eje Central, 31 de agosto de 2008, Ramírez-López, I. 215 (FCME 26013).

Comentarios taxonómicos. Los ejemplares determinados como *Pterula verticillata*, representan los primeros registros de esta especie para el país; desarrolla sus basidiomas sobre suelo dentro de un bosque tropical subperennifolio. Morfológicamente se caracterizan por la disposición verticilada de las ramificaciones del basidioma, la coloración rojo pálido o café claro decolorándose hasta blanco en las puntas, y sus esporas elipsoides de $5.6\text{--}7 \times 2.8\text{--}4.2 \mu\text{m}$ que concuerdan con las descripciones de Corner (1950, 1970) y Petersen (1988). La única diferencia de los ejemplares estudiados respecto a las descripciones de estos autores es que aunque en la base se observa micelio, éste no forma una capa sobre el estípote.

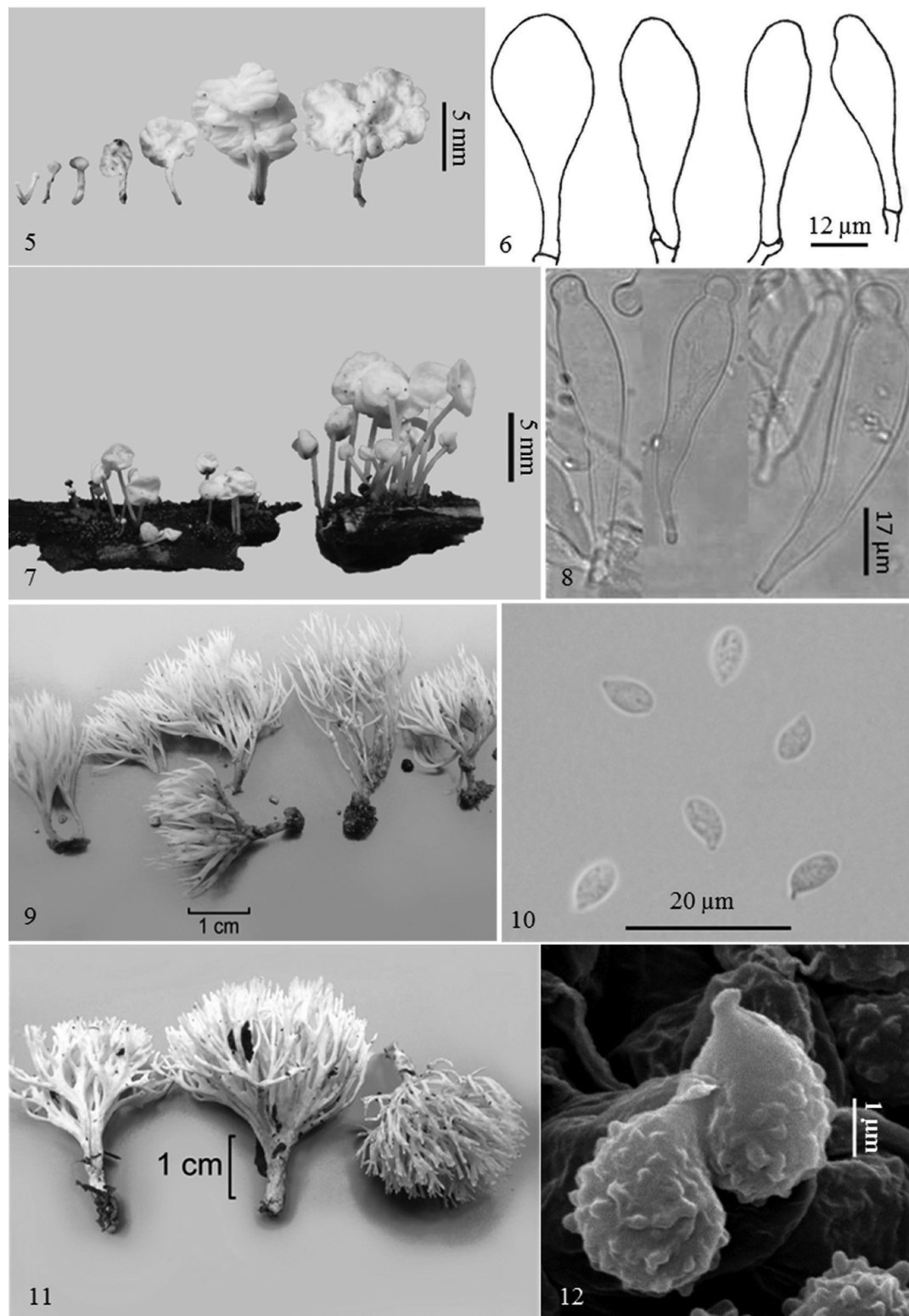
Scytinopogon scaber (Berk. et M.A. Curtis) D.A. Reid. (1962). (Figs. 11, 12)

\equiv *Thelephora scabra* Berk. et M.A. Curtis, *Amer. J. Sci. Arts*, Ser. 2 11: 94 (1851).

Basidiomas ramificados de 15–40 mm de longitud. Estípote de $5\text{--}15 \times 1\text{--}3 \text{ mm}$ cilíndrico a algo aplanado, de color blanco a naranja muy claro (5A2) y base cubierta de micelio blanco con apariencia felposa. Ramificaciones aplanadas y politómicas, de color blanco a naranja muy claro o grisáceo (5A2–5B3) hacia la base; axilas redondeadas a subredondeadas; ápices agudos a subredondeados y blanquecinos. Consistencia cartilaginosa-subcorreosa y contexto concoloro a la superficie. Olor imperceptible y sabor ligeramente astringente.

Himenio anfigeno. Basidios generalmente tetraspóricos, de $20.3\text{--}28 \times 4.9\text{--}5.6 \mu\text{m}$, cilíndricos a subcilíndricos, hialinos, pared delgada y lisa, base fibulada, contenido homogéneo o escasamente gutulado; esterigmas de $2.8\text{--}4.2 \times 1.4 \mu\text{m}$, hialinos, rectos, pared delgada y ápices agudos. Basidiosporas de $4.2\text{--}4.9$ (-5.6) $\times 2.1\text{--}2.8 \mu\text{m}$ ($E=2.1\text{--}3.2 \mu\text{m}$, $E=2.4 \mu\text{m}$, $L=4.4 \mu\text{m}$, $A=2.6 \mu\text{m}$), dacrioides, hialinas, generalmente unigutuladas al madurar, pared delgada y con quínulas menores a $0.7 \mu\text{m}$, apéndice hilar lateral y tenuemente cianófilas. Subhimenio conformado por un sistema hifal monomítico, hifas generativas de $1.4\text{--}3.5 \mu\text{m}$, pared ligeramente engrosada, con septos y fibulas frecuentes, y conexiones en H. Contexto monomítico con hifas generativas en disposición paralela, de $(2.1\text{--}) 2.8\text{--}3.5 \mu\text{m}$ de ancho, pared ligeramente engrosada, contenido homogéneo, septos y fibulas simples, conexiones en H; presencia de escasos cristales de con forma y tamaño irregular en la superficie de las hifas. Estípote con hifas generativas, de $1.4\text{--}2.1 \mu\text{m}$ de ancho, hialinas, pared ligeramente engrosada, contenido homogéneo; septos y fibulas frecuentes, y una alta presencia de cristales sobre la superficie de las hifas en forma de placas irregulares en tamaño y forma.

Hábito y hábitat. Gregario a poco gregario, terrícola; se desarrolla en un bosque tropical caducifolio.



Figuras 5-12. 5-6. *Physalacria changensis*: 5, basidiomas (FCME 26007); 6, cistidios (FCME 26005). 7-8. *Physalacria inflata* (FCME 26011): 7, basidiomas; 8, cistidios. 9-10. *Pterula verticillata* (FCME 26012): 9, basidiomas; 10, basidiosporas. 11-12. *Scytinopogon scaber* (FCME 26014): 11, basidiomas; 12, basidiospora.

Resumen taxonómico. JALISCO, municipio La Huerta, EBCH, vereda Camino Antiguo, 9 de octubre de 2005; Villegas Ríos, M. 2630 (FCME 26014); vereda Chachalaca, 11 de agosto de 2006, Villegas Ríos, M. 2672 (FCME 26015); vereda Camino Antiguo Sur, 11 de agosto de 2006, Aguirre, Bautista y Pulido II-40 (MEXU 26345); 1 de octubre de 1977, A. Pérez J. y A. Solís M. (MEXU 11923). **Comentarios taxonómicos.** La macromorfología de *Scytinopogon scaber* es similar a *S. pallescens* en cuanto a forma, color, tamaño y consistencia de los basidiomas; no obstante, micromorfológicamente esta última especie en comparación con la primera, presenta esporas de mayor tamaño ($4.9-7 \times 2.1-2.8$ (-3.5) μm), con forma elíptica; ambas especies presentan himenio anfigeno y un sistema hifal monomítico con hifas de pared algo engrosada. Característicamente las 2 especies se desarrollan en ecosistemas tropicales donde *S. pallescens* fue previamente registrada por Sandoval-García et al. (2004) para Oaxaca, en vegetación secundaria (acahual); este es el primer registro de *S. scaber* para México, el cual se desarrolla en bosques tropicales caducifolios, donde se localizaron conjuntos de hasta 26 basidiomas.

Discusión

El conocimiento que se tiene en general de los Agaricomycetes con forma clavarioide en México es escaso, donde la mayoría de las especies descritas hasta el momento pertenecen a zonas templadas (Villegas y Cifuentes, 1988; Villegas, 1993; Estrada-Torres, 1994; García-Sandoval, 1997; García-Sandoval et al., 2002). Para las zonas tropicales, sólo se conocían alrededor de 20 especies (Pérez-Moreno y Villarreal, 1989; Villarreal y Pérez-Moreno, 1991; Guzmán et al., 1997; Guzmán, 2003; Pérez Trejo, 2005; García-Sandoval et al., 2004; González-Ávila, 2006).

La curva de acumulación de especies indica que es apropiada la representación de la diversidad de Agaricomycetes clavarioides en la EBCH, y que es poco el esfuerzo de muestreo que falta por realizar (Fig. 1), por lo que probablemente el número de taxones no se incremente significativamente en el futuro. Sin embargo, el que no se observen basidiomas, no significa necesariamente que la diversidad de estos hongos en el ecosistema esté concluida ya que existen especies que desarrollan esporomas entre periodos muy espaciados (Miyamoto e Igarashi, 2004; Munguia et al., 2006).

Los datos de riqueza específica obtenidos para estos hongos en la EBCH muestran que la diversidad no es tan alta como la que se observa en bosques templados o subtropicales, donde para géneros como *Ramaria* han sido reconocidas más de 12 especies en zonas con extensión

similar (Montoya et al., 2004). En este trabajo, la mayoría de los taxones diferenciados han sido registrados únicamente para vegetación tropical y sólo algunos, como las especies de *Scytinopogon*, pueden también presentar una distribución subtropical. Es relevante el que 4 especies de las 17 diferenciadas, sean registros nuevos para México (*Physalacria changensis*, *P. inflata*, *Pterula verticillata* y *Scytinopogon scaber*) y otras 4, probables especies nuevas (*Clavulina* sp. 1, *C.* sp. 2, *Pterula* sp. 3 y *Thelephora* sp.).

Asimismo, destaca el hecho de que taxones como *Deflexula* sp. 1 y sp. 2, *Pterula* sp. 1 y sp. 2 no pudieron determinarse hasta especie por su muy particular biología y a pesar de haberse localizado en diferentes épocas de recolección y estados de desarrollo, no esporularon. En futuros estudios será necesario obtener nuevos ejemplares y evaluar parámetros puntuales que puedan indicar sus requerimientos en el proceso de esporulación.

Al ser éste uno de los primeros trabajos que aborda aspectos ecológicos sobre Agaricomycetes clavarioides de zonas tropicales de México en particular, los valores obtenidos para el índice de diversidad de Shannon-Wiener y de equitatividad de Pielou quedan sólo como referencia para futuras investigaciones, ya que por el momento no pueden compararse con otros trabajos similares.

Los datos ambientales que se obtuvieron en este estudio sólo consideraron aspectos macroecológicos; no obstante, fue evidente que factores como la humedad y luz están relacionados con la orientación e inclinación de la ladera y tipo de vegetación, y que a la vez tienen influencia en el desarrollo de los basidiomas de estos hongos, tal como se muestra en las figuras 2-4. Esta primera aproximación no permite aún la diferenciación puntual sobre qué factores están siendo relevantes en algunos aspectos, como el desarrollo de un himenio maduro en diferentes taxones o la preferencia por un tipo de vegetación, entre otros. Moore-Landecker (1996) y Carlile et al. (2001) señalan que ciertas cantidades de humedad, temperatura, luz y nutrientes actúan como estímulos para la formación de las esporas y esporomas, pero si alguno o varios de éstos no se encontraran dentro del intervalo requerido para cada etapa, el desarrollo podría interrumpirse.

Respecto a la información acerca del tipo de crecimiento, número de basidiomas producidos y área que llegaron a ocupar, no se encontró una correlación entre estas variables y las especies; por tanto, es probable que se deba tanto a la distribución como a la cantidad y calidad de los recursos para la formación de los esporomas, es decir, son características propias de cada especie. A pesar de que no se encontró un patrón claro en el tipo de crecimiento, en cada recolección de *Physalacria changensis*, *P. inflata*, *Deflexula* sp. 1 y *Deflexula* sp. 2, se observó que los esporomas crecían de manera gregaria.

Sin embargo, Gibertoni et al. (2007) observaron que algunas especies convencionalmente agrupadas en Aphyllophorales tienden a desarrollar basidiomas agregados, lo que atribuyeron a la longitud del micelio que tenía dentro del sustrato, a la disponibilidad de recursos y a la etapa de descomposición que presenta este mismo; pero en el caso de algunos integrantes de la familia Polyporaceae encontraron esporomas agregados en sustratos sin una descomposición evidente, y en otros casos, los basidiomas tenían un desarrollo mucho más agregado en el suelo, donde la restricción espacial era mucho menor que en troncos o ramas que son unidades discretas con un tamaño determinado. Esto último, más bien lo atribuyeron a que el tipo de crecimiento puede ser una característica de las especies y en algunas ocasiones no depender de las interacciones bióticas y abióticas (Miyamoto e Igarashi, 2004; Gibertoni et al., 2007).

El presente trabajo consideró una categorización muy general de los diferentes sustratos donde se desarrollan los basidiomas de los hongos clavarioides; se observó que en el nivel de especie, pero no como grupo de hongos, hay especificidad hacia un determinado sustrato.

La literatura referente a los sustratos utilizados por los hongos es cuantiosa; la mayoría se enfoca en los degradadores de madera muerta (Senn-Irlet y Bieri, 1999; Nordén y Paltto, 2001; Heilmann-Clausen y Christensen, 2004; Küffer y Senn-Irlet, 2005; Küffer et al., 2008). Se ha tratado de establecer una clasificación de la madera con base en el estado de degradación, volumen, área y diámetro que presenta la unidad. Es interesante que en estos estudios se haya encontrado que el tamaño de la unidad de madera tiene importancia, y que son los fragmentos pequeños los que sostienen una mayor cantidad de especies de hongos, ya que su distribución en el suelo del bosque es más amplia que la de unidades grandes, como los troncos enteros de árboles caídos (Heilmann-Clausen y Christensen, 2004; Küffer et al., 2008). Sería deseable establecer una clasificación de los diferentes tipos de hábitats para los macromicetos y sobre esa base elaborar una metodología más adecuada para los muestreos con este tipo de organismos.

Agradecimientos

A la Estación de Biología de Chamela, del Instituto de Biología, UNAM, por las facilidades brindadas para la realización de este trabajo; a CONACYT, por la beca proporcionada al primer autor (210504), y al proyecto de DGAPA: PAPIIT IN-203009-3, por el financiamiento otorgado. Asimismo, a Iván Castellanos-Vargas e Israel Victoria, por su asesoría en el manejo del material de campo y asesoría estadística; a los maestros en ciencias

Elvira Aguirre-Acosta, Silvia Bautista-Hernández, Sandra Castro Santiuste y Juan Andrés Pérez-Trejo, y a la bióloga Laura Izquierdo San Agustín, por su colaboración durante los muestreos.

Literatura citada

- Basso, M. T. 2005. Manuale di microscopia dei Funghi. Libreria Mykoflora, Alassio. 302 p.
- Bautista-Hernández, S. y E. Aguirre-Acosta. 2004. Algunas especies de lepiotáceos de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Micología* 18:39-45.
- Berthier, J. 1985. Physalacriaceae du Globe (Hyménomycétales clavarioides). *Bibliotheca Mycologica* 98:1-128.
- Bullock, S. H. 1988. Rasgos del ambiente físico y biológico de Chamela, Jalisco, México. *Folia Entomológica Mexicana* 77:5-17.
- Carlile, M. J., S. C. Watkinson y G. W. Gooday. 2001. *The Fungi*. Academic, San Diego, California. 588 p.
- Corner, E. J. H. 1950. A monograph of *Clavaria* and allied genera. Dawson of Pall Mall, London. 740 p.
- Corner, E. J. H. 1968. A monograph of *Thelephora* (Basidiomycetes). *Nova Hedwigia Beihefte* 27:1-110.
- Corner, E. J. H. 1970. Supplement to a monograph of *Clavaria* and allied genera. *Nova Hedwigia Beihefte* 33:1-299.
- Delgado-Fuentes, A., M. Villegas-Ríos y J. Cifuentes-Blanco. 2005. Glosario ilustrado de los caracteres macroscópicos en basidiomycetes con himenio laminar. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 84 p.
- Estrada-Torres, A. 1994. La familia Gomphaceae (Aphyllophorales Fungi) en el estado de Tlaxcala. Tesis, Doctorado Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F. 186 p.
- Exeter, R. L., L. Norvelly y E. Cázares. 2006. *Ramaria* of the Pacific Northwestern United States. United States Department of the Interior. Bureau of Land Management, Salem District, Oregon. 157 p.
- García-Oliva, F., A. Camou y J. M. Maass. 2002. El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano. In *Historia natural de Chamela*, F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 3-10.
- García-Oliva, F., J. M. Maass y L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall erosivity of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific coast of Mexico. *Journal of Applied Meteorology* 34:2491-2498.
- García-Sandoval, R., J. Cifuentes y M. Villegas. 2004. First record of *Scytinopogon* from Mexico, with notes on its systematics. *Mycotaxon* 89:185-192.
- García-Sandoval, R. 1997. Contribución al conocimiento del

- género *Ramariopsis* (Fungi, Basidiomycetes) en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 57 p.
- García-Sandoval, R., E. de Luna, A. Estrada-Torres y M. Villegas. 2002. A phylogeny of *Ramariopsis* and allied taxa. *Mycotaxon* 94:265-292.
- Gibertoni, T. B., P. J. P. Santos y M. A. Q. Cavalcanti. 2007. Ecological aspects of Aphyllophorales in the Atlantic Rain Forest in Northeast Brazil. *Fungal Diversity* 25:49-67.
- González-Ávila, P. A. 2006. Contribución al conocimiento del género *Ramaria* subgénero *Echinoramaria* y *Ramaria* en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 119 p.
- Guzmán, G. 2003. Los hongos del Edén, Quintana Roo, introducción a la micobiota tropical de México. CONABIO/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 334 p.
- Guzmán, G., V. M. Bandala y L. Montoya. 1997. An overview on the tropical Fungi from Mexico. In *Evaluation of fungal biological diversity in the tropics: systematics perspectives*, K. K. Janardhanam, C. Rayerdran, K. Natarjan y D. L. Hawksworth (eds.). Science, Enfield, New Hampshire. p. 115-148.
- Heilmann-Clausen, J. y M. Christensen. 2004. Does size matter? On the importance of various dead wood fractions for fungal diversity in Danish beech forests. *Forest Ecology and Management* 201:105-117.
- Kirk, P. M., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers. 2008. *Ainsworth & Bisby's dictionary of the Fungi*. CABI/ Cromwell, Trowbridge, Wiltshire. 632 p.
- Kornerup, A. y J. H. Wanscher. 1978. *Methuen handbook of colour*. Methuen, London. 252 p.
- Küffer, N. y B. Senn-Irlet. 2005. Diversity and ecology of wood-inhabiting aphyllophoroid basidiomycetes on fallen woody debris in various forest types in Switzerland. *Mycological Progress* 4:77-86.
- Küffer, N., F. Gillet, B. Senn-Irlet, M. Arango y D. Job. 2008. Ecological determinants of fungal diversity on dead wood in European forests. *Fungal Diversity* 30:83-95.
- Largent, D., D. Johnoson y R. Watling. 1977. How to identify mushrooms to genus. III: Microscopic features. Mad River, Eureka, California. 148 p.
- Lodge, D. J. 1997. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 6:681-688.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In *Historia natural de Chamela*, F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avedaño (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 83-97.
- Magurran, A. 1991. *Ecological diversity and its measurement*. Chapman & Hall, New York. 179 p.
- Marr, C. D. y D. E. Stuntz. 1973. *Ramaria* in western Washington. *Bibliotheca Mycologica* 38:1-231.
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1993. Cambios estacionales del mantillo en el suelo de un bosque tropical caducifolio y subcaducifolio en Chamela, Jalisco, México. *Acta Botanica Mexicana* 21:1-6.
- Miyamoto, T. y T. Igarashi. 2004. Spatial distribution of *Collybia pinastris* sporophores in a *Picea abies* forest floor over a 5-year period. *Mycoscience* 45:24-29.
- Montoya, A., A. Kong, A. Estrada-Torres, J. Cifuentes y J. Caballero. 2004. Useful wild fungi of La Malinche National Park. Mexico. *Fungal Diversity* 17:115-143.
- Moore-Landecker, E. 1996. *Fundamentals of the Fungi*. Prentice Hall Upper Saddle River, New Jersey. 574 p.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley, New York. 547 p.
- Munguia, P., G. Guzmán y F. Ramírez-Guillén. 2006. Seasonal community structure of macromycetes in Veracruz, Mexico. *Ecography* 29:57-65.
- Nordén, B. y H. Paltto. 2001. Wood-decay fungi in hazel wood: species richness correlated to stand age and dead wood features. *Biological Conservation* 101:1-8.
- Pérez-Trejo, J. A. 2005. Revisión taxonómica de algunas especies del género *Lentaria* Corner, en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 67 p.
- Pérez-Moreno, J. y L. Villarreal. 1989. First report of the clavarioid genera *Lachnocladium* and *Pterula* (Holobasidiomycetes) from the Mexican tropic. *Micologia Neotropical Aplicada* 2:123-130.
- Petersen, R. H. 1975. *Ramaria* subgenus *Lentoramaria* with Emphasis on North American Taxa. *Bibliotheca Mycologica* 43:1-159.
- Petersen, R. H. 1981. *Ramaria* subgenus *Echinoramaria*. *Bibliotheca Mycologica* 79:1-216.
- Petersen, R. H. 1988. *The clavarioid fungi of New Zealand*. DSIR. Science Information Publishing Centre, Wellington [Nueva Zelanda]. 170 p.
- Ping, Z. y Y. Zhu-Liang. 2003. *Scytinopogon*, a genus of clavarioid Basidiomycetes new to China. *Mycosystema* 22:663-665.
- Pulido-Pérez, S. I. 2008. Contribución al estudio de los macromicetes de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 61 p.
- Senn-Irlet, B. y G. Bieri. 1999. Sporocarp succession of soil-inhabiting macrofungi in an autochthonous subalpine Norway spruce forest of Switzerland. *Forest Ecology and Management* 124:169-175.
- Siegel, S. y N. J. Castellan. 1995. *Estadística no paramétrica aplicada a las ciencias de la conducta*. Trillas, México, D. F. 437 p.
- Solís-Villalpando, E. 1993. Características fisicoquímicas de un

- suelo en un ecosistema tropical estacional. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 91 p.
- Suárez-Duque, D. 2004. Diversidad y análisis estructural de los Aphyllophorales del Bosque Protector "Mindo Lindi", Prov. de Pichincha, Ecuador. *Lyona* 7:83-89.
- Tanaka, I., Y. Doi y T. Hongo. 2004. Two unusual species of *Physalacria* (Basidiomycetes, Agaricales) collected in New Zealand and Papua New Guinea during mycological expeditions by the National Science Museum, Tokyo. *Mycoscience* 45:143-146.
- Villarreal, L. y J. Pérez-Moreno. 1991. The clavarioid fungi from Mexico, I. Addition of the genera *Macrotyphula* and *Typhula*. *Micologia Neotropical Aplicada* 4:119-126.
- Villegas, M. 1993. Estudio taxonómico del género *Ramaria* subgénero *Lentoramaria* (fungi). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 90 p.
- Villegas, M. y J. Cifuentes. 1988. Revisión de algunas especies del género *Ramaria* subgénero *Lentoramaria* en México. *Revista Mexicana de Micología* 4:185-200.
- Yanna, W. H. H. y K. D. Hyde. 2002. Fungal succession on fronds of *Phoenix hanceana* in Hong Kong. *Fungal Diversity* 10:185-211.
- Zhou, D. Q. y K. D. Hyde. 2002. Fungal succession on bamboo in Hong Kong. *Fungal Diversity* 10:213-227.



Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico

Cambios en la composición, diversidad y estructura de plantas leñosas en estados sucesionales de bosque tropical seco en el suroeste de México

R. Carlos Almazán-Núñez¹, María del Coro Arizmendi², Luis E. Eguiarte³ and Pablo Corcuera^{4✉}

¹Doctorado en Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina Iztapalapa, 09340 México, D. F., México.

²Laboratorio de Ecología, Unidad de Biotecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. De los Barrios 1, Los Reyes de Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

³Departamento de Ecología Evolutiva, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399. Circuito exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F. México.

⁴Departamento de Biología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Av. San Rafael Atlixco 186. Col. Vicentina Iztapalapa, 09340 México, D. F., México.

✉pcmr@xanum.uam.mx

Abstract. We analyzed the changes in composition, diversity and structure of trees and shrubs along a successional gradient in southwest Mexico. Early stages were dominated by typical pioneer species but species of mature forests were present throughout the chronosequence, and therefore the species plant distribution between stages may be explained by the initial floristic composition model. Because sites from all stages had similar number of species, our study does not support the intermediate levels of disturbance hypothesis. Contrary to the patterns observed in other dry forests, the mature stages presented a relatively simple structure complexity compared to that of intermediate forests. This resulted from a few dominant species which are usually present in mature forests with some degree of perturbation. According to the polyclimax hypothesis, diversity of the mature forests appears to be influenced by local soil conditions, microclimates and biotic factors. Our study supports this idea because local conditions vary between sites and the dominant species of the late stages were different between stands. The conservation and management plans should be directed to different successional stages and not only to single patches in order to ensure the conservation of regional biodiversity.

Key words: *Bursera*, conservation, dominance, abiotic factors, secondary succession.

Resumen. Se analizó la composición, diversidad y estructura de los árboles y arbustos en un un gradiente sucesional en el suroeste de México. Las etapas tempranas presentaron mayor dominancia de especies típicas pioneras, pero especies de bosques maduros se encontraron en todos los sitios, tal como predice el modelo de la composición florística inicial. Debido a que todos los sitios tuvieron una riqueza similar, nuestro estudio no apoya la hipótesis de la perturbación intermedia. Contrario a los patrones observados en otros bosques secos, la estructura de la vegetación resultó menos compleja en las etapas maduras en comparación con las intermedias. Esto es resultado de especies dominantes que se encuentran en bosques maduros con algún grado de perturbación. De acuerdo con la teoría del policlímax, la diversidad en bosques maduros es resultado del microclima, condiciones edáficas y factores bióticos. Nuestros resultados apoyan esta idea ya que las condiciones locales varían entre sitios y las especies dominantes de las etapas tardías fueron diferentes entre los sitios. Los esfuerzos para la conservación de áreas, así como los planes de manejo deben contemplar diferentes etapas sucesionales y no sólo parches aislados, con el fin de asegurar la conservación de la biodiversidad regional.

Palabras clave: *Bursera*, conservación, dominancia, factores abióticos, sucesión secundaria.

Introduction

Ecological succession refers to the chronological changes in the structure, taxonomic composition and

function of an ecosystem after a disturbance (Kayes et al., 2010; Prach and Walker, 2011). This phenomenon was initially conceived as a natural process of ecological communities (Connell and Slatyer, 1977). However, anthropogenic disturbances which induce changes in nutrient composition and plant communities are now the

Recibido: 24 febrero 2012; aceptado: 25 junio 2012

leading causes, which shape the vegetation development (Walker et al., 2010).

The secondary succession dynamics depends largely on the nature of the disturbance (extent, intensity, frequency), abiotic conditions prevailing in the disturbed site, such as local climate and soil conditions (*sensu* Tansley, 1935), the availability of regenerative propagules (seeds, local native seedlings) and biotic factors (e.g., predators, granivores, frugivores, parasites) (Álvarez-Yépiz et al., 2006; Davies and Semui, 2006; Chazdon, 2008). In this sense, communities with different plant composition can represent distinct mature stages in the same geographical area. In addition, the non-equilibrium hypothesis first proposed by Grime (1973) and formalized by Connell (1978), suggests that species richness should be higher at intermediate levels of disturbance (ILD hypothesis). Under these circumstances conditions are not so adverse as to eliminate species but are unfavorable enough to check population densities and thus avoid the displacement of species by competition.

However, this hypothesis has been challenged as too simplistic because it only makes qualitative predictions about changes in species diversity in response to disturbance frequency, but does not consider local physical factors such as soil and land relief and other variations associated with the species microhabitats (Collins and Glenn, 1997; McCabe and Gotelli, 2000; Roxburgh et al., 2004). On the other hand, according to the initial floristic composition model (Egler, 1954), species from late stages may also be present in the stands initial successional process (Collins et al., 2005). Accordingly, the composition of mature forest is likely the result of various factors such as the initial suite of species present, seed dispersal, facilitation and competition, longevity, plant-animal interactions and stochastic extinction/colonization processes (*sensu* Walker and Chapin, 1987; Pickett and McDonnell, 1989), which result in different compositions in forest stands of the same general vegetation type but located in different locations.

Almost all tropical dry forests (TDF) of Mesoamerica, are currently represented by secondary succession fragments (Stoner and Sánchez-Azofeifa, 2009; DeClerck et al., 2010; Griscom and Ashton, 2011) due to plant extraction, livestock and agricultural pressures (Quesada and Stoner, 2004). As in other ecosystems, human disturbance has transformed the structural heterogeneity and composition of TDF (Aide et al., 2000; Onaindia et al., 2004; Kayes et al., 2010). When dry forests are not completely transformed to pastures or fields, intermediate level anthropogenic disturbances can result in a higher floristic diversity, biomass and density of woody vegetation than the original mature stages (Chapman and Chapman, 1990; Kalacska et al., 2004; Leirana et al., 2009; Madeira

et al., 2009; Powers et al., 2009), as predicted by the ILD hypothesis.

Although some efforts have been made to analyze the successional patterns in TDF, there is very little information in comparison to the number of studies completed in tropical rain forests (Vieira and Scariot, 2006; Quesada et al., 2009). It is known that TDF hosts a high floristic richness in addition to high species endemism levels (Rzedowski, 1978; Gillespie et al., 2000; Trejo and Dirzo, 2002; De-Nova et al., 2012). At present, sensible management and conservation strategies have been less successful in the TDF than in other tropical forests (Sánchez-Azofeifa et al., 2005; Vieira and Scariot, 2006). However, their recovery will depend largely on the knowledge of successional chronosequence, which includes composition, diversity and structural changes (Janzen, 1988a).

In this study we compared fragments representing different successional stages to describe changes in species composition and diversity, as well as cover, density and foliage layer complexity of the trees and shrubs with diameter at breast height (DBH) ≥ 10 cm within the Balsas basin, in Guerrero, Mexico. Although land use, topography and availability of propagules may differ between fragments and between sites within similar successional stages, we expect to find (i) that differences in environmental and structural attributes of vegetation are determined by the successional stage, and (ii) that plant species richness will be greater in sites represented by intermediate successional stages, as suggested by the ILD hypothesis (Connell, 1978).

Materials and methods

Study area and sampling sites. The study site, known as La Organera-Xochipala, is located in the Balsas basin biotic province, between 17°47'46.65"-17°49'11.14" N, 99°35'36.50"-99°38'30.46" W (Fig. 1). The prevailing climate (according to the Köppen classification) is semiarid (Meza and López, 1997), with an average temperature of 23.9° C and 684 mm of annual precipitation. The rainy season is between June and October (Peralta, 1995).

The study was conducted in 9 fragments represented by different successional stages: *a*), 3 disturbed sites (early stage of succession ≈ 20 years, ES), which consisted of secondary vegetation in places formerly used for ranching and farming; *b*), 3 sites representing a transition between early and mature forests (intermediate stage ≈ 35 years, IS). Although these sites have suffered from different types of disturbance, they still maintain some of the floristic and structural elements of the original vegetation and *c*), 3 relatively well preserved sites (mature stage ≥ 50 years, MS) characterized by the typical structure and cover of

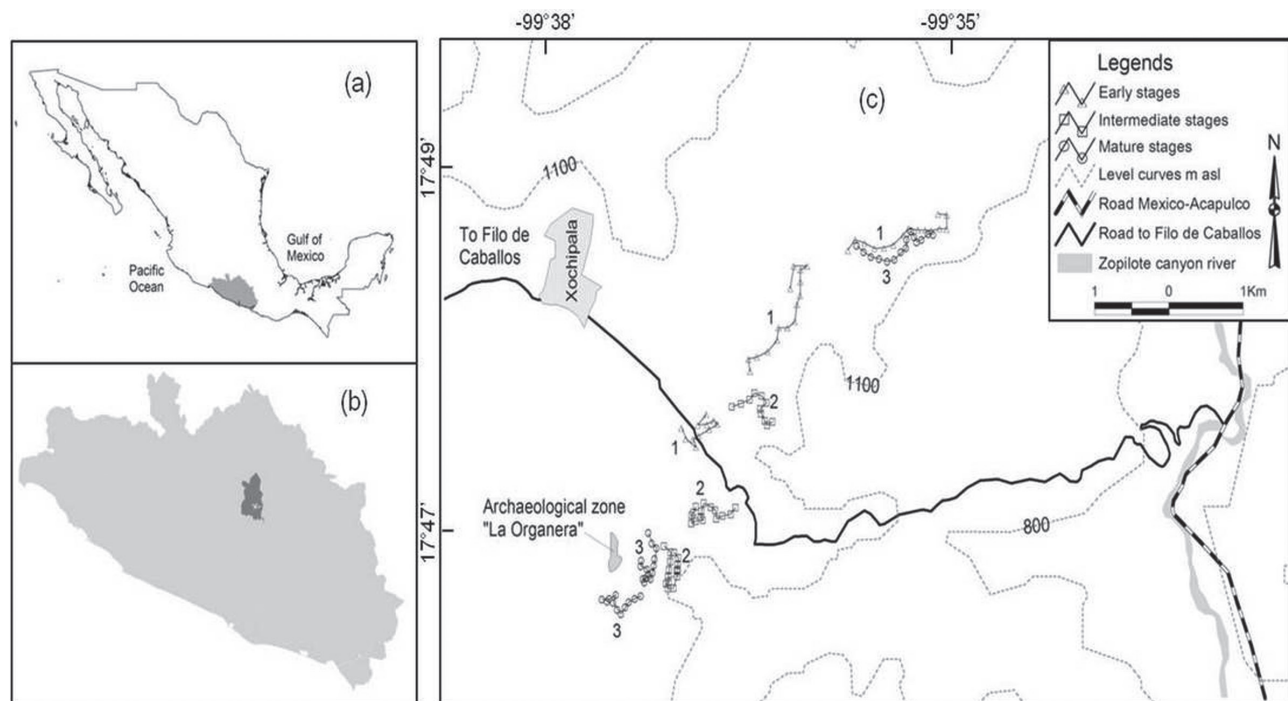


Figure 1. Location of the Mexican state of Guerrero (a), Zopilote Canyon (b) and sampling plots in Organera-Xochipala tropical dry forest. 1= early stages, 2= intermediate stages, 3= mature stages.

mature TDF (e.g., dominance of *Bursera* sp.). Historically, the sites have been clear cut and burned to open land for cattle ranching and agricultural activities. The secondary vegetation sites in this study were selected based on information about time since last major disturbance (i.e., cutting, clearing and fire) obtained from interviews with farmers.

Sampling of vegetation. For each successional stage, we selected 2 sites with 15 sample plots and 1 with 11 (41 plots per stage). The difference in the number of plots was due to the topography, which made some areas inaccessible. The average distance between plots was 200 m and the radius was 30 m (2 827.44 m² or 0.28 ha; Fig. 1). In each of the 123 sample 2 perpendicular lines, directed to the four cardinal points, were marked with a rope. All individuals (trees and shrubs ≥ 10 cm DBH) whose branches intersected the rope were identified. The cover for each of these plants was estimated with the ellipse formula using the maximum and minimum diameter lengths (Muller-Dombois and Ellenberg, 1974). Stratification was determined with an optical square marked with 2 perpendicular axes (Montaña and Ezcurra, 1980). The square has 3 mirrors arranged so that a person looking horizontally can see the objects found above the apparatus. In each plot we recorded the height and counted the foliage contacts with the point of intersection 60 times every 50 cm in 4 transects oriented to the cardinal points. The heights were grouped in one-

meter intervals and the foliage height diversity (FHD) was assessed with the Shannon-Wiener index.

The specimens collected were deposited in the Faculty of Science herbarium of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). The list of species present in the study area follows the family classification of Stevens (2001) and the genera and species nomenclature according to the database of the Missouri Botanical Garden (W3Tropicos, 2010).

Data analysis. We used the Chao2 estimator to compare richness (S) between sites and successional stages and to assess the comprehensiveness of the composition survey (Colwell and Coddington, 1994). To compare species richness among sites and successional stages, we performed rarefaction analysis for unequal number of individuals in sites. Both analysis were done with EstimateS v. 8.0 (Colwell, 2006). We also counted the number of individuals and used the Shannon-Wiener (H') and the Pielou indices (E) to assess the species diversity and evenness. The Simpson index (D) was used as a measure of dominance (Brower et al., 1998). The relative importance value (RIV) was based on the frequency, density and dominance of each species (Mueller-Dombois and Ellenberg, 1974).

Non-parametric Kruskal-Wallis tests were used to compare the diversity indices between sites and successional stages because data did not meet the assumptions of

normality and homogeneity of variances according to the Kolmogorov-Smirnov and Levenne tests. The contrasts were appraised with the Mann-Whitney U test. Plant cover, density and FHD were compared between sites and successional stages with unbalanced two-way ANOVA (factor 1: successional stage, factor 2: sites). *A posteriori* comparisons were analyzed with the Tukey HSD test using SPSS 17.0 (SPSS, 2008).

The plant community similarities were analyzed with an unweighted pair group average method (UPGMA) with the chord dissimilarity coefficient (Orlóci, 1978). We used this distance because it achieves a better representation of the relationships between objects in comparison with other measures (Legendre and Gallagher, 2001). We also performed a correspondence analysis (CA) in order to inspect the distribution of the plant species between sites and successional stages. The classification was executed with the

MVSP 3.13r multivariate statistical package (Kovach, 2009) and CANOCO (version 4.5) was used for the CA ordination (Ter Braak and Smilauer, 2002). The significance of the difference between the classification groups was assessed by means of a discriminant analysis using the Wilks' lambda (λ) criterion, which takes values from 0 (when all groups are different) to 1 (when groups do not differ; SPSS, 2008).

Results

Floristic composition. We found 4 620 individuals corresponding to 55 tree and 28 shrub species, 57 genera and 30 families (Table 1). Fabaceae, with 22 species, followed by Burseraceae (13), Euphorbiaceae (5), Rubiaceae (5) and Anacardiaceae (4) represented 59% of total species recorded. The remaining families had 3 or fewer species (Table 1).

Table 1. Plant species composition (DBH ≥ 10 cm) identified in nine sites of 3 successional stages in a tropical dry forest in La Organera-Xochipala, Guerrero, Mexico. ES: early stage, IS: intermediate stage, MS: mature stage

| Family | Species | Life form | ES | | | IS | | | MS | | |
|---------------|-------------------------------------|-----------|----|---|---|----|---|---|----|---|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| Anacardiaceae | <i>Amphipterygium adstringens</i> | Tree | | | x | | | | | | |
| | <i>Cyrtocarpa procera</i> | Tree | | | | x | x | x | | x | x |
| | <i>Pseudosmodingium andrieuxii</i> | Tree | | x | x | x | x | x | | | x |
| | <i>Pseudosmodingium perniciosum</i> | Tree | | x | | | x | x | | | x |
| Apocynaceae | <i>Plumeria rubra</i> | Tree | | | | | x | x | | x | x |
| | <i>Rauvolfia tetraphylla</i> | Tree | | | | | | | | x | |
| | <i>Thevetia</i> sp. | Shrub | x | x | x | | x | | | x | |
| Bignoniaceae | <i>Crescentia alata</i> | Tree | x | | | | | x | | | |
| | <i>Tecoma stans</i> | Shrub | | | x | x | x | x | x | x | x |
| Bombacaceae | <i>Ceiba parvifolia</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | | x |
| | <i>Pseudobombax ellipticum</i> | Tree | | | | | | x | | x | |
| Boraginaceae | <i>Cordia elaeagnoides</i> | Tree | x | x | | | | | x | | |
| | <i>Cordia</i> sp. | Tree | x | | x | x | x | x | x | x | x |
| Burseraceae | <i>Bursera aptera</i> | Tree | x | | x | x | x | x | x | | x |
| | <i>Bursera chemapodicta</i> | Tree | | | | x | | x | | x | x |
| | <i>Bursera fagaroides</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera grandifolia</i> | Tree | x | x | x | x | x | | | | |
| | <i>Bursera lancifolia</i> | Tree | | | | | | | x | | |
| | <i>Bursera longipes</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera mirandae</i> | Tree | | x | x | x | x | x | x | | |
| | <i>Bursera morelensis</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera schlechtendalii</i> | Tree | | | x | x | x | x | x | x | x |
| | | | | | | | | | | | |

Table 1. Continues

| Family | Species | Life form | ES | | | IS | | | MS | | |
|----------------|----------------------------------|-----------|----|---|---|----|---|---|----|---|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| Cactaceae | <i>Busera submoniliformis</i> | Tree | | x | | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera suntui</i> | Tree | | | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera vejarvazquezii</i> | Tree | x | | | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Bursera xochipalensis</i> | Tree | | x | | x | x | x | x | | x |
| | <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> | Shrub | x | | x | x | x | x | x | x | |
| | <i>Opuntia</i> sp. | Shrub | x | x | x | x | x | | | x | |
| Capparaceae | <i>Pachycereus weberi</i> | Shrub | x | | | | | | | | |
| | <i>Capparis</i> sp. | Tree | | | | | | x | | | |
| Celastraceae | <i>Wimmeria pubescens</i> | Shrub | | | x | | | | x | | |
| Convolvulaceae | <i>Ipomoea pauciflora</i> | Tree | x | x | x | x | x | | x | x | x |
| Euphorbiaceae | <i>Croton flavescens</i> | Shrub | x | | | | | | | | |
| | <i>Dalembertia populifolia</i> | Tree | | | | x | | | | | |
| | <i>Euphorbia schlechtendalii</i> | Tree | | x | x | x | x | x | x | x | x |
| Fabaceae | <i>Euphorbia</i> sp. | Shrub | x | | | | | | | | |
| | <i>Sebastiana pavoniana</i> | Tree | | | | | x | | x | | x |
| | <i>Acacia angustissima</i> | Shrub | | | | | | | x | | |
| | <i>Acacia cochliacantha</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Acacia subangulata</i> | Tree | | | x | | | | x | | |
| | <i>Calliandra eryophylla</i> | Shrub | | | | | | x | | | |
| | <i>Desmanthus balsensis</i> | Shrub | x | x | x | x | x | | x | x | |
| | <i>Lysiloma acapulcensis</i> | Tree | x | x | x | | x | x | x | x | |
| | <i>Lysiloma divaricata</i> | Tree | | | x | | | | | x | |
| | <i>Lysiloma tergemina</i> | Tree | x | x | | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Mimosa cf. goldmanii</i> | Shrub | x | x | x | x | | | x | | |
| | <i>Mimosa polyantha</i> | Shrub | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Pithecellobium dulce</i> | Tree | | | | | | | | x | |
| | <i>Zapoteca</i> sp. | Shrub | | | | | x | | x | x | x |
| | <i>Brongniartia montalvoana</i> | Tree | x | | x | x | | x | x | x | x |
| | <i>Eysenhardtia polystachya</i> | Tree | | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Gliricidia sepium</i> | Shrub | x | x | x | x | x | x | x | x | |
| | <i>Havardia acatlensis</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Lonchocarpus</i> sp. | Tree | | | | | x | | | x | |
| Krameriaceae | <i>Pterocarpus acapulcensis</i> | Tree | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| | <i>Pterocarpus orbiculatus</i> | Tree | | | | x | | | | x | |
| | <i>Conzattia multiflora</i> | Tree | | | | | | | | | x |
| | <i>Senna skineri</i> | Shrub | | | x | | | | | | |
| | <i>Senna wislizeni</i> | Shrub | x | x | x | x | x | x | x | | x |
| | <i>Krameria</i> sp. | Shrub | | | | | | x | | | |
| | | | | | | | | | | | |

Table 1. Continues

| Family | Species | Life form | ES | | | IS | | | MS | | |
|-----------------|-------------------------------|-----------|----|---|---|----|---|---|----|---|---|
| | | | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
| Loganiaceae | <i>Plocosperma buxifolium</i> | Shrub | x | x | x | | x | x | | x | x |
| Malpighiaceae | <i>Galphimia montana</i> | Tree | x | | | | | | | | |
| Malvaceae | <i>Abutilon abutiloides</i> | Shrub | | | | | | x | | | x |
| Moraceae | <i>Ficus cotinifolia</i> | Tree | | x | | x | | | | | |
| | <i>Ficus</i> sp. | Tree | | | | | | | x | | |
| Olacaceae | <i>Schoepfia schreberi</i> | Shrub | | | | | x | | | | |
| Opiliaceae | <i>Agonandra racemosa</i> | Shrub | | | | | | | | x | |
| Polygonaceae | <i>Ruprechtia fusca</i> | Tree | | x | x | x | | x | | | x |
| Rhamnaceae | <i>Ziziphus amole</i> | Tree | | | | | | x | x | | x |
| | <i>Ziziphus mexicana</i> | Tree | | x | | x | x | x | x | x | x |
| Rubiaceae | <i>Exostema caribaeum</i> | Shrub | | x | x | x | x | x | | x | x |
| | <i>Hintonia latiflora</i> | Tree | x | | x | | | | x | | |
| | <i>Hintonia standleyana</i> | Tree | x | | x | | | | x | | |
| | <i>Randia obcordata</i> | Tree | x | x | x | | x | | | x | x |
| | <i>Randia</i> sp. | Shrub | | | | x | | | | | |
| Sapindaceae | <i>Dodonaea viscosa</i> | Tree | x | | | | | | | | |
| Sapotaceae | <i>Sideroxylon capiri</i> | Tree | x | | | | | | | | |
| Theophrastaceae | <i>Jacquinia pungens</i> | Shrub | | x | x | | | | | | |
| Verbenaceae | <i>Lantana camara</i> | Shrub | | | | x | | | x | | |
| Vitaceae | <i>Cissus</i> sp. | Shrub | x | x | x | x | x | x | x | x | x |
| Simaroubaceae | <i>Alvaradoa amorphoides</i> | Tree | x | x | | | | | | x | |
| Solanaceae | <i>Datura candida</i> | Shrub | | | | | | | | x | |
| Sterculiaceae | <i>Physodium dubium</i> | Shrub | | | | | x | | x | x | |

Gliricidia sepium, *Cordia* sp., *Cissus* sp., *Havardia acatensis*, *Mimosa goldmanii*, *Senna wislizeni*, *Acacia cochliacantha*, *Ipomoea pauciflora*, *Ceiba parvifolia*, *Bursera longipes* and *Alvaradoa amorphoides* had the highest RIV the ES sites (Appendix 1). In IS, the species with higher RIV were *Lysiloma tergemina*, *Exostema caribaeum*, *B. longipes*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii*, *B. aptera*, *Pterocarpus acapulcensis*, *Cordia* sp. and *Euphorbia schlechtendalii* (Appendix 1). *Desmanthus balsensis*, *Mimosa polyantha*, *M. goldmanii*, *L. tergemina*, *Pseudosmodingium perniciosum*, *A. cochliacantha*, *E. schlechtendalii* and species of the genus *Bursera*, *B. longipes*, *B. aptera*, *B. morelensis*, *B. vejarvazquezii* and *B. submoniliformis* had the highest values in MS (Appendix 1). *Species richness, abundance and diversity.* The species richness was similar between the intermediate and mature stages, with MS2 having the highest number of species (44, Table 2). The number of trees was lower than the

number of shrubs in the ES while the reverse was true for the IS and MS (Table 2). On average we found 83% of the expected species according to the Chao2 estimator (ranging from 67.2% to 92.6% in ES1 and MS3; Table 2). There were less tree species in the ES sites than in both MS and IS. For each successional stage, we obtained on average 90.4% of the total expected. The mature stage had the highest species richness (Table 2). The higher rarefied species richness was found in mature forest. Contrary to what was expected, the early stages had more species in comparison to intermediate stages (Table 2).

The Shannon-Wiener index was higher in the IS sites (Fig. 2a), particularly in IS2 (2.6 ± 0.05), and lower in the ES, with the least diverse site being ES1 (1.9 ± 0.10) ($\chi^2 = 38.39$, $df = 8$, $p < 0.001$). The Simpson's dominance index was higher for the ES because the high importance values of a few species (e.g., *G. sepium*, *L. tergemina*, *Cissus* sp., *Cordia* sp.) made these sites less homogeneous ($\chi^2 =$

Table 2. Species richness (observed, expected and rarefied) and abundance of woody plants for nine sites in 3 tropical dry forest successional stages in Guerrero

| Sites | Shrub species | Tree species | Total species observed | Total species expected | Total species rarefied | Individuals Shrub | Individuals Tree | Total individuals observed |
|-------|---------------|--------------|------------------------|------------------------|------------------------|-------------------|------------------|----------------------------|
| ES1 | 13 | 24 | 37 | 55 | 35 | 245 | 146 | 391 |
| ES2 | 11 | 24 | 35 | 40 | 35 | 179 | 176 | 355 |
| ES3 | 15 | 26 | 41 | 45 | 38 | 278 | 202 | 480 |
| ES1-3 | 18 | 39 | 57 | 65 | 57 | 702 | 524 | 1226 |
| IS1 | 12 | 29 | 41 | 51 | 39 | 104 | 319 | 423 |
| IS2 | 14 | 29 | 43 | 51 | 38 | 111 | 595 | 706 |
| IS3 | 11 | 31 | 42 | 60 | 35 | 157 | 516 | 673 |
| IS1-3 | 20 | 39 | 59 | 65 | 55 | 372 | 1430 | 1802 |
| MS1 | 13 | 30 | 43 | 47 | 39 | 233 | 348 | 581 |
| MS2 | 14 | 30 | 44 | 64 | 39 | 124 | 464 | 588 |
| MS3 | 8 | 30 | 38 | 41 | 37 | 45 | 378 | 423 |
| MS1-3 | 20 | 45 | 65 | 71 | 60 | 402 | 1190 | 1592 |

38.63, $df=8$, $p<0.001$). The opposite was true in the IS and MS sites (Fig. 2b). Evenness, therefore, was lower in ES ($\chi^2=26.29$, $df=8$, $p<0.001$; Fig. 2c). In general, Mann-Whitney multiple comparisons revealed that the early sites and stages were statistically different from the intermediate and mature stages ($p<0.05$, Figs. 2a-c).

Vegetation structure. Plant density (ind/ha) was higher in IS2 (157.5 ± 6.63) and IS3 (158.7 ± 13.73), and lower in the 3 ES sites (Fig. 3a). Total plant cover was higher in the intermediate stages (Fig. 3b), particularly in IS3 (711.7 ± 58.22) and lower in ES with ES1 having the lowest values (326.2 ± 31.23). FHD was more intricate in 2 intermediate sites (IS3= 1.7 ± 0.06 and IS1= 1.6 ± 0.04) and MS2 (1.5 ± 0.07), reflecting the mixture of trees and shrubs of different sizes in these successional stages (Fig. 3c). Plant density and cover were significantly different between successional stages ($F_{8,114}=17.50$, $p<0.001$ and $F_{8,114}=28.18$, $p<0.001$), while FHD was different between sites ($F_{8,114}=13.63$, $p<0.001$) and successional stages ($F_{8,114}=19.16$, $p<0.001$). The interaction between sites and seral stages was not significant. The results of *post hoc* Tukey HSD tests indicated that the density of the ES was lower compared with the IS and MS (Fig. 3a). Cover and FHD were significantly different between the 3 stages ($p<0.05$, Figs. 3b-c).

Species distribution. At a distance of 66.7%, the critical level of flora separation according to Sánchez and López (1988), the dendrogram classified sites into 3 groups (Fig. 4). The first consists of the 3 ES, the second includes the 3 IS and MS2 and MS3, and the third is represented by the MS1. A multiple discriminant showed that the 3 groups were significantly different (function 1: $\lambda=0.000$, $\chi^2=73.31$, $df=12$, $p<0.001$; function 2: $\lambda=0.000$, $\chi^2=32.98$, $df=5$, $p<0.001$).

The CA coincides with the classification. The first axis (eigenvalue=0.446, 46.1% cumulative variance) separated the ES from MS and IS and the second axis (eigenvalue=0.159, cumulative variance 62.5%), separated MS1 from all the others (Fig. 5). *Pseudosmodium perniciosum*, *P. andrieuxii*, *Eysenhardtia polystachya* and *E. schlehtendalii* were associated with MS3. *Desmanthus balsensis*, *Acacia subangulata* and *Zapoteca* sp. with MS1. *Gliricidia sepium*, *A. amorphoides*, *S. wislizenii*, *Cissus* sp., *H. acatlensis*, *M. goldmanii*, which are typical of open areas were found in ES, together with *Bursera grandifolia* and *I. pauciflora*. Finally, most of *Bursera* species (*B. longipes*, *B. morelensis*, *B. aptera*, *B. fagaroides*, *B. chemapodicta*, *B. suntui*, *B. lancifolia*, *B. mirandae*, *B. xochipalensis*, *B. vejarvazquezii* and *B. submoniliformis*) were associated with MS2 and the 3 intermediate stages.

Discussion

Floristic composition. The species richness was low (83 species) compared to the numbers reported for other dry forest within the Balsas basin (e.g., Trejo and Dirzo, 2002; Carreto and Almazán, 2004), other regions of Mexico (e.g., Lott and Atkinson, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005), and Central and South America (Killeen et al., 1998; Gillespie et al., 2000; Kalacksa et al., 2004; Powers et al., 2009). However, in this study we only included plants with DBH ≥ 10 cm. Furthermore, the observed number of species was close to the expected richness according to the estimator Chao2.

At the family level, Fabaceae was the best represented, both in the number of species and individuals. This is

consistent with what has been reported in other TDF of the Neotropics (Gentry, 1995; Gillespie et al., 2000). The second family with high species richness was Burseraceae. The Balsas basin is considered to be the center of the diversity and endemism of the genus *Bursera* (Rzedowski et al., 2005; De-Nova et al., 2012).

Richness, abundance and diversity. The differences in species richness, abundance and diversity of woody plants was mainly between the ES and the IS and MS sites. Interestingly, in ES, where the intensity of the disturbance

was similar, the dominant pioneer species were the same in the 3 sites: *Gliricidia sepium*, *Cissus* sp. and *Cordia* sp. These species are indicative of secondary succession and have a high capacity to colonize degraded areas (Leirana et al., 2009; Griscom and Ashton, 2011).

In the study area, the ES sites had open canopies. This results in pronounced microclimatic changes and low water retention, which hampers the germination and establishment of typical of mature forests species (e.g., plants of the genus *Bursera*) (Walker et al., 1996, 2007; Balvanera and Aguirre,

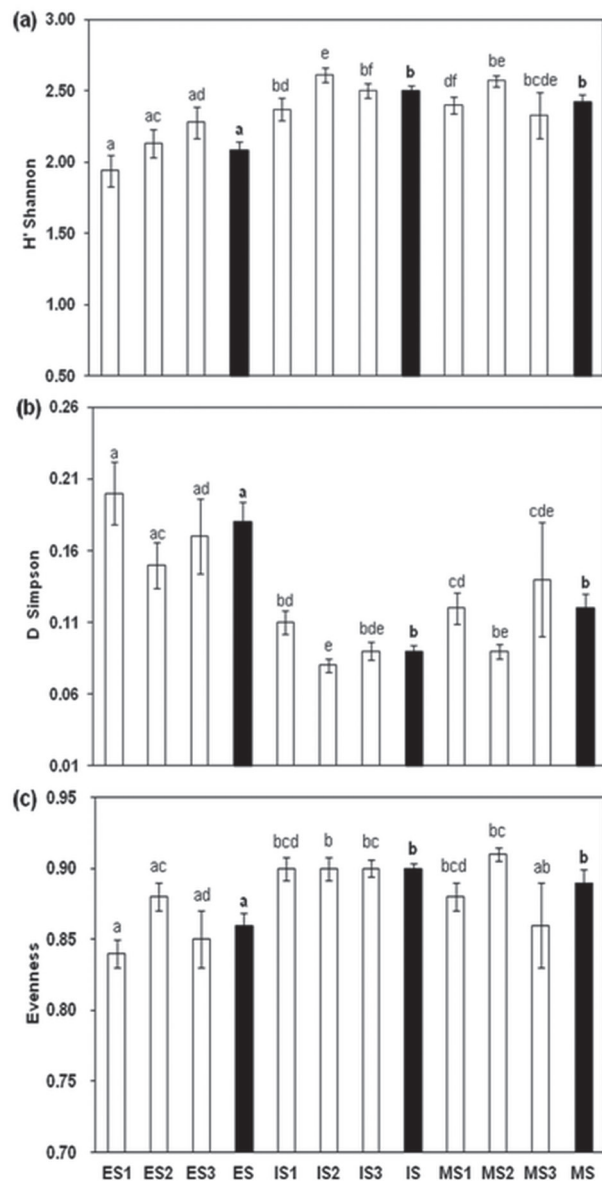


Figure 2. Diversity indices mean values (\pm SE) from nine sites (open bars) and 3 successional stages (shaded bars) of a tropical dry forest in Guerrero, Mexico. Different letters denote significant differences ($p < 0.05$) according to Mann-Whitney U test.

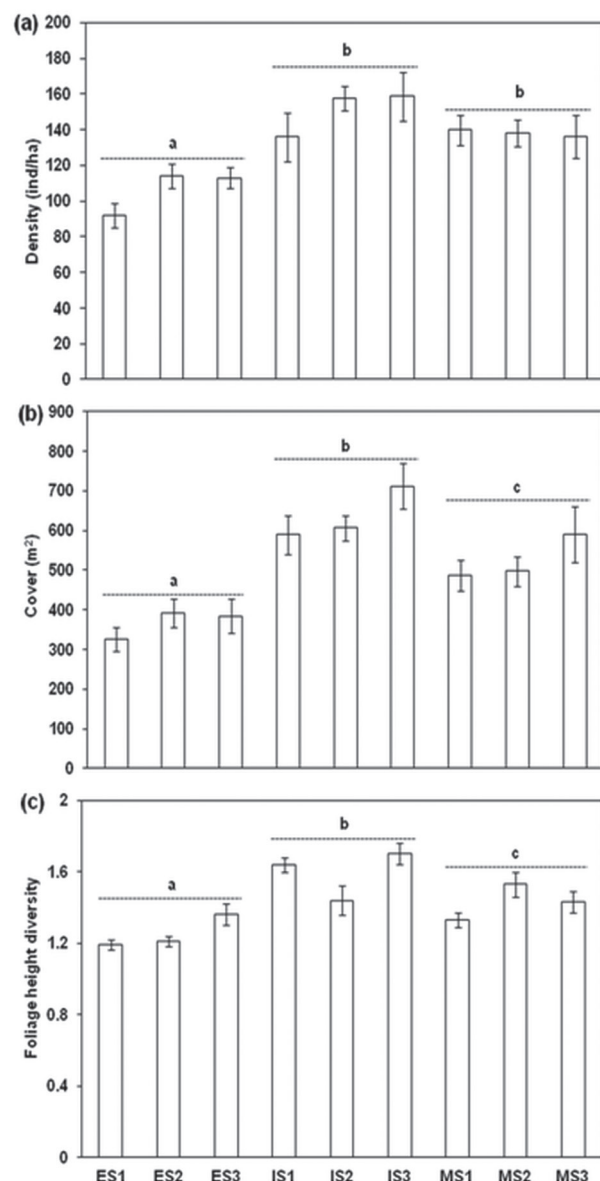


Figure 3. Mean values (\pm SE) of the vegetation structural characteristics for nine sites in 3 tropical dry forest successional stages in Guerrero, Mexico. Different letters denote significant differences ($p < 0.05$) according to Tukey HSD test.

2010). In contrast, both indices were similar between the IS sites and MS2. This would be if the late stages in the study site had been subject to some degree of perturbation (and may be best described as secondary forests in an advanced stage of regeneration), as has been described for other dry forests of Mexico (Kalacska et al., 2005) and the Neotropics (Madeira et al., 2009). If this is true, the species richness similarity between IS and MS could change in the next decades.

In addition to the dispersal strategies, the species composition and succession dynamics are also affected by soil conditions, topography and microclimate (Tansley, 1935; Jha and Singh, 1990; Kalacska et al., 2004; Cecon et al., 2006; Davies and Semui, 2006; Griscom and Ashton, 2011). The fact that different species were dominant in density in the MS sites (e.g., *D. balsensis* in MS1, *L. tergemina* in MS2 and *P. perniciosum* in MS3) suggests that each had particular specific local conditions that determined the final composition. *Desmanthus balsensis*, for example, is endemic to the Balsas Guerrero portion and relatively common on slopes with calcareous soils (Contreras et al., 1986). *Lysiloma tergemina* is particularly abundant in areas dominated by shales and sandstones with Kastanozems type soils, while *P. perniciosum* develops in areas of igneous rocks and soil type Feozem (Boyás, 1992). These edaphic conditions are present along the Balsas basin and correspond to each of the 3 study sites (Peralta, 1995).

Microclimatic variation also influences the variability of species composition in mature stages of succession primarily. Murphy and Lugo (1986) analyzed 18 tropical dry forests of different regions of the planet and found a high beta diversity among study sites attributed to climatic factors. Soil and microclimatic changes probably explained the differences in species composition between the mature sites shown in the multivariate analyses results.

Vegetation structure. The highest average density (ind/ha) was in the IS and lowest in the ES. The number of large sized individuals (DBH > 30 cm) increases asymptotically with forest age (Peet and Christensen, 1980; Madeira et al., 2009). In the early stages, recruitment depends on a few seedlings that manage to colonize the unfavorable conditions. As succession proceeds, a high number of young trees coexisted in the intermediate stages which are later displaced in the mature stages of succession by larger tree classes which overall reduce the plant densities.

Both, cover and FHD were also higher in IS. These results do not correspond to the general patterns observed in other wet and dry forests, since these are characterized by tall mature trees with large foliage coverage (Chapman and Chapman, 1990; Kalacska et al., 2004; Sánchez-

Gallen et al., 2010). In comparison to IS, the lower tree cover in MS may be explained by a higher stratification complexity and the presence of some shrubs and trees (i.e., *P. acapulcensis* and *E. caribaeum*) with well structured canopies.

Conclusions and implications for conservation. In addition to the floristic and structural data, studies focused on the analysis of successional processes and the effects they have on tropical dry forests, should be considered in the design of management and conservation programs (Sánchez-Azofeita et al., 2005; Wright, 2005). The description of the composition and structure of the different successional stages is the preliminary stage to understand and assess successional dynamics of the vegetation communities. In addition, the study of early and intermediate stages is particularly important because historical records show that mature stages over time will eventually disappear leaving a matrix of agricultural fields and forest patches at different stages of succession (Quesada et al., 2009).

The results of this study show that mature and intermediate forests had similar alpha diversity values as the early stages. In addition, by having several replicas, we were able to identify structural and floristic changes within and between successional stages. The seed bank, potential propagules from adjoining areas and dispersal agents may all explain the species turnover throughout the chronosequence described in this study and our approach allowed us to show that beta diversity is particularly relevant in mature forests. Because of this, conservation efforts and management plans should not be directed to only single mature forests stands, but should include areas exposed to different microclimate and soil conditions, as well as sites represented by earlier seral stages in order to ensure the conservation of biodiversity at a regional level.

Acknowledgements

R. C. Almazán-Núñez would like to thank R. Bahena, M. T. Cruz and numerous undergraduate students from the Universidad Autónoma de Guerrero for their help in the field. N. Diego, R. M. Fonseca and the staff of the Laboratorio de Plantas Vasculares de la Facultad de Ciencias, UNAM that determined the botanical specimens collected. The authors thank two anonymous reviewers for their comments on an earlier version of the manuscript. Financial support was provided by DGAPA-PAPIIT No. IN217511, IN210908 and CONABIO HQ00 projects. R. C. Almazán-Núñez was supported by a Ph.D. CONACYT (165552; Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología) grant and the Universidad Autónoma Metropolitana.

Literature cited

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera and H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8:328-338.
- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Burquez and C. Lindquist. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Aravena, J. C., M. R. Carmona, C. A. Pérez and J. J. Armesto. 2002. Changes in tree species richness, stand structure and soil properties in a successional chronosequence in northern Chiloé Island, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:339-360.
- Balvanera, P. and E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:479-491.
- Bongers, F., L. Poorter, W. D. Hawthorne and D. Sheil. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters* 12:1-8.
- Boyás, J. 1992. Determinación de la productividad, composición y estructura de las comunidades arbóreas del Estado de Morelos en base a unidades ecológicas. Ph. D. thesis, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 285 p.
- Brower, J. E., J. H. Zar and C. N. von Ende. 1998. Field and laboratory methods for general ecology. Fourth ed. WCB-McGraw-Hill, Boston. 273 p.
- Carreto, B. E and A. Almazán. 2004. Vegetación en la laguna de Tuxpan y alrededores. In *Estudios florísticos en Guerrero*, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-30.
- Cecon, E., P. Huante and E. Rincón. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. In *Tropical forest community ecology*, W. Carson and S. A. Schnitzer (eds.). Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, p. 384-408.
- Collins, S. L. and S. M. Glenn. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between-patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 21:103-110.
- Collins, S. L., S. M. Glenn and D. J. Gibson. 1995. Experimental analysis of intermediate disturbance and initial floristic composition: decoupling cause and effect. *Ecology* 76:486-492.
- Colwell, R. K. 2006. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- Colwell, R. K. and J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345:101-118.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Connell, J. H and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111:1119-1144.
- Contreras, J. L. 1986. *Desmanthus balsensis* (Leguminosae: Mimosoideae). Una especie nueva de la depresión del río Balsas en Guerrero, México. *Phytologia* 60:89-92.
- Chapman, C. A. and L. J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: Comparisons between successional forest types. *Bulletin of the Torrey Botanical Society* 117:226-231.
- Davies, J. S. and H. Semui. 2006. Competitive dominance in a secondary successional rain-forest community in Borneo. *Journal of Tropical Ecology* 22:53-64.
- DeClerck, F. A. J., R. Chazdon, K. D. Holl, J. C. Milder, B. Finegan, A. Martínez-Salinas, P. Imbach, L. Canet and Z. Ramos. 2010. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: Past, present and future. *Biological Conservation* 143:2301-2313.
- De-Nova, A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte and S. Magallón. 2012. Evolutionary diversification in species-rich mesoamerican seasonally dry tropical forests: *Bursera* (Burseraceae, Sapindales) as a case study. *New Phytologist* 193:276-287.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4:412-417.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: The first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11:119-124.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave and E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In *Seasonally dry tropical forests*, S. H. Bullock, H. A. Mooney and E. Medina. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 146-194.
- Gillespie, T. W., A. Grijalva and C. N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147:37-47.
- Grime, J. P. 1973. Control of species density in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management* 1:151-167.
- Griscom, H. P. and M. S. Ashton. 2011. Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management* 161:1564-1579.
- Janzen, D. H. 1988a. Management of habitat fragments in

- a tropical dry forest: Growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:105-116.
- Janzen, D. H. 1988b. Tropical dry forests: the most endangered major ecosystem. In *Biodiversity*, E. O. Wilson (ed.). National Academic Press. Washington. p. 130-137.
- Jha, C. S. and S. J. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forest in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard and D. H. Janzen. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200:227-247.
- Kalacska, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, B. Rivard and M. Quesada. 2005. Effects of season and successional stage on leaf area index and spectral vegetation indices in three Mesoamerican tropical dry forest. *Biotropica* 37:486-496.
- Kayes, L. J., P. D. Anderson and K. J. Puettmann. 2010. Vegetation succession among and within structural layers following wildfire in managed forests. *Journal of Vegetation Science* 21:233-247.
- Kennard, D. K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18:53-66.
- Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani and N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14:803-827.
- Kovach, W. L. 2009. MVSP: a multivariate statistical package for Windows. Version 3.13r. Kovach Computing Services, Pentraeth, Wales. 133 p.
- Legendre, P. and E. Gallagher. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129:271-280.
- Leirana, J. L., S. Hernández-Betancourt, L. Salinas-Peba and L. Guerrero-González. 2009. Cambios en la estructura y composición de la vegetación relacionados con los años de abandono de tierras agropecuarias en la selva baja caducifolia espinosa de la reserva de Dzilam, Yucatán. *Polibotánica* 27:53-70.
- Lott, E. J. and T. H. Atkinson. 2002. Diversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In *Historia Natural de Chamela*, F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete and M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 83-97.
- Madeira, B. G., M. M. Espírito-Santo, S. D. Neto, Y. R. F. Nunes, G. A. Sánchez-Azofeifa, G. Wilson and M. Quesada. 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology* 201:291-304.
- McCabe, D. J. and N. J. Gotelli. 2000. Effects of disturbance frequency, intensity, and area on assemblages of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 124:270-279.
- Meza, L. and J. L. López. 1997. Vegetación y mesoclima de Guerrero. In *Estudios florísticos en Guerrero*, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-53.
- Montaña, C. and E. Ezcurra. 1980. Simple instrument for quick measurement of crown projections. *Journal of Forestry* 78:699.
- Muller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York. 547 p.
- Murphy, P. G. and A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.
- Onaindia, M., I. Dominguez, I. Albizu, C. Garbisu and I. Amezcaga. 2004. Vegetation diversity and vertical structure as indicators of forest disturbance. *Forest Ecology and Management* 195:341-354.
- Orlói, L. 1978. *Multivariate analysis in vegetation research*. Second Ed. Junk, The Hague. 541 p.
- Peet, R. K. and N. L. Christensen. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43:131-140.
- Peralta, S. 1995. Cañón del Zopilote (área Papalotepec). In *Estudios florísticos en Guerrero*, N. Diego-Pérez and R. M. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 1-37.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving and D. Pérez-Aviles. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258:959-970.
- Prach, K. and L. R. Walker. 2011. Four opportunities for studies of ecological succession. *Trends in Ecology and Evolution* 26:119-123.
- Quesada, M. and K. E. Stoner. 2004. Threats to the conservation of the tropical dry forest in Costa Rica. In *Biodiversity conservation in Costa Rica: learning the lessons in a seasonal dry forest*, G. W. Frankie, A. Mata and S. B. Vinson (eds.). University of California Press, Berkeley. p. 266-280.
- Quesada, M., G. A. Sánchez-Azofeifa, M. Álvarez-Añorve, K. E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, B. Lawrence, L. P. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago and G. Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Pickett, S. T. A. and M. J. McDonnell. 1989. Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4:241-245.

- Roxburgh, S. H., K. Shea and J. Bastow. 2004. The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85:359-371.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J., R. Medina and G. Calderón. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 70:85-111.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416.
- Sánchez, O. and G. López. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomológica Mexicana* 75:119-145.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., M. Kalacska, M. Quesada, J. C. Calvo-Alvarado, J. M. Nassar and J. P. Rodríguez. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19:285-286.
- Sánchez-Gallen, I., F. J. Álvarez-Sánchez and J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111-2118.
- Sapkota I. P., M. Tigabu and P. C. Oden. 2010. Changes in tree species diversity and dominance accross a disturbance gradient in Nepalese Sal (*Shorea robusta* Gaertn. f.) forests. *Journal of Forestry Research* 21:25-32
- SPSS. 2008. SPSS for Windows. Release 17.0. Statistical Package for Social Sciences Inc, Chicago. 616 p.
- Stevens, P. F. 2001. Angiosperm phylogeny website. Version 9, June 2008. <http://mobot.org/MOBOT/research/APweb/>; last access: 25.V.2010.
- Stoner, K. E. and G. A. Sánchez-Azofeifa. 2009. Ecology and regeneration of tropical dry forests in the Americas: Implications for management. *Forest Ecology and Management* 258:903-906.
- Tansley, A. G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16:284-307.
- Ter Braak, C. J. J. and P. Smilauer. 2002. CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). Ithaca. 500 p.
- Trejo, I. and R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Uhl, C., R. Buschbacher and E. A. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 73:663-681.
- van Breugel, M., M. Martinez-Ramos and F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22:663-674.
- Vázquez-Yanes, C. and A. Orozco-Segovia. 1993. Patterns of seed longevity and seed germination in the tropical rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24:69-87.
- Vieira, D. L. M. and A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14:11-20.
- Walker, L. R. and E. S. Chapin. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50:131-135.
- Walker, L. R., D. J. Zarin, N. Fetcher, R. W. Myster and A. H. Johnson. 1996. Ecosystem development and plant succession on landslides in the Caribbean. *Biotropica* 28:566-576.
- Walker, L. R., J. Walker and R. J. Hobbs. 2007. *Linking restoration and ecological succession*. Springer Science, New York. 190 p.
- Walker, L. R., D. A. Wardle, R. D. Bardgett and B. C. Clarkson. 2010. The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology* 98:725-736.
- Wright, S. J. 2005. Tropical forest in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution* 20:553-560.
- W3Tropicos. 2010. Missouri Botanical Garden's VAST nomenclatural database and associated authority files. <http://tropicos.org>; last access: 5.V.2010.

Appendix 1. Relative importance value (RIV) of the top ten plant species in each site 3 successional stages in a dry forest in Guerrero, Mexico. RD (relative density), RF (relative frequency), RC (relative cover).

| <i>Species</i> | <i>RD</i> | <i>RF</i> | <i>RC</i> | <i>RIV (%)</i> | <i>Species</i> | <i>RD</i> | <i>RF</i> | <i>RC</i> | <i>RIV (%)</i> |
|---------------------------|-----------|-----------|-----------|----------------|--------------------------|-----------|-----------|-----------|----------------|
| ES1 | | | | | ES3 | | | | |
| <i>Gliricidia sepium</i> | 0.27 | 0.08 | 0.27 | 21.10 | <i>Gliricidia sepium</i> | 0.24 | 0.07 | 0.24 | 18.58 |
| <i>Cordia</i> sp. | 0.07 | 0.07 | 0.11 | 8.64 | <i>Cordia</i> sp. | 0.08 | 0.06 | 0.15 | 9.90 |
| <i>Havardia acatensis</i> | 0.08 | 0.07 | 0.09 | 8.05 | <i>Cissus</i> sp. | 0.12 | 0.06 | 0.11 | 9.83 |
| <i>Cissus</i> sp. | 0.09 | 0.08 | 0.06 | 8.04 | <i>Senna wislizeni</i> | 0.06 | 0.05 | 0.06 | 6.14 |
| <i>Ipomoea pauciflora</i> | 0.04 | 0.07 | 0.08 | 6.72 | <i>Bursera longipes</i> | 0.03 | 0.06 | 0.03 | 4.21 |

Appendix 1. Continues.

| <i>Species</i> | <i>RD</i> | <i>RF</i> | <i>RC</i> | <i>RIV</i> (%) | <i>Species</i> | <i>RD</i> | <i>RF</i> | <i>RC</i> | <i>RIV</i> (%) |
|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------------------|----------------------------------|-----------|-----------|-----------|-------------------|
| <i>Mimosa goldmanii</i> | 0.08 | 0.07 | 0.04 | 6.52 | <i>Acacia cochliacantha</i> | 0.04 | 0.05 | 0.03 | 4.04 |
| <i>Senna wislizeni</i> | 0.08 | 0.05 | 0.03 | 5.62 | <i>Opuntia</i> sp. | 0.05 | 0.04 | 0.01 | 3.75 |
| <i>Ceiba parvifolia</i> | 0.02 | 0.04 | 0.09 | 5.19 | <i>Ruprechtia fusca</i> | 0.03 | 0.03 | 0.03 | 3.52 |
| <i>Acacia cochliacantha</i> | 0.03 | 0.05 | 0.04 | 4.30 | <i>Ceiba parvifolia</i> | 0.01 | 0.04 | 0.03 | 3.22 |
| <i>Alvaradoa amorphoides</i> | 0.02 | 0.05 | 0.02 | 3.58 | <i>Mimosa goldmanii</i> | 0.03 | 0.03 | 0.02 | 2.99 |
| ES2 | | | | | IS1 | | | | |
| <i>Cordia</i> sp. | 0.15 | 0.07 | 0.26 | 16.33 | <i>Lysiloma tergemina</i> | 0.16 | 0.07 | 0.10 | 11.10 |
| <i>Cissus</i> sp. | 0.12 | 0.07 | 0.11 | 10.31 | <i>Bursera longipes</i> | 0.08 | 0.05 | 0.11 | 8.44 |
| <i>Gliricidia sepium</i> | 0.10 | 0.05 | 0.10 | 8.84 | <i>Pterocarpus acapulcensis</i> | 0.06 | 0.05 | 0.11 | 7.98 |
| <i>Havardia acatlensis</i> | 0.05 | 0.04 | 0.06 | 5.49 | <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.05 | 0.05 | 0.08 | 6.50 |
| <i>Mimosa goldmanii</i> | 0.07 | 0.03 | 0.04 | 5.03 | <i>Bursera aptera</i> | 0.03 | 0.02 | 0.06 | 4.29 |
| <i>Ipomoea pauciflora</i> | 0.03 | 0.04 | 0.05 | 4.46 | <i>Euphorbia schlechtendalii</i> | 0.04 | 0.05 | 0.03 | 4.21 |
| <i>Opuntia</i> sp. | 0.06 | 0.06 | 0.01 | 4.43 | <i>Mimosa polyantha</i> | 0.04 | 0.05 | 0.02 | 3.98 |
| <i>Mimosa polyantha</i> | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 3.92 | <i>Cissus</i> sp. | 0.05 | 0.04 | 0.02 | 3.84 |
| <i>Senna wislizeni</i> | 0.04 | 0.03 | 0.03 | 3.76 | <i>Bursera morelensis</i> | 0.02 | 0.04 | 0.03 | 3.67 |
| <i>Alvaradoa amorphoides</i> | 0.04 | 0.04 | 0.02 | 3.50 | <i>Cordia</i> sp. | 0.02 | 0.03 | 0.04 | 3.61 |
| IS2 | | | | | MS1 | | | | |
| <i>Pterocarpus acapulcensis</i> | 0.09 | 0.05 | 0.13 | 9.44 | <i>Desmanthus balsensis</i> | 0.13 | 0.05 | 0.12 | 10.17 |
| <i>Bursera longipes</i> | 0.06 | 0.04 | 0.09 | 6.63 | <i>Mimosa polyantha</i> | 0.12 | 0.05 | 0.07 | 8.16 |
| <i>Cordia</i> sp. | 0.07 | 0.03 | 0.08 | 6.31 | <i>Bursera longipes</i> | 0.06 | 0.05 | 0.07 | 6.80 |
| <i>Lysiloma tergemina</i> | 0.07 | 0.04 | 0.06 | 6.29 | <i>Bursera aptera</i> | 0.07 | 0.04 | 0.06 | 6.01 |
| <i>Bursera morelensis</i> | 0.04 | 0.04 | 0.07 | 5.72 | <i>Mimosa goldmanii</i> | 0.06 | 0.03 | 0.04 | 4.63 |
| <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.04 | 0.04 | 0.05 | 4.93 | <i>Cordia</i> sp. | 0.04 | 0.04 | 0.05 | 4.57 |
| <i>Acacia cochliacantha</i> | 0.07 | 0.03 | 0.01 | 4.20 | <i>Bursera morelensis</i> | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 4.09 |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> | 0.04 | 0.03 | 0.04 | 4.17 | <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 3.77 |
| <i>Bursera aptera</i> | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 4.10 | <i>Bursera submoniliformis</i> | 0.03 | 0.03 | 0.04 | 3.58 |
| <i>Ziziphus mexicana</i> | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 3.99 | <i>Bursera fagaroides</i> | 0.02 | 0.03 | 0.03 | 3.27 |
| IS3 | | | | | MS2 | | | | |
| <i>Bursera longipes</i> | 0.11 | 0.06 | 0.11 | 9.52 | <i>Bursera longipes</i> | 0.09 | 0.06 | 0.12 | 9.40 |
| <i>Exostema caribaeum</i> | 0.11 | 0.06 | 0.10 | 9.24 | <i>Lysiloma tergemina</i> | 0.12 | 0.05 | 0.09 | 9.10 |
| <i>Pterocarpus acapulcensis</i> | 0.09 | 0.05 | 0.09 | 7.97 | <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.06 | 0.05 | 0.12 | 8.30 |
| <i>Bursera morelensis</i> | 0.07 | 0.06 | 0.08 | 7.21 | <i>Exostema caribaeum</i> | 0.06 | 0.04 | 0.08 | 6.41 |
| <i>Lysiloma tergemina</i> | 0.07 | 0.05 | 0.05 | 5.99 | <i>Pterocarpus acapulcensis</i> | 0.05 | 0.04 | 0.06 | 5.33 |
| <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.04 | 0.05 | 0.07 | 5.83 | <i>Bursera aptera</i> | 0.05 | 0.04 | 0.05 | 4.97 |
| <i>Bursera submoniliformis</i> | 0.04 | 0.04 | 0.08 | 5.78 | <i>Euphorbia schlechtendalii</i> | 0.05 | 0.04 | 0.04 | 4.81 |
| <i>Tecoma stans</i> | 0.06 | 0.04 | 0.02 | 4.66 | <i>Ceiba parvifolia</i> | 0.04 | 0.04 | 0.05 | 4.38 |
| <i>Bursera aptera</i> | 0.04 | 0.04 | 0.03 | 4.32 | <i>Tecoma stans</i> | 0.06 | 0.03 | 0.02 | 4.30 |
| <i>Neobuxbaumia mezcalaensis</i> | 0.01 | 0.03 | 0.07 | 3.94 | <i>Bursera morelensis</i> | 0.03 | 0.05 | 0.04 | 4.29 |
| MS3 | | | | | | | | | |
| <i>Pseudosmodium perniciosum</i> | 0.11 | 0.04 | 0.15 | 10.56 | | | | | |
| <i>Acacia cochliacantha</i> | 0.11 | 0.05 | 0.07 | 8.16 | | | | | |
| <i>Euphorbia schlechtendalii</i> | 0.11 | 0.06 | 0.05 | 7.87 | | | | | |
| <i>Bursera morelensis</i> | 0.04 | 0.05 | 0.10 | 6.57 | | | | | |
| <i>Lysiloma tergemina</i> | 0.08 | 0.05 | 0.05 | 6.47 | | | | | |
| <i>Eysenhardtia polystachya</i> | 0.07 | 0.05 | 0.05 | 5.95 | | | | | |
| <i>Bursera submoniliformis</i> | 0.02 | 0.03 | 0.08 | 5.00 | | | | | |
| <i>Bursera aptera</i> | 0.03 | 0.04 | 0.04 | 4.13 | | | | | |
| <i>Bursera longipes</i> | 0.03 | 0.04 | 0.03 | 3.95 | | | | | |
| <i>Bursera vejarvazquezii</i> | 0.02 | 0.05 | 0.02 | 3.63 | | | | | |



Clasificación de los bosques mesófilos de montaña de México: afinidades de la flora

Classification of the Mexican cloud forests: floristic affinities

Carlos Alberto Ruiz-Jiménez^{1,3✉}, Oswaldo Téllez-Valdés² e Isolda Luna-Vega¹

¹Laboratorio de Biogeografía y Sistemática, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México

²Laboratorio de Recursos Naturales, Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 314, Av. De los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México.

³Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.

✉ ruiz.jimenez.carlos@gmail.com

Resumen. Se realizó un análisis de clasificación numérica para comparar las semejanzas florístico-geográficas-bioclimáticas de los bosques mesófilos de montaña (BMM) de México. Con base en publicaciones de carácter florístico, de vegetación y sinecológico se obtuvo una base de datos de la flora vascular del BMM que contiene 6 453 especies, 1 426 géneros y 213 familias. La matriz de presencia-ausencia consta de 2 856 especies (180 familias, 897 géneros) distribuidas en 83 localidades; la clasificación se realizó mediante un análisis de conglomerados, utilizando índices de similitud; se agrupó con el método UPGMA y se construyeron dendrogramas. Con BIOCLIM se obtuvo el perfil bioclimático de cada grupo y con el promedio de las variables se generó una matriz que se clasificó como la anterior. La importancia de las variables bioclimáticas fue evaluada mediante un análisis de ordenación por componentes principales. Los grupos florísticamente similares se ajustan a las provincias florísticas de México y los perfiles bioclimáticos respaldan dichas agrupaciones. Por sus características bioclimáticas, los BMM se agrupan en 3 conjuntos de localidades. Se sustenta que las localidades geográficamente más cercanas presentan mayor similitud florística. Conforme se genera más información sobre el BMM de México se refuerzan las hipótesis de relación entre las provincias florísticas.

Palabras clave: análisis multivariado, análisis de ordenación, bioclim, dendrograma, índice de similitud, provincias florísticas.

Abstract. A numerical classification analysis was made to compare the floristic-geographic-bioclimatic resemblance among Mexico's cloud forest (MCF). A MCF vascular flora database was made based on floristics, vegetation and sinecological published work; which contains 6 453 species, 1 426 genera and 213 families. The presence-absence matrix consists of 2 856 species (180 families and 897 genera) scattered through 83 localities; this was rated by means of a conglomerate analysis using the similarity indexes this was put together using the UPGMA method; dendrograms were also made. The bioclimatic profile of each group was obtained using BIOCLIM, the variable average was used to generate a matrix which was rated like the previous one. Based on the order analysis the importance of bioclimatic variables was evaluated through its main component. The floristical similar groups match Mexico's floristic provinces and bioclimatic profiles which back up such groupings. Based on their bioclimatic features the MCF are rated on three groups of localities. It has been noticed that the closer localities are geographically they exhibit greater floristic similarities. Based on the research of the MCF relationships among floristic provinces we reach stronger hypothesis.

Key words: multivariate analysis, ordination analysis, bioclim, dendrogram, similarity index, floristic provinces.

Introducción

En México, el bosque mesófilo de montaña (BMM) es el tipo de vegetación con mayor riqueza florística por unidad de área. Se estima que es hábitat de más de 6 790 especies de plantas vasculares y cerca del 34.8% son

endémicas (Villaseñor, 2010). Se calcula que el área que cubre el BMM no sobrepasa el 1% del territorio nacional (Rzedowski, 1978, 1991; Palacio-Prieto et al., 2000). Su distribución fragmentaria se limita a zonas montañosas con topografía de pendientes pronunciadas, en particular cañadas y zonas protegidas de radiación solar y vientos fuertes (Rzedowski, 1978). Las zonas donde se distribuye presentan variaciones altitudinales, edáficas y climáticas,

Recibido: 11 enero 2012; aceptado: 03 mayo 2012

que interactúan a su vez con características locales, como la orientación, la pendiente, la altitud, la latitud, la nubosidad, y la humedad del aire y del suelo; tales factores actúan sobre la vegetación provocando variabilidad florística, fisonómica y estructural, de tal modo que la información obtenida de esta comunidad es difícil de interpretar y de someter a generalizaciones (Rzedowski, 1978, 1991; Ruiz-Jiménez et al., 2000).

La composición florística, estructura y fisonomía de los BMM mexicanos varía dependiendo de la región donde se encuentra y considerando que la velocidad a la que se ha deteriorado esta comunidad vegetal en los últimos años, ha sido excesiva, por lo anterior, es urgente que se realicen estudios detallados, sobre todo en áreas poco conocidas. Estas investigaciones deberán enfocarse hacia el conocimiento de la composición florística, el inventario de las asociaciones del bosque, la distribución de especies exclusivas/o diagnósticas; y en enfatizar la importancia de la dinámica, la estructura y las variables que le proporcionan sus peculiares rasgos fisonómicos.

Por lo anterior, y con la finalidad de contribuir al conocimiento del BMM, en este estudio se plantea el objetivo de analizar algunas localidades de BMM de México utilizando métodos de clasificación mediante las semejanzas florísticas y de las variables ambientales (bioclimáticas).

Materiales y métodos

Se construyó una base de datos de la flora vascular del BMM de México (Fig. 1 y Apéndice), que incluye angiospermas, gimnospermas y helechos y está compuesta por 213 familias, 1 426 géneros y 6 453 especies. Esta base fue depurada para evitar sinonimias y suprimir especies introducidas. Asimismo, se eliminaron las especies presentes en una sola localidad y los taxa no identificados hasta especie porque la información que proporcionan sobre su distribución no es precisa. Se generó, así, una matriz de presencia-ausencia compuesta por 83 localidades. La matriz final incluye 2 856 especies, pertenecientes a 180 familias y 897 géneros.

La base de datos se elaboró a partir de la información que se obtuvo de los estudios florísticos, estructurales y ecológicos de Carlson (1954), Gómez-Pompa (1966), Rzedowski (1966), Rzedowski y McVaugh (1966), Rzedowski (1969), Chiang (1970), Álvarez del Castillo (1977), Rzedowski y Palacios-Chávez (1977), Vargas (1982), Ibarra (1983), Puig et al. (1983), Reyes y Breceda (1985), Ballesteros (1986), Puig y Bracho (1987), García et al. (1988), Ishiki (1988), Luna-Vega et al. (1988), Martínez (1988), Luna-Vega et al. (1989), Machuca (1989), Puig (1989), Fragoso (1990), Madrigal (1990), Madrigal y Guridi (inédito [1990]), Briones (1991), Long y Heath

(1991), Torres (1991), Williams-Linera (1991), Croda (1992), Díaz-Barriga y Palacios-Ríos (1992), Durán (1992), Meave et al. (1992), Muñoz (1992), Santiago (1992), Zamora (1992), Zamudio et al. (1992), Campos (1993), Jiménez et al. (1993), Medina y Rodríguez (1993), Miranda y González (1993), Santiago y Jardel (1993), Tolomé (1993), Ahumada (1994), Arriaga (1994), Blanco (1994), Cuevas (1994), Luna-Vega et al. (1994), Campos-Villanueva y Villaseñor (1995), Labat (1995), López (1995), Orozco (1995),

Ruiz-Jiménez (1995), Smith (1995), Téllez-Valdez (1995), Vázquez et al. (1995), Alcántara (1996), Boyle (1996), Castillo (1996), Pérez-Calix (1996), Williams-Linera et al. (1996), Alcántara y Luna-Vega (1997), Fernández y Colmenero (1997), López (1997), Luna (1997), García et al. (1998), Mayorga et al. (1998), Ramírez-Marcial et al. (1998), Ramírez (1999), Ramírez-Marcial et al. (inédito [1999]), Vázquez-García et al. (1999), Arellanes (2000), Mascarúa (2000), Medina et al. (2000), Ruiz-Jiménez et al. (2000), Vázquez (2000), Zarco (2000), Alcántara y Luna-Vega (2001), Blanco (2001), Diego-Pérez et al. (2001), Fonseca et al. (2001), Hernández (2001), Sánchez (2001), Acosta (2002), Cartujano et al. (2002), Cuevas (2002), Sánchez-Rodríguez (2002), Cornejo-Tenorio et al. (2003), Lozada et al. (2003), Mejía (2003), Osorio (2003), Reyes (2003), Sánchez-Rodríguez et al. (2003), Valdez et al. (2003), Ávila (2004), Catalán (2004), Escutia (2004), Martínez et al. (2004), Peterson et al. (2004), Quintos et al. (2004), Reynoso (2004), Sahagún (2004), Lorea (2005), Mendoza et al. (2005), Ruiz-Jiménez et al. (2005), Vargas (2005), Ávila (2006), Montalvo (2006), Ponce-Vargas et al. (2006), Santiago (2006), Vázquez et al. (2006), Rincón (2007), Ávila et al. (2008), Gallardo et al. (2008), García-Franco et al. (2008), García-Franco y Toledo (2008), Juárez (2008), Martínez-Meléndez et al. (2008), Padilla et al. (2008), Mehlreter (2008), Williams-Linera y López-Gómez (2008), Castillo-Campos y Luna (2009), y Saavedra-Millán (2009).

Cada localidad con BMM se consideró como 1 unidad geográfica operativa (UGO; Crovello, 1981); en el caso de localidades que contaran con 2 o más estudios, las especies se agruparon formando 1 sola UGO. En total, las UGO que se consideraron fueron 83.

Mediante técnicas de análisis multivariado (análisis de conglomerados) se establecieron las semejanzas florísticas entre las 83 UGO con ayuda del programa PC-ORD versión 5 (McCune y Mefford, 2006). Para tal análisis de agrupamiento se emplearon los índices de similitud de Sorensen (Bray-Curtis) y el de Jaccard, por la solidez de ambos. El índice de Sorensen (Bray-Curtis) considera el desequilibrio entre 0 y 1 (siempre con más 0 que 1); el de Jaccard es reco-

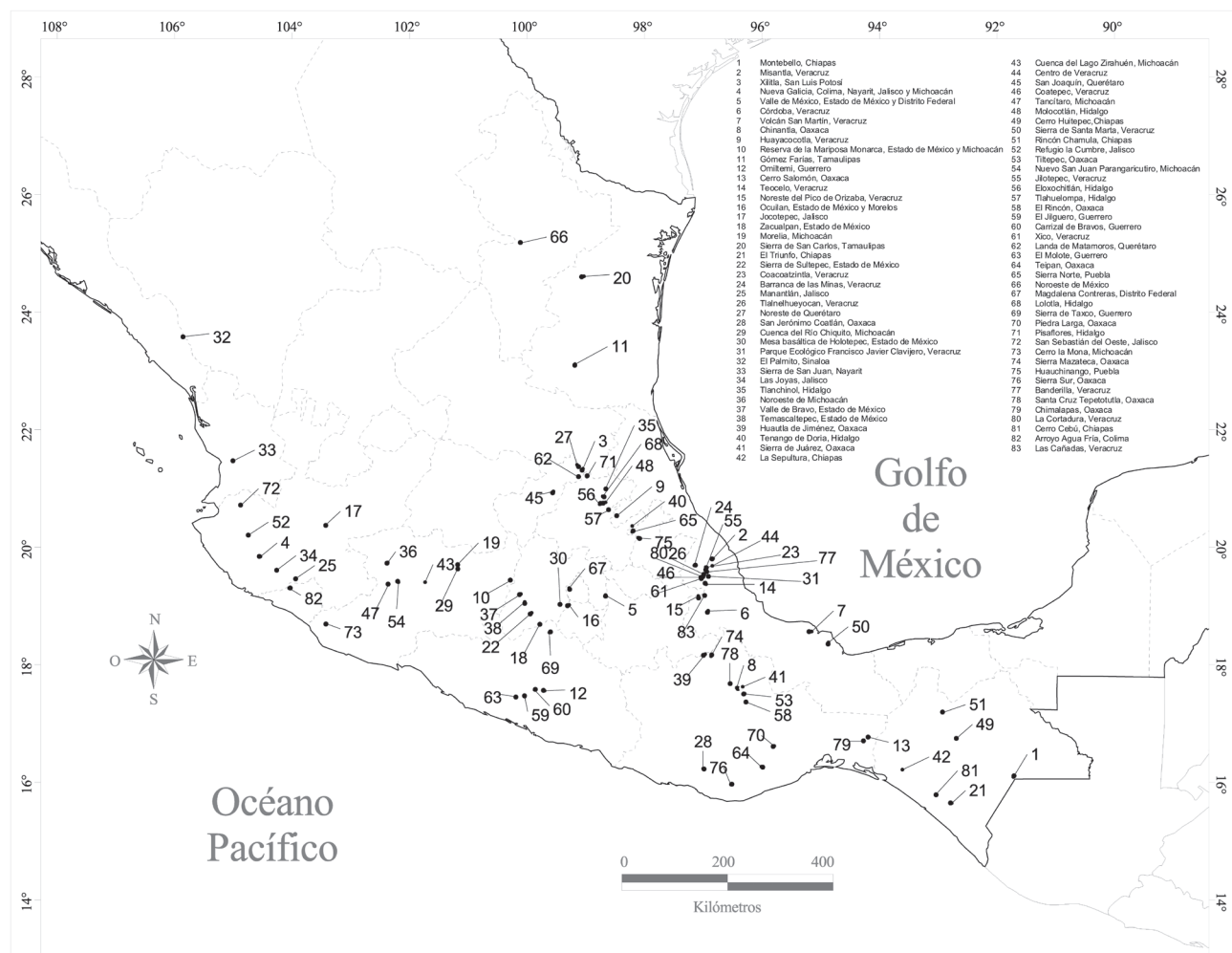


Figura 1. Ubicación geográfica de diferentes localidades del BMM en México.

mendable para analizar matrices binarias (J. L. Villaseñor, com. pers.). Los valores de semejanza obtenidos se utilizaron para construir un dendrograma mediante el método de promedio de grupo no ponderado, utilizando la media aritmética (UPGMA; McCune y Mefford, 2006). Con el programa ANUCLIM (Houlder et al., 2000) se generó el perfil bioclimático de los grupos identificados en el dendrograma, mediante el algoritmo BIOCLIM (Cuadro 2). Posteriormente, se elaboró una matriz de los grupos y se obtuvo el promedio de las variables bioclimáticas. Con el programa PC-ORD versión 5 (McCune y Mefford, 2006) se realizó una clasificación (*cluster analysis*) empleando la distancia euclidiana y como método de unión de grupo, el del promedio de grupo (UPGMA; McCune y Mefford, 2006). Los valores de semejanza obtenidos se utilizaron para construir un dendrograma. Finalmente, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) basado en la matriz de varianza/covarianza para obtener la ordenación

de los grupos y subgrupos e interpretar la importancia de las variables bioclimáticas.

Resultados

En la figura 1 se indica la ubicación geográfica de las 83 UGO de BMM consideradas en el estudio. El análisis de agrupamiento permitió identificar 13 grupos y subgrupos en los dendrogramas (Fig. 2). Los 13 grupos (A-M) se delimitaron considerando un valor de corte mínimo de 44.3% de la información remanente. Estos grupos corresponden, de manera general, a las provincias florísticas de México (*sensu* Rzedowski, 1978; Rzedowski y Trujillo, 1990) y a las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1998) (Cuadro 1).

El dendrograma generado con los índices de similitud muestra una topología general similar, las principales diferencias se presentan en la estructura interna de asociación

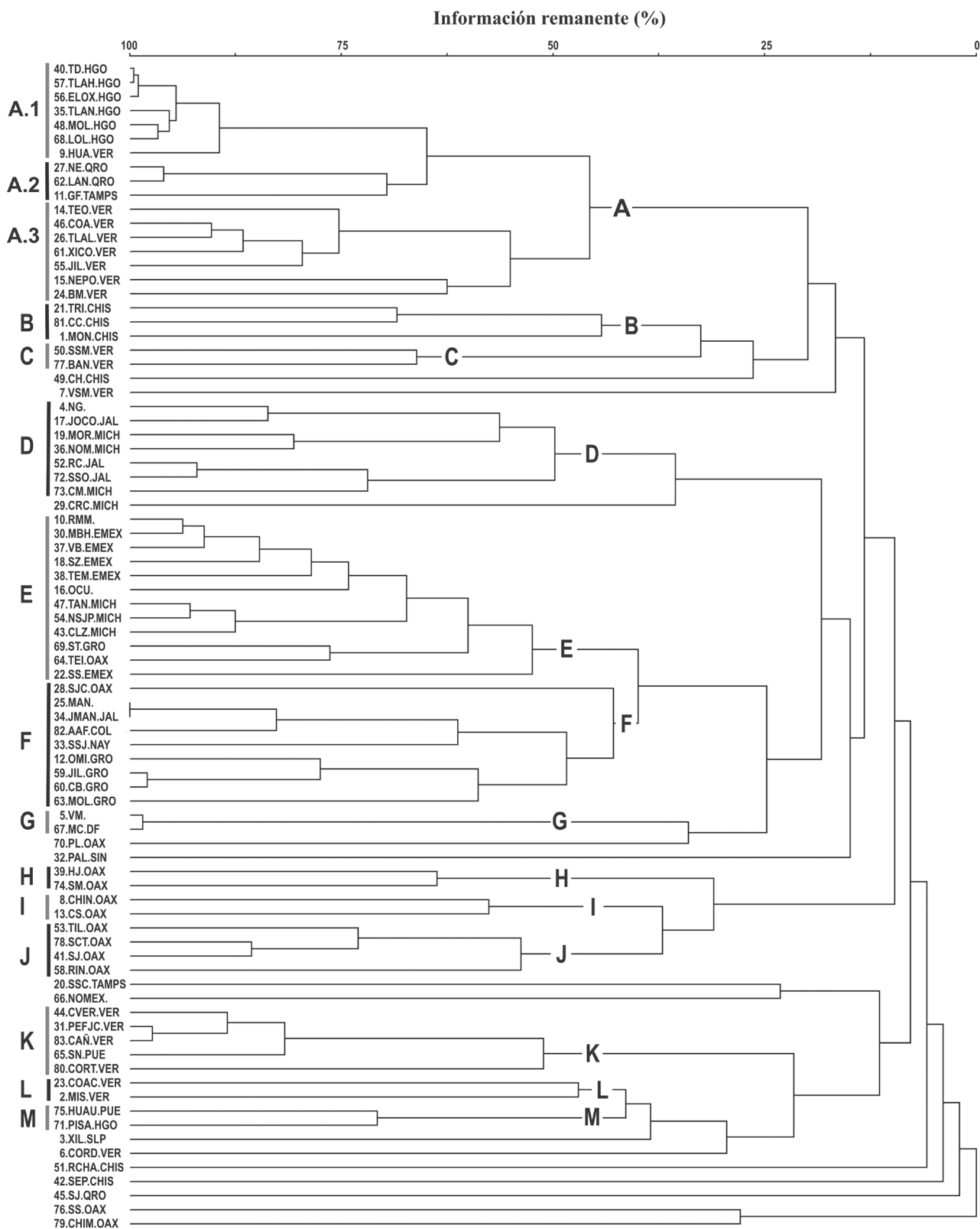


Figura 2. Dendrograma de la similitud florística de las 83 UGO de BMM mediante el índice de similitud de Sorensen (Bray-Curtis).

del grupo D y en que el dendrograma creado con el índice de Sorensen (Bray-Curtis; Fig. 2) presenta mayores porcentajes de similitud entre los grupos, que el obtenido con el índice de Jaccard.

El grupo A incluye los BMM de 2 provincias florísticas *sensu* Rzedowski (1978) y Rzedowski y Reyna-Trujillo (1990): la Sierra Madre Oriental (en lo sucesivo SMO) y las Serranías Meridionales (SM) del centro de Veracruz. El grupo se subdividió en 3 subgrupos. El A1 (Fig. 3a), al centro de la SMO, incluye 6 BMM de Hidalgo y el de Huayacocotla, Veracruz (con 90% de similitud florística); el A2 (Fig. 3a), al norte de la SMO, incluye los BMM de Querétaro y el de Gómez Farías, Tamaulipas (70% de similitud) y el subgrupo A3 (Fig. 3a), al sur de la SMO, que incluye 7 BMM del centro de Veracruz (55% de similitud) (Fig. 2).

Para cada grupo se seleccionaron las especies arbóreas representativas (Apéndice) con base en el índice de frecuencia (Braun-Blanquet, 1932); se consideraron exclusivamente las presentes en más del 60% de las UGO del grupo (clase IV, 61 a 80%; clase V, 81 a 100%).

El grupo A posee una alta diversidad florística en la sinusia arbórea, las especies representativas del grupo son: *Carpinus caroliniana*, *Liquidambar styraciflua*, *Sambucus nigra* var. *canadensis* y *Xylosma flexuosa*. Las especies diagnósticas del estrato arbóreo del subgrupo A1 se presentan en el Apéndice; de ellas, las inscritas en alguna categoría de riesgo para su conservación son: *C. caroliniana* y *Magnolia schiedeana* (amenazadas – A) y *Acer negundo* var. *mexicanum*, *Cyathea fulva*, *Ostrya virginiana* y *Podocarpus matudae* (sujetas a protección especial – Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 17.1°C, precipitación anual de 2 385 mm, en un intervalo altitudinal de 730 a 2 500 m snm. (Cuadro 3).

En el subgrupo A2, dentro del estrato arbóreo representativo (Apéndice) se presentan las siguientes especies en categorías de riesgo: *C. caroliniana* y *M. schiedeana* (A), *Litsea glaucescens* y *M. dealbata* (en peligro de extinción – P), *Alsophila firma*, *O. virginiana* y *Taxus globosa* (sujetas a protección especial – Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 20.7°C, precipitación anual de 1 048 mm, en un intervalo altitudinal de 600 a 2 650 m snm (Cuadro 3).

El subgrupo A3 presenta un estrato arbóreo variado (Apéndice), en él se encuentran las siguientes especies en alguna categoría de riesgo: *C. caroliniana* (A) y *L. glaucescens* (P). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 16.2°C, precipitación anual de 1 541 mm, en un intervalo altitudinal de 895 a 2 690 m snm (Cuadro 3).

El grupo B (Fig. 3b) está integrado por 3 bosques ubicados en el Soconusco y las Serranías Transísmicas

de Chiapas (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990), con 45% de similitud florística. Las especies representativas del estrato arbóreo (Apéndice) incluidas en alguna categoría de riesgo son: *C. fulva* y *P. matudae* (Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 17.9°C, precipitación anual de 1 861 mm, en un intervalo altitudinal de 1 000 a 2 980 m snm (Cuadro 3).

El grupo C (Fig. 3b) conjunta los BMM ubicados en Golfo de México, Sierra de Santa Martha y una localidad de la SMO, Banderilla, Veracruz (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990; Fig. 1), con 66% de similitud florística. Los árboles dominantes son: *C. caroliniana* (A), *A. firma*, *Cyathea bicrenata* y *Cyathea divergens* var. *tuerckheimii* (Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 20.3°C, precipitación anual de 2 405 mm, en un intervalo altitudinal de 1 040 a 1 610 m snm (Cuadro 3).

El grupo D (Fig. 3d) incluye los bosques de Serranías Meridionales de Jalisco y Michoacán (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990), con 50% de similitud florística. Los árboles más notables son *C. caroliniana* (A) y *Tilia americana* var. *mexicana* (P). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 18.9°C, precipitación anual de 1 102 mm, en un intervalo altitudinal que va de los 780 a 2 625 m snm (Cuadro 3).

El grupo E (Fig. 3c) integra los bosques de Serranías Meridionales en los estados de México, Guerrero, Michoacán, Morelos (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990) y una localidad de la Sierra Madre del Sur de Oaxaca (Fig. 2), con 53% de similitud florística. La especie arbórea predominante es *C. caroliniana* (A). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 13.6°C, precipitación anual de 999 mm, en un intervalo altitudinal que va de 1 000 a 2 950 m snm (Cuadro 3).

El grupo F (Fig. 3d) conjunta los bosques de Serranías Meridionales de Guerrero, Colima, Jalisco, Oaxaca y Nayarit (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990), con 43% de similitud florística. Los árboles representativos son *C. caroliniana* (A), *O. virginiana* (Pr), *Saurauia serrata* (Pr) y *Zinowiewia concinna* (P). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 22.3°C, precipitación anual de 1 318 mm, en un intervalo altitudinal de 775 a 2 900 m snm (Cuadro 3).

El grupo G (Fig. 3a) integra 2 bosques ubicados en Serranías Meridionales dentro de los límites del Valle de México (Iztacihuatl y Magdalena Contreras), con 99% de similitud florística. El árbol representativo del grupo, que está incluido en la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010), es *A. negundo* var. *mexicanum* (Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura

Cuadro 3. Perfiles bioclimáticos de los grupos de árboles encontrados en este estudio. El número de la izquierda corresponde al parámetro enunciado en el Cuadro 1. Se ofrecen valores máximos y mínimos; entre paréntesis el promedio y la desviación estándar

| | A1 | A2 | A3 | B |
|----|-------------------------|------------------------|------------------------|-------------------------|
| 1 | 13.5-21.8 (17.1±1.93) | 15.1-23.4 (20.70±1.12) | 10.9-20.6 (16.20±2.22) | 10.9-21.9 (17.90±1.9) |
| 2 | 9.6-13 (11.5±0.79) | 10.3-16.3 (14.10±0.74) | 8.7-12.6 (10.70±0.77) | 8.4-15 (11.80±1.66) |
| 3 | 0.55-0.63 (0.59±0.02) | 0.55-0.62 (0.59±0.01) | 0.57-0.68 (0.62±0.03) | 0.61-0.76 (0.70±0.05) |
| 4 | 0.57-1.11 (0.76±0.09) | 0.79-1.23 (1.06±0.1) | 0.49-0.84 (0.65±0.06) | 0.27-0.55 (0.38±0.06) |
| 5 | 22.8-32.6 (26.8±2.08) | 25-35.4 (32.10±1.28) | 19.6-29.3 (24.70±2.14) | 20-30.7 (26±1.81) |
| 6 | 4.6-10 (7.2±1.43) | 5.1-10.6 (8.10±1.24) | 2.1-11.3 (7.50±2.19) | -0.3-12.6 (9.30±2.55) |
| 7 | 17.4-22.6 (19.6±1.1) | 18.7-26.4 (23.90±0.96) | 15.3-18.9 (17.30±0.71) | 13.8-20.3 (16.80±1.44) |
| 8 | 14-24.3 (18.4±2.25) | 16.1-25.8 (23.10±1.12) | 11.5-22.2 (17.30±2.49) | 11.8-22.6 (18.50±1.86) |
| 9 | 11.8-17.6 (14.7±1.42) | 12-20.8 (17±1.68) | 9.4-17.7 (14.20±1.81) | 9.6-20.2 (16.90±1.92) |
| 10 | 15.6-25.2 (19.5±2.07) | 17.8-27.1 (23.90±1.22) | 12.6-23 (18.20±2.35) | 11.8-23.7 (19.10±2.06) |
| 11 | 11.2-17.1 (14±1.53) | 12-18.5 (16.20±1.12) | 9-17.3 (13.50±1.95) | 9.6-19.7 (16.30±1.75) |
| 12 | 940-2385 (1569.4±317.1) | 570-1589 (1048±188) | 821-2110 (1541±205.61) | 1089-2697 (1861±376.41) |
| 13 | 48-143 (87.8±19.0) | 30-104 (57±12.4) | 43-102 (74±8.83) | 53-117 (86±14.89) |
| 14 | 0-12 (1.8±4.14) | (0) | 0-16 (5±5.52) | (0) |
| 15 | 68-85 (80.1±1.86) | 76-97 (84±2.93) | 62-80 (69±3.12) | 66-96 (83±8.4) |
| 16 | 469-1201 (798.2±159.72) | 286-819 (543±83.93) | 404-1060 (715±96.76) | 521-1340 (922±195.69) |
| 17 | 48-175 (109.0±28.7) | 27-117 (64±13.52) | 70-225 (148±21.8) | 0-188 (65±51.66) |
| 18 | 240-689 (426.3±102.09) | 193-537 (401±50.05) | 225-650 (440±78.52) | 433-683 (549±41.85) |
| 19 | 52-196 (123.4±33.43) | 31-136 (70±17.37) | 72-246 (159±23.8) | 17-367 (99±99.18) |
| | C | D | E | F |
| 1 | 17.1-22 (20.30±1.18) | 14.5-23.9 (18.90±2.91) | 13-14.5 (13.6±0.48) | 14.6-26.9 (22.30±1.72) |
| 2 | 7.7-9.9 (8±0.61) | 11.8-19.9 (15.90±2.47) | 13.2-16.1 (14.4±0.83) | 10.6-16.8 (14±1.49) |
| 3 | 0.52-0.6 (0.54±0.02) | 0.59-0.7 (0.67±0.03) | 0.66-0.69 (0.68±0.01) | 0.63-0.75 (0.67±0.02) |
| 4 | 0.6-0.67 (0.64±0.02) | 0.36-0.81 (0.67±0.13) | 0.52-0.63 (0.58±0.03) | 0.25-0.85 (0.52±0.11) |
| 5 | 25.1-30.3 (28.20±1.19) | 26.1-33.8 (30.70±1.94) | 22.7-25.6 (23.8±0.91) | 21.8-39.3 (32.60±2.3) |
| 6 | 9-14.9 (13.40±1.58) | 2.3-14.7 (6.80±4.03) | 2.1-3.1 (2.5±0.25) | 7.5-14.9 (11.60±1.97) |
| 7 | 14.1-16.6 (14.90±0.58) | 17.2-28.4 (23.90±3.33) | 19.9-23.5 (21.3±1.08) | 14.3-26.1 (21.10±2.5) |
| 8 | 18.3-23.2 (21.50±1.18) | 16.2-24.9 (20.30±2.89) | 13.7-15.7 (14.6±0.61) | 14.6-28.3 (23.10±1.87) |
| 9 | 15-22.8 (20.80±2.1) | 13.6-23 (18.30±3.02) | 10.7-12 (11.3±0.41) | 13.8-26.9 (21.90±2.02) |
| 10 | 19.2-24.1 (22.30±1.18) | 17.3-25.3 (21.10±2.54) | 14.8-16.4 (15.5±0.52) | 15.6-29.3 (24.10±1.85) |
| 11 | 14.4-19.1 (17.60±1.17) | 11.4-22.1 (16.20±3.26) | 10.7-11.9 (11.2±0.36) | 13.7-23.8 (20.20±1.66) |
| 12 | 1530-2743 (2405±323.48) | 800-1296 (1102±160.1) | 847-1085 (999±85.06) | 720-1693 (1318±168.8) |
| 13 | 71-115 (98±10.81) | 47-84 (67±11.76) | 42-60 (53±7.26) | 44-100 (75±10.4) |
| 14 | 0-11 (1±3.46) | (0) | (0) | (0) |
| 15 | 66-70 (68±1.67) | 99-115 (106±4.14) | 90-99 (95±3.55) | 95-120 (105±5.1) |
| 16 | 691-1305 (1115±159.99) | 506-866 (714±118.14) | 480-663 (592±69.86) | 469-1056 (820±104.56) |
| 17 | 138-170 (156±6.88) | 0-30 (7±12.15) | 27-38 (33±3.04) | 0-38 (11±14.74) |
| 18 | 460-655 (577±52.74) | 240-700 (429±171.67) | 260-311 (297±13.81) | 191-801 (419±127.22) |
| 19 | 164-350 (306±52.46) | 32-65 (47±12.59) | 27-38 (33±3.1) | 12-104 (51±14.58) |

Cuadro 3. Continúa

| | G | H | I | J |
|----|------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| 1 | 13-14.5 (13.6±0.48) | 13.3-21.9 (15.80±2.33) | 15.1-20.7 (18.20±1.36) | 12.2-20 (17.60±2.28) |
| 2 | 13.2-16.1 (14.4±0.83) | 10.6-13.3 (11.50±0.56) | 10.6-13.2 (12.20±0.68) | 9.2-13.3 (12.10±0.84) |
| 3 | 0.66-0.69 (0.68±0.01) | 0.61-0.69 (0.65±0.03) | 0.61-0.66 (0.63±0.01) | 0.57-0.68 (0.63±0.02) |
| 4 | 0.52-0.63 (0.58±0.03) | 0.39-0.71 (0.52±0.09) | 0.48-0.65 (0.58±0.05) | 0.41-0.69 (0.58±0.07) |
| 5 | 22.7-25.6 (23.8±0.91) | 21.8-32.6 (25.10±2.58) | 25.1-29.7 (28.20±1.32) | 21.2-30.4 (27.50±2.54) |
| 6 | 2.1-3.1 (2.5±0.25) | 6-11.7 (7.40±1.82) | 6.3-12.5 (8.90±1.45) | 5.2-11.1 (8.40±1.68) |
| 7 | 19.9-23.5 (21.3±1.08) | 15.9-20.9 (17.70±0.97) | 16.3-21 (19.30±1.29) | 16-21 (19.10±1.32) |
| 8 | 13.7-15.7 (14.6±0.61) | 13.4-23 (16.20±2.63) | 15.2-22 (18.80±1.66) | 12-21.1 (18±2.61) |
| 9 | 10.7-12 (11.3±0.41) | 13.3-21 (15.60±2.13) | 15-19.9 (17.50±1.14) | 12.4-19.1 (16.90±1.89) |
| 10 | 14.8-16.4 (15.5±0.52) | 14.9-24.4 (17.80±2.55) | 17.2-22.3 (20.30±1.35) | 14-22.4 (19.80±2.41) |
| 11 | 10.7-11.9 (11.2±0.36) | 12-19 (13.80±1.9) | 13.5-18.5 (16±1.15) | 11-17.6 (15.40±1.87) |
| 12 | 847-1085 (999±85.06) | 1290-2653 (1639±399.74) | 1329-2127 (1692±179.64) | 1266-2732 (1661±329.55) |
| 13 | 42-60 (53±7.26) | 69-139 (87±21.34) | 62-99 (80±8.88) | 60-120 (78±13.97) |
| 14 | (0) | (0) | (0) | 0-10 (0±1.17) |
| 15 | 90-99 (95±3.55) | 84-93 (88±1.94) | 78-87 (84±2.49) | 75-88 (84±3.14) |
| 16 | 480-663 (592±69.86) | 732-1476 (923±225.08) | 682-1110 (902±101.44) | 682-1355 (883±153.43) |
| 17 | 27-38 (33±3.04) | 55-131 (73±19.67) | 60-108 (75±11.3) | 50-172 (77±27.57) |
| 18 | 260-311 (297±13.81) | 204-580 (288±103.82) | 181-512 (314±95.8) | 148-621 (288±120.61) |
| 19 | 27-38 (33±3.1) | 85-219 (123±35.36) | 96-186 (133±18.05) | 88-262 (134±40.61) |
| | K | L | M | |
| 1 | 13-19.3 (17.50±1.62) | 13.4-23.1 (18.50±2.14) | 14.1-22.3 (16.10±2.7) | |
| 2 | 8.4-13.6 (11.40±1.1) | 8.1-10 (9.10±0.52) | 11-14 (12.20±0.82) | |
| 3 | 0.57-0.66 (0.61±0.02) | 0.55-0.59 (0.57±0.01) | 0.57-0.64 (0.60±0.02) | |
| 4 | 0.59-0.92 (0.70±0.08) | 0.61-0.94 (0.74±0.09) | 0.64-1.15 (0.76±0.15) | |
| 5 | 22.6-28.2 (26.60±1.55) | 21.7-31.4 (26.20±2.23) | 23.7-34 (25.90±3.32) | |
| 6 | 2.4-10.1 (8±2.06) | 6.2-13.7 (10.30±1.54) | 3.7-9.7 (5.60±2.12) | |
| 7 | 14.6-20.9 (18.60±1.6) | 14.5-17.7 (15.90±0.84) | 19.2-24.3 (20.30±1.44) | |
| 8 | 13.8-20.7 (18.90±1.78) | 14.1-25.3 (20±2.53) | 15-24.8 (17.50±3.17) | |
| 9 | 10.9-16.7 (15.30±1.25) | 14.5-23.4 (16.80±1.37) | 12.2-18.6 (14±2.25) | |
| 10 | 15-21.4 (19.70±1.63) | 15.4-25.8 (20.70±2.31) | 16.4-25.8 (18.60±3.07) | |
| 11 | 10.6-16.4 (14.60±1.53) | 11-19.1 (15.40±1.77) | 11.6-17.5 (13±2.02) | |
| 12 | 602-1982 (1705±297.5) | 1389-1787 (1659±83) | 1292-2156 (1679±260.37) | |
| 13 | 33-93 (81±12.57) | 58-86 (80±5.22) | 69-98 (82±9.57) | |
| 14 | 0-11 (6±5.37) | 0-15 (11±4.21) | (0) | |
| 15 | 67-100 (76±7.37) | 49-69 (62±4.17) | 79-82 (80±0.93) | |
| 16 | 265-1059 (852±166.81) | 557-788 (733±44.37) | 657-1145 (874±146.79) | |
| 17 | 26-172 (136±31.29) | 152-208 (180±12.2) | 84-150 (115±20.09) | |
| 18 | 183-640 (507±109.9) | 367-521 (456±40.68) | 326-644 (440±99.36) | |
| 19 | 39-208 (147±32.22) | 176-234 (204±12.87) | 97-163 (130±20.98) | |

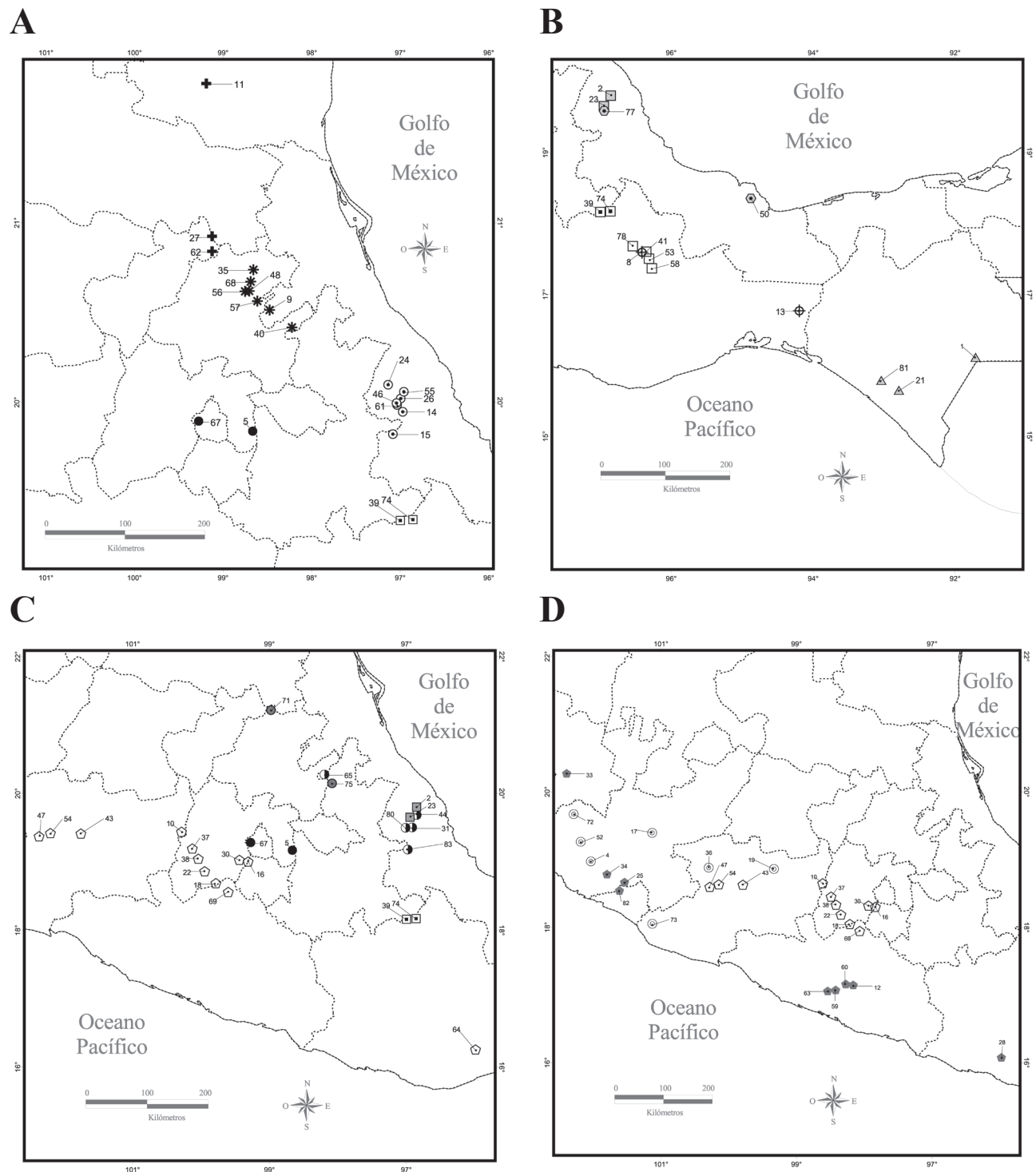


Figura 3. Ubicación geográfica de los grupos y subgrupos florísticos del BMM. a) Grupos: A1, +; A2, +; A3, ◻; G, •; H, ◻; I, ◻. b) Grupos: B, ◻; C, ◻; H, ◻; I, ◻; J, ◻; L, ◻; M, ◻. c) Grupos: E, ◻; G, •; H, ◻; K, ◻; L, ◻; M, ◻. d) Grupos: D, ◻; E, ◻; F, ◻; G, ◻.

promedio anual de 13.6° C, precipitación anual de 999 mm, en un intervalo altitudinal de 2 500 a 3 135 m snm (Cuadro 3).

Los grupos H, I y J reúnen los bosques de Serranías Meridionales de Oaxaca y de Valle de Tehuacán (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Reyna-Trujillo, 1990); el grupo H (Fig. 3b) conjunta los de Sierra Mazateca, con 64% de similitud florística; el grupo I (Fig. 3b), agrupa los bosques de la Chinantla y del Cerro Salomón en los Chimalapas, con 58% de similitud florística; el grupo J (Fig. 3b) incluye los bosques de la parte norte de Oaxaca, con 54% de similitud florística. Los árboles representativos en categorías de riesgo del grupo H son *M. schiedeana* (A), *C. fulva* y *P. matudae* (Pr). Los bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 15.8° C, precipitación anual de 1 639 mm, en un intervalo altitudinal que va de los 1 090 a 2 690 m snm (Cuadro 3).

El árbol representativo para los grupos I y J, que está en las listas de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) es *C. caroliniana* (A). Los bosques del grupo I, se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 18.2° C, precipitación anual de 1 692 mm y un intervalo altitudinal que va de 1 420 a 2 240 m snm (Cuadro 3). Los bosques del grupo J se ubican en áreas con temperatura promedio anual de 17.6° C, precipitación anual de 1 661 mm, en un intervalo altitudinal de 985 a 2 590 m snm (Cuadro 3).

El grupo K (Fig. 3c) lo integran 4 bosques ubicados en la SMO, en el centro de Veracruz, y 1 en la Sierra Norte de Puebla, con 51% de similitud florística. El árbol representativo de este grupo está en las listas de la NOM-059-SEMARNAT-2010 (SEMARNAT, 2010) y es *M. schiedeana* (A). Estos bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 17.5° C, precipitación anual de 1 705 mm, en un intervalo altitudinal de 1 100 a 2 340 m snm (Cuadro 3).

El grupo L (Fig. 3b) incluye 2 bosques ubicados en la SMO de Veracruz, con 47% de similitud florística. Los árboles representativos son *Alchornea latifolia* y *Trichilia havanensis* (Apéndice). Estos bosques se distribuyen en áreas con temperatura promedio anual de 18.5° C, precipitación anual de 1 659 mm, en un intervalo altitudinal de 700 a 2 100 m snm (Cuadro 3).

Finalmente, el grupo M (Fig. 3c) une 2 BMM de la SMO, Huauchinango, Puebla y el de Pisaflores, Hidalgo, con 71% de similitud florística. Los árboles representativos son *Clethra mexicana*, *C. pringlei* y *Prunus brachybotrya* (Apéndice). Los bosques se distribuyen en áreas con una temperatura promedio anual 16.1° C, precipitación anual de 1 679 mm, en un intervalo altitudinal de 850 a 2 100 m snm (Cuadro 3).

Los perfiles bioclimáticos de cada grupo (Cuadro 3) indican los valores máximos, mínimos, promedio y desviación estándar de los 19 parámetros bioclimáticos obtenidos con el programa BIOCLIM.

El dendrograma de similitud bioclimática entre los grupos y subgrupos (Fig. 4), resultado del análisis de agrupamiento (*cluster analysis*), muestra 3 conjuntos bioclimáticos.

En el conjunto 1 se unen 9 grupos y subgrupos, que se distribuyen desde la parte central y sur de la SMO, este de la Faja Volcánica Transmexicana (en lo sucesivo FVT), la Sierra Norte de Oaxaca y hasta los bosques de la Sierra Madre y meseta central de Chiapas. Figs. 1, 3).

El conjunto 2 se integra con 6 grupos y subgrupos, distribuidos al norte de la SMO, centro y oeste de la FVT, la Planicie Costera del Noroeste y los bosques de la Sierra Madre del Sur; Figs. 1, 3).

El conjunto C (Fig. 4) corresponde al grupo C que incluye 2 bosques ubicados en la planicie costera del Golfo de México y en la parte este de la FVT (Figs. 1, 3).

La ordenación por componentes principales (Fig. 5) explica el 42.07% de la varianza acumulada entre los 2 primeros ejes (1= 27.66, 2= 14.41). El análisis indica que la estacionalidad de la temperatura (4.ET) es el factor más importante, explica la variación a lo largo del eje de ordenación 1 ($r = -0.794$), seguido por la temperatura máxima promedio del periodo más cálido (5.TMPPC, $r = -0.475$) y la temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (8.TPCLL, $r = -0.471$). Para el eje 2, las principales variables bioclimáticas fueron la precipitación del periodo más lluvioso (13.PPLL, $r = -0.465$), la estacionalidad de la temperatura (4.ET, $r = 0.332$) y la precipitación del cuatrimestre más lluvioso (16.PCLL, $r = -0.282$).

En el lado izquierdo del eje 1 del espacio de ordenación se separa el subgrupo A2 que se ubica al norte de la SMO; en la parte inferior del eje 2 se separa el subgrupo A1 y el grupo B ubicados al centro de la SMO y en Chiapas, respectivamente. Finalmente, de forma general los vectores obtenidos muestran gradientes de temperatura y de precipitación hacia la parte izquierda y derecha del espacio de ordenación.

Discusión

En los últimos 25 años, se han realizado estudios para establecer la similitud florística y generar hipótesis de la relación entre fragmentos de BMM que están ubicados en las provincias florísticas de México. Estos trabajos han empleado índices de similitud (Puig, 1983; Luna-Vega et al., 1988; Luna-Vega et al., 1989; Puig, 1989; Frago, 1990; López, 1995; Acosta, 1997; Alcántara y Luna-

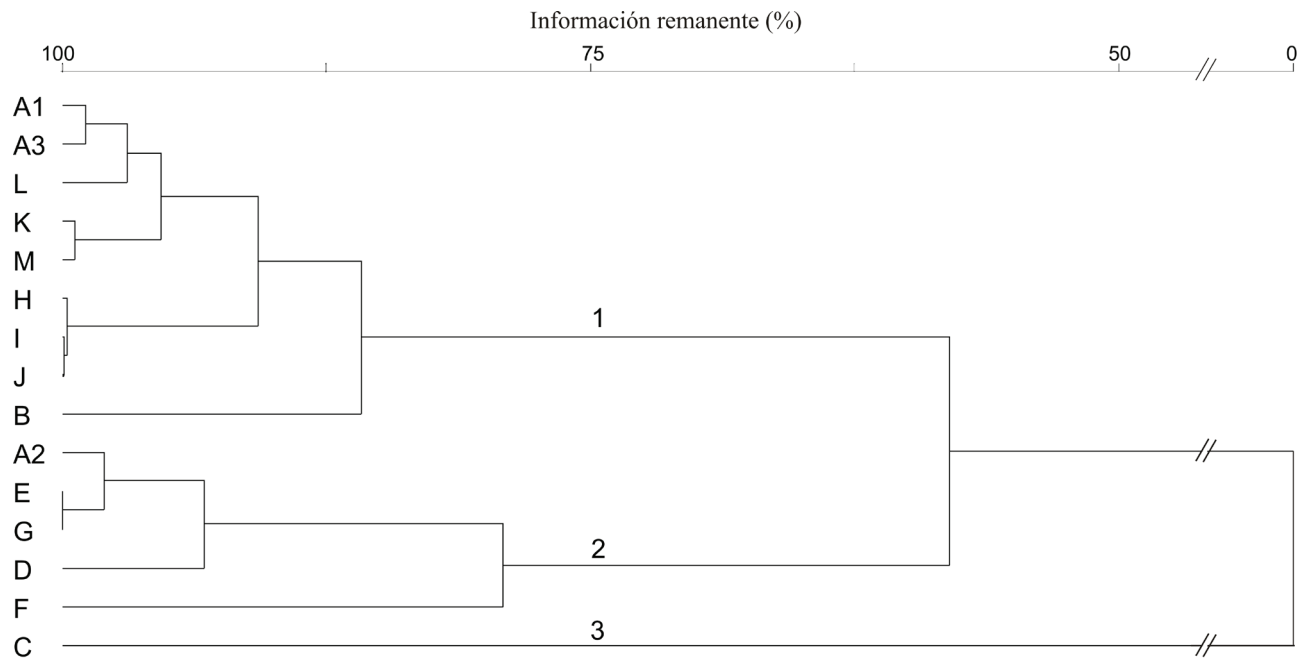


Figura 4. Dendrograma de la similitud bioclimática de los grupos y subgrupos de BMM mediante la distancia euclidiana.

Vega, 1997), análisis numéricos (Vázquez-García, 1993; Ramírez-Marcial, 2001 y Acosta, 2004) y análisis biogeográficos (Luna-Vega et al., 1999; Luna-Vega et al., 2000 y Luna-Vega et al., 2001).

La información que se tiene de este tipo de vegetación es difícil de interpretar y generalizar, debido a la variabilidad fisonómica y estructural del BMM en las provincias florísticas del país. Esta heterogeneidad se atribuye a que las zonas de México donde se desarrolla constituyen una compleja matriz de variables ambientales como la altitud, suelo y clima; aunando a ello, su historia biogeográfica, que a su vez interactúa con las particularidades locales, como la orientación, la pendiente, la altitud, la latitud, la nubosidad y la humedad del aire y del suelo, para constituir un tipo de vegetación complejo (Ruiz-Jiménez, 1995; Ruiz-Jiménez et al., 2000). Aun en la misma localidad se pueden presentar diferencias espaciales en la distribución de las especies que incrementan la heterogeneidad florística, fisonómica y estructural del bosque (Miranda y Sharp, 1950; Puig, 1974; Rzedowski, 1978).

En este estudio se consideraron 83 localidades con BMM que incluyen 2 856 especies de plantas vasculares; las cuales se compararon mediante técnicas estadísticas de análisis multivariado de clasificación y ordenación, para simplificar y reducir conjuntos complejos de datos de la vegetación a través de la generación de modelos sobre las relaciones entre las especies, la vegetación y el ambiente (McCune y Grace, 2002; Sánchez-González y López-Mata, 2003).

La clasificación de los BMM de México mediante el análisis de agrupamiento permitió determinar grupos y subgrupos en el dendrograma; el nivel de corte tomó en cuenta un compromiso entre la pérdida de información y la simplificación de un número de unidades de vegetación interpretables desde el punto de vista natural (McCune y Grace, 2002).

De manera general, el dendrograma presenta un arreglo de las localidades del BMM de acuerdo con su similitud florística, que corresponde con la ubicación geográfica conforme a las provincias florísticas (Rzedowski, 1978; Rzedowski y Trujillo, 1990) o las subprovincias geológicas (Ferrusquía-Villafranca, 1998) a las que pertenecen. Asimismo, el dendrograma muestra grupos conformados por localidades de BMM cercanas entre sí y otros conjuntos formados por bosques de diferentes provincias florísticas (Fig. 2).

Normalmente, las localidades más cercanas entre sí presentan mayor semejanza en su composición florística y conforme se incrementa la distancia entre ellas, disminuye el número de especies compartidas (Puig et al., 1983; Puig, 1989). En este estudio se corroboró que las localidades de BMM muestran mayor similitud florística con áreas fisiográficas contiguas sólo si se ubican en zonas que tienen condiciones climáticas similares (Luna-Vega et al., 1988).

Sin embargo, existen localidades cercanas que pueden presentar diferencias en su composición florística y tener

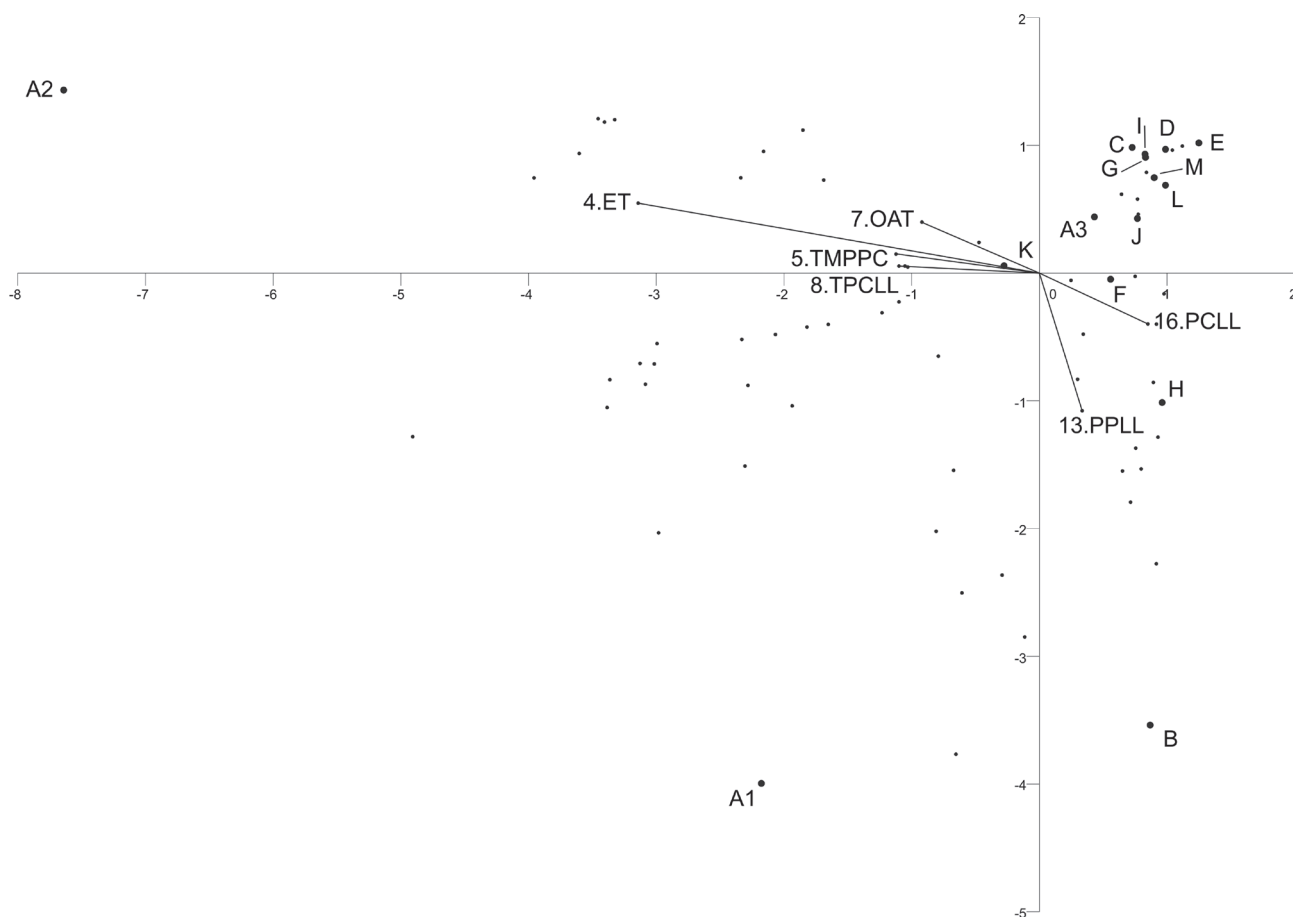


Figura 5. Ordenación mediante análisis de componentes principales de los BMM de México. Se explica el 42.07% de varianza acumulada. a) Grupos y subgrupos de A-M; vectores, sólo las variables bioclimáticas más importantes.

valores de similitud bajos, de manera que en los dendrogramas forman grupos con bosques de diferentes provincias florísticas. Debe considerarse que las diferencias en la riqueza específica para cada una de las localidades analizadas puede estar influida por factores, ambientales, históricos, de disturbio antropogénico y metodológicos.

Las diferencias bioclimáticas de precipitación y temperatura entre localidades pueden dar, como consecuencia, baja semejanza florística entre ellas; las diferencias bioclimáticas significativas entre las localidades son suficientes para que exista una diferenciación biogeográfica que aumente las tasas de especiación por vicarianza. Entre los aspectos metodológicos se pueden considerar el tipo de muestreo empleado, los criterios de delimitación de la zona de estudio, los esfuerzos de recolección y muestreo, y el tamaño del área (Sánchez, 2004).

La composición florística de una zona se debe a los procesos que ocurren a escala local y regional (Ohmann y Spies, 1988), mientras que la diversidad biológica de una región es el resultado de la interacción entre los factores

que favorecen la aparición de nuevos fenotipos y facilitan su acumulación durante un tiempo geológico amplio.

El análisis comparativo con otros estudios en los que se han empleado índices de similitud muestra que el grupo A incluye la mayoría de los bosques de la SMO considerados en este estudio (Fig. 2). El grupo se dividió en 3 subgrupos de acuerdo con su ubicación geográfica dentro de la sierra (centro, norte y Veracruz, A1, A2 y A3, respectivamente). El agrupamiento coincide con los resultados de otros estudios florísticos y estructurales realizados en la SMO. Puig y Bracho (1983) y Puig (1989) indican que los valores de similitud florística en géneros y especies del BMM de Gómez Farías, Tamaulipas son mayores que los de otros bosques del centro y norte de la SMO (Huayacocotla, Tlanchinol y Xilitla). Alcántara y Luna-Vega (1997) comparan la composición florística del BMM de Tenango de Doria (Hidalgo) y encuentran la mayor similitud florística con los bosques del centro de la SMO (Tlanchinol, Helechales y Hayacocotla). La similitud disminuye con los bosques más lejanos y los de otras provincias florísticas (Sierra de San Carlos y Montebe-

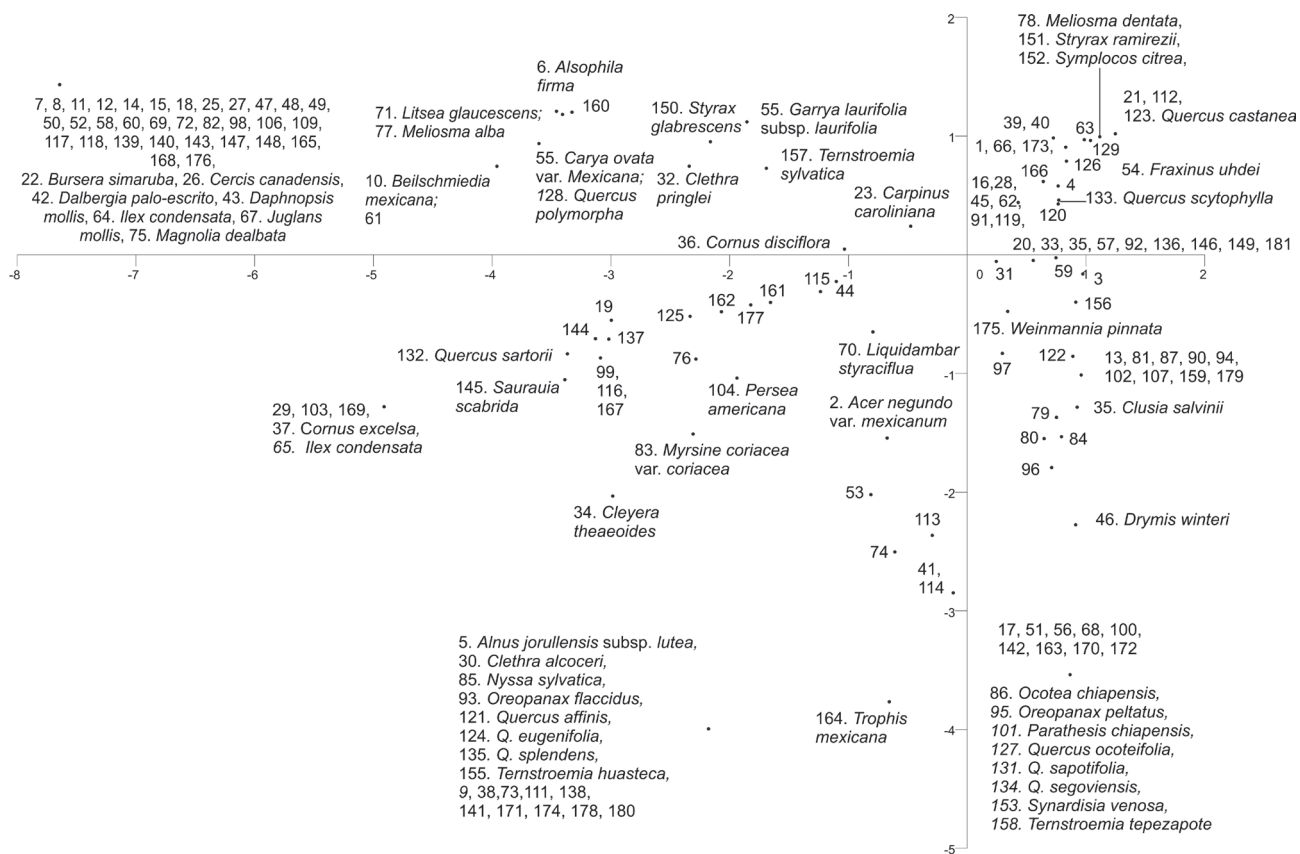


Figura 5. b) Especies +.

llo, Chiapas). El subgrupo A1 coincide con los resultados de Acosta (2004), en el que compara la composición florística en el nivel de género de varios BMM del nordeste, centro y sur de México y encuentra que los bosques de Hidalgo son más afines entre sí.

En el subgrupo A3, que está formado por la mayoría de los BMM de Veracruz que se incluyen en este estudio, se agrupa el bosque de Teocelo donde Luna-Vega et al. (1988) estudiaron la composición florística y realizaron la comparación de ésta con la de otras localidades del país mediante el índice de Sorensen; encontraron que la mayor similitud la presenta en el nivel de géneros con un BMM del centro de Veracruz, seguido por un bosque de Chiapas. Los resultados de este estudio coinciden de manera general con los de Luna-Vega et al. (1988) y con la relación de los grupos B y C constituidos por BMM de los estados de Chiapas y de Veracruz, respectivamente (Fig. 2). La topología general de los subgrupos A1, A2 y A3 es similar a la que encontró Acosta (2004) para los BMM de la SMO.

El grupo E, que forman los BMM de la FVT, se divide de manera general en 2 subgrupos, el del centro y el del oeste (Figs. 2, 3), división que coincide con los resultados de López (1995), que compara diversas localidades de

BMM de la FVT del Estado de México mediante el índice de similitud de Sorensen y elabora un dendrograma que evidencia la similitud del bosque de Valle de Bravo y el de la mesa de Holotepec, esta similitud disminuye con los bosques de la Sierra de Zacualpan, las Cañadas de Ocuilan y la Sierra de Sultepec. Es necesario destacar que a pesar de que en este grupo se consideran localidades de la misma provincia florística (Rzedowski, 1978), la cercanía geográfica no asegura la mayor similitud entre los bosques, ya que existe una gran influencia climática tropical de provincias cercanas que influyen en la composición florística y las condiciones ecológicas relacionan estas localidades con la cuenca del Balsas (López, 1995). Así también, el grupo E concuerda con los resultados del estudio de Fragoso (1990) en el que el BMM de la Sierra de Zacualpan presenta la mayor similitud florística con el bosque de Ocuilan.

La división del grupo E en subgrupos con mayor similitud florística y geográficamente distribuidos dentro de la FVT (Figs. 2, 3), se apoya con los resultados de Luna-Vega et al. (1989), quienes comparan el bosque de Ocuilan con otras localidades y encuentran la mayor semejanza en su composición florística con bosques cercanos de la misma

provincia y ésta disminuye conforme aumenta la distancia entre ellos (Tepoztlán, Tancitaro y la vertiente oeste del Iztaccíhuatl, respectivamente). En el estudio de los BMM del noreste, centro y sur de México, Acosta (2004) muestra un conjunto de bosques de la FVT que presentan este comportamiento (Sultepec, Ocuilán y Valle de México).

De manera general para la FVT, es claro que las localidades más cercanas tienen mayor similitud florística; sin embargo, las contiguas con condiciones ecológicas diferentes o que presentan influencia climática de otras provincias florísticas colindantes pueden presentar altos valores en el índice de similitud (Luna-Vega et al., 1988; Luna-Vega et al., 1989; López, 1995).

El grupo F conjunta los BMM de las Serranías Meridionales del oeste de la FVT, de la Sierra Madre del Sur (en lo sucesivo SMS) y la Planicie Costera del Noroeste (PCN); en el dendrograma (Fig. 2) se observa que los BMM de la SMS de Oaxaca dentro de los grupos E y F se agrupan con los bosques de la FVT y posteriormente con los de la SMO. Esta relación coincide parcialmente con el estudio de Acosta (1997), quien comparó la afinidad genérica del BMM de Pluma Hidalgo, Oaxaca con otros bosques del país mediante el índice de similitud de Sorensen. La mayor similitud la encontró con el bosque de Teocelo (Luna-Vega et al., 1988), seguido por el bosque de la Sierra Madre del Sur de Guerrero (Lorenzo et al., 1983) y el de Gómez Farías, Tamaulipas (Puig, 1989). Acosta (2004) también encontró la misma relación al analizar los BMM del noreste, centro y sur del país.

El grupo I conjunta Bosques de la Chinantla y Cerro Salomón, dos sitios de las serranías meridionales de Oaxaca pero de diferentes vertientes y provincias geológicas; el primero se considera un relicto del Terciario, el otro como bosque del tipo *elfin forest*. Ambos se desarrollan en condiciones ambientales similares de humedad y en condiciones ecológicas particulares. Este grupo también lo obtiene Acosta (2004) en su estudio de los BMM del nordeste, centro y sur del país.

Los grupos D, J, K, L y M no presentan coincidencias con la mayoría de los estudios donde se han empleado índices de similitud, análisis numéricos y biogeográficos, debido a que la mayoría de las localidades que aquí se consideran no se incluyeron en análisis previos.

En los trabajos de Vázquez-García (1993) y Ramírez-Marcial (2001) se utilizaron análisis de ordenación para comparar la relación de los BMM de México con los bosques de Centroamérica y de manera general obtuvieron resultados similares; agrupaciones de bosques de acuerdo con la vertiente en la que se ubican (del golfo o del Pacífico), bosques relacionados florísticamente con Centroamérica y otros aislados por su diversidad y altitud particulares. Comparando tales resultados con los del presente estudio, se

observa que existen coincidencias en las agrupaciones por vertiente y por provincias florísticas (Figs. 2, 3).

Al comparar los resultados del presente estudio con los de Luna-Vega et al. (1999), quienes analizan las relaciones históricas del BMM de México mediante un análisis de parsimonia de endemismos, se presentan coincidencias generales entre los grupos y los clados (subgrupo A1 y clado E que incluye Huautla de Jiménez) y parciales (subgrupo A2 y clado B, grupo B y C con el clado A). Además, las UGO comprendidas en algunos grupos (E y F) están incluidas en ciertos clados (D y C). De este modo existen coincidencias en la constitución de los grupos o clados que conforman las provincias florísticas.

Es posible aseverar que conforme se genera más información acerca del BMM de México, los estudios de similitud refuerzan las hipótesis de relación entre los manchones de este bosque en las provincias florísticas; si se considera un mayor número de localidades en los análisis, se corrobora la semejanza de la composición florística en las localidades geográficamente más cercanas entre sí; no obstante, las diferencias en los resultados para ciertas regiones dependen del progreso en las listas de las áreas que se comparan, por lo que sólo cuando se cuente con listas florísticas terminadas se podrán dar interpretaciones suficientes (Puig y Bracho, 1983; Puig, 1989; Luna-Vega et al., 1988).

En todos los estudios que se han realizado es evidente la presencia de grupos naturales y grupos heterogéneos cuyas relaciones de afinidad contradictoria ponen de manifiesto la necesidad de seguir realizando estudios dentro de esta comunidad vegetal particular, de gran importancia y vulnerabilidad (Puig et al., 1983; Luna-Vega et al., 1988; Acosta, 1997, 2004).

Los valores altos de similitud en la composición florística y en los parámetros bioclimáticos, y las condiciones fisiográficas entre las localidades cercanas, sugieren la posibilidad de que en la antigüedad los bosques formaban parte de uno solo (Puig y Bracho, 1983; Puig, 1989; Luna-Vega et al., 1988). Además, la semejanza puede deberse a que todos han pasado por los mismos acontecimientos históricos y climáticos, constituyendo floras similares en origen y evolución (Luna-Vega et al., 1988).

Las fluctuaciones climáticas y los cambios fisiográficos del Pleistoceno, pudieron haber contribuido a la diversificación de la flora de México, aunque ésta ya estaba establecida desde el Terciario medio (Rzedowski, 1991); los cambios climáticos del Neogeno y del Pleistoceno provocaron extinciones locales y nuevas invasiones de taxa, principalmente en el sur del país a partir de refugios florísticos (Toledo, 1982).

El clima y la ubicación geográfica de México son los factores que determinan la composición florística regio-

nal y la distribución general de los BMM. El cambio en la composición florística entre las localidades se presenta conforme aumenta la distancia entre ellas, debido a las condiciones ambientales locales (Vázquez-García, 1993). Estos patrones deben tomarse en cuenta cuando se establecen áreas naturales protegidas, y es importante que en su delimitación se incluya una área representativa de este tipo de vegetación en la zona.

Asimismo, la composición florística de los BMM cercanos puede modificarse debido al disturbio antropogénico de bajo y alto impacto; los primeros consideran la extracción selectiva de especies comerciales, leña, productos no maderables (helechos, orquídeas y palmas) y el pastoreo; los del segundo rubro implican el cambio de uso de suelo para establecer áreas agrícolas, ganaderas, urbanas que provocan la fragmentación y destrucción del BMM (Challenger, 1998). Sin embargo, los disturbios antropogénicos pueden tener efectos positivos en la composición florística de una región al ocasionar la hibridación de especies silvestres y domesticadas o efectos negativos que determinan su desaparición (Bye, 1993).

En lo que se refiere al análisis de clasificación bioclimática de los grupos y subgrupos, se conformaron conjuntos que en general presentan una distribución en la vertiente del Golfo y la parte sur de la vertiente del Pacífico (conjunto 1, Fig. 4) y en la parte norte de la vertiente del Golfo, la FVT y la vertiente del Pacífico (conjunto 2, Fig. 4).

Es probable que la similitud bioclimática del conjunto 1 se deba a la influencia que reciben las provincias florísticas o las subprovincias geológicas donde se ubican las localidades de BMM que conforman estos grupos y subgrupos, de los sistemas meteorológicos estacionales que a continuación se describen.

En verano o temporada de lluvias (mayo a octubre) dominan los sistemas tropicales y de vientos que incluyen los alisios del hemisferio norte con dirección noreste o suroeste, que toman la humedad de las aguas cálidas del Golfo de México y se cargan de humedad causando lluvias torrenciales (Soto y Gama, 1997; Soto, 2004; Trejo, 2004). La cantidad de humedad que se vierte en las sierras depende del grado de exposición, la profundidad de los vientos y las dimensiones de dichas cadenas montañosas.

En esta misma época o a finales del verano y principios del otoño se presentan perturbaciones tropicales, los denominados ciclones, que se forman en aguas tropicales cálidas y avanzan hacia ambas vertientes del territorio mexicano (Soto y Gama, 1997; Hernández-Cerda y Carrasco-Anaya, 2004; Soto, 2004; Trejo, 2004).

De noviembre a febrero (o hasta abril), en la época seca, se presentan los “nortes” que son masas de aire frío continental provenientes del sur de Canadá y del norte de Estados Unidos de América, que al pasar sobre el golfo

de México se llenan de humedad y ocasionan el aumento de la precipitación, descensos rápidos en la temperatura y vientos fríos y húmedos dominantes del norte y noreste de hasta 100 km/h (Rzedowski, 1978; Soto y Gama, 1997; Hernández-Cerda y Carrasco-Anaya, 2004; Soto, 2004; Trejo, 2004).

La distribución del BMM de México es la más septentrional en el mundo, debido a lo cual las condiciones climáticas son marcadamente estacionales (Challenger, 1998), la disminución estacional de las lluvias se compensa en la vegetación por la presencia de niebla (Stadtmüller, 1987); sin embargo, la temperatura muestra estacionalidad, se pueden presentar heladas en los meses más fríos y de manera esporádica en zonas de menor altitud (Rzedowski, 1978).

En el análisis de ordenación, el factor más importante para explicar la distribución de los grupos y subgrupos fue la estacionalidad de la temperatura; presentó los valores más heterogéneos para los subgrupos A1 y A2, y los más homogéneos para el grupo B, haciendo evidente su separación en el espacio de ordenación. Esta separación refuerza la hipótesis biogeográfica que considera que algunas de las provincias florísticas de México no constituyen unidades naturales (Luna et al., 1999), particularmente para la SMO (subgrupos A1 y A2), las Serranías transísmicas y el Soconusco (grupo B).

Los resultados de esta investigación muestran que conforme se incrementa el conocimiento de este tipo de vegetación se apoyan las hipótesis sobre la relación entre las provincias florísticas, y se confirma que el BMM de México es el tipo de vegetación con mayor riqueza florística del país. Su distribución fragmentaria en una superficie menor al 1% del territorio nacional, su situación de vulnerabilidad ante el cambio de uso de suelo para establecer áreas agrícolas y ganaderas, y el cambio climático hacen urgente la promoción de estrategias de conservación encaminadas a la protección y restauración ecológica de esta comunidad vegetal orientadas a su manejo sustentable.

Agradecimientos

Este trabajo forma parte del proyecto de tesis doctoral del primer autor y fue posible realizarlo gracias al apoyo económico de la beca otorgada por el CONACYT (Reg. 186230). Agradezco al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por haberme dado la oportunidad de cursar mis estudios de Doctorado en esta institución. Agradecemos el apoyo financiero del proyecto DGAPA-PAPIIT IN221711. Agradecemos a Dafne Saavedra Millán, Martha Martínez Gordillo, Hugo López Rosas y José de Jesús Saavedra Romero, por sus valiosas críticas

y sugerencias que enriquecieron este trabajo; a Enrique Valente Sánchez-Rodríguez y a Jorge Martínez Meléndez, por proporcionarnos información acerca de sus investigaciones del BMM, y a los revisores anónimos, quienes con sus acertadas observaciones contribuyeron a mejorar este trabajo.

Literatura citada

- Acosta, S. 1997. Afinidades fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de la zona de Pluma Hidalgo, Oaxaca, México. *Polibotánica* 6:25-39.
- Acosta, I. 2002. Vegetación y flora del municipio de Xico, Veracruz, México. Tesis de licenciatura. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 150 p.
- Acosta, S. 2004. Afinidades de la flora genérica de algunos bosques mesófilos de montaña del noreste, centro y sur de México: un enfoque fenético. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75:61-72.
- Ahumada, C. B. 1994. Distribución y biodiversidad del bosque mesófilo de montaña en El Palmito, municipio de Condordia, Sinaloa. Seminario de Investigación II, 1994. Universidad Autónoma de Sinaloa, Culiacán. 90 p.
- Alcántara, O. 1996. Estudio florístico y biogeografía del bosque mesófilo de montaña del Municipio de Tenango de Doria, Hidalgo, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 83 p.
- Alcántara, O. e I. Luna-Vega. 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 68:57-106.
- Alcántara, O. e I. Luna-Vega. 2001. Análisis florístico de dos áreas con bosque mesófilo de montaña en el estado de Hidalgo, México: Eloxochitlán y Tlahuelompa. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 54:51-87.
- Álvarez del Castillo, C. 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biotica* 2:3-54.
- Arellanes, Y. 2000. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña de *Ticodendron incognitum* en la Sierra Norte de Oaxaca, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 86 p.
- Arriaga, L. 1994. Dinámica de claros y procesos de regeneración en un bosque mesófilo de montaña. Tesis, Doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 279 p.
- Ávila, V. 2004. La vegetación de la cuenca alta del río Magdalena: un enfoque florístico, fitosociológico y estructural. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 112 p.
- Ávila, V. 2006. Autenticidad de los bosques en la cuenca alta del río Magdalena: diagnostico hacia la restauración ecológica. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 83 p.
- Ávila, V., B. González-Hidalgo, M. Nava-López y L. Almeida-Leñero. 2008. Refugio de fitodiversidad en la ciudad de México, el caso de la cuenca del río Magdalena. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 2:605-619.
- Ballesteros, M. 1986. Estudio de la flora y la vegetación de Helechales en el municipio de Huayacocotla, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 66 p.
- Blanco, J. 1994. La vegetación de la sierra de San Juan, Nayarit, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 87 p.
- Blanco, A. 2001. Análisis sucesional del bosque mesófilo de montaña en El Rincón, sierra Norte de Oaxaca. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Ixtacala, Estado de México. 60 p.
- Boyle, B. 1996. Changes on altitudinal and latitudinal gradients in neotropical montane forests. Tesis, Doctorado. School of Arts and Sciences, Washington University, Saint Louis, Missouri. 260 p.
- Braun-Blanquet, J. 1932. *Plant Sociology, the study of plant communities*. Hafner, New York. 439 p.
- Briones, O. 1991. Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la sierra de San Carlos, Tamaulipas. *Acta Botánica Mexicana* 16:15-43.
- Bye, R. 1998. La intervención del hombre en la diversificación de las plantas en México. In *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p 689-713.
- Campos-Villanueva, A. 1993. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán (Oaxaca). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 97 p.
- Campos-Villanueva, A. y J. L. Villaseñor. 1995. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 56:95-120.
- Carlson, M. 1954. Floral elements of the pine-oak-liquidambar forest of Montebello, Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 8:387-399.
- Cartujano, S., S. Zamudio, O. Alcántara e I. Luna-Vega. 2002. El bosque mesófilo de montaña en el municipio de Landa de Matamoros, Querétaro, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 70:13-43.
- Castillo, J. 1996. Vegetación de la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad

- Nacional Autónoma de México, México, D. F. 58 p.
- Castillo-Campos, G. y V. E. Luna. 2009. Flora y vegetación del municipio de Coatepec, Veracruz, Flora de Veracruz, fascículo complementario I, 281 p.
- Catalán, C. 2004. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña de Guerrero, México. Tesis, Doctorado Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 96 p.
- Chiang, F. 1970. La vegetación de Córdoba, Ver. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 37 p.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Biología, UNAM/ Agrupación Sierra Madre, México, D. F. 847 p.
- Cornejo-Tenorio, G., A. Casas, B. Farfán, J. L. Villaseñor y G. Ibarra. 2003. Flora y vegetación de las zonas núcleo de la Reserva de la Biosfera Mariposa Monarca, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 73:43-62.
- Croda, G. 1992. Efecto de borde sobre las densidades absoluta y relativa (categorías diamétricas y alturas) y el área basal de los árboles en fragmentos de bosque mesófilo de Coacoatzintla, Veracruz. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 77 p.
- Crovello, T.J. 1981. Quantitative biogeography: an overview. *Taxon* 30:563-575.
- Cuevas, R. 1994. Flora de la estación científica Las Joyas, municipio de Autlán, Jalisco, México. Tesis, Maestría Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 133 p.
- Cuevas, R. 2002. Análisis de gradientes de la vegetación de la cañada El Tecolote, en la sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis, Doctorado del Instituto de Recursos Naturales, Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 140 p.
- Cuevas, R. y E. Jardel. 2004. Flora y vegetación de la estación científica Las Joyas. Universidad de Guadalajara, Jalisco.
- Díaz-Barriga, H. y M. Palacios-Ríos. 1992. Lista preliminar de especies de pteridofitas de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro (México). Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, Fascículo complementario III, Centro Regional del Bajío, INECOL, Pátzcuaro, Michoacán.
- Diego-Pérez, N., S. Peralta-Gómez y B. Ludlow-Wiechers. 2001. Estudios florísticos en Guerrero 11. El Jilguero, bosque mesófilo de montaña. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 42 p.
- Durán, C. 1992. La vegetación de la barranca de las Minas, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 61 p.
- Escutia, J. 2004. Análisis estructural del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande de Lolotla, Hidalgo, México. Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 98 p.
- Fernández, R. y J. Colmenero. 1997. San Joaquín. Notas sobre la vegetación y flora del municipio de San Joaquín, Querétaro, México. *Polibotánica* 4:10-36.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. In *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 689-713.
- Fonseca, R., E. Velázquez y E. Domínguez. 2001. Estudios Florísticos en Guerrero 12. Carrizal de Bravos, Bosque mesófilo de montaña. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 41 p.
- Fragoso, R. 1990. Estudio florístico en la parte alta de la sierra de Zacualpan, estado de México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Estado de México. 79 p.
- Gallardo-Hernández, C., N. Velázquez y H. Asbjornsen. 2008. Composición florística y estructura de dos comunidades de bosque mesófilo afectadas por los incendios de 1998, en los Chimalapas, Oaxaca, México. In *Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, L. Sánchez-Velázquez, J. Galindo-González y F. Díaz-Fleischer (eds.). Mundi-Prensa, México D. F. p 167-183.
- García, M. 1988. Distribución y estructura de las comunidades arbóreas del Parque Estatal Omiltemi, Gro. Una contribución a su planificación. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 105 p.
- García, I., J. Nava, R. Flores, M. Cházaro, A. Machuca y E. del Río. 1998. Flora del Parque Nacional Pico de Tancitaro, Michoacán. Informe técnico final. CIIDIR-IPN/ CONABIO. 99 p.
- García-Franco, J., G. Castillo-Campos, K. Mehlreter, M. Martínez y G. Vázquez. 2008. Composición florística de un bosque mesófilo del centro de Veracruz, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 83:37-52.
- García-Franco, J. y T. Toledo. 2008. Epífitas vasculares: bromelias y orquídeas. In *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad manejo y conservación*, R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.). Instituto de Ecología/ Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 69-82.
- Gómez-Pompa, A. 1966. Estudios botánicos en la Región de Misantla, Veracruz. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables, México, D. F. 173 p.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. In *Diversidad biológica de México: orígenes y distribución*, T. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 689-713.

- Hernández, V. 2001. Influencia del suelo en el crecimiento de cuatro especies arbóreas a lo largo de un gradiente sucesional del bosque mesófilo de montaña, Sierra Norte, Oaxaca. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes, Ixtacala, Tlalnepantla, Estado de México. 81 p.
- Hernández-Cerda, M. y G. Carrasco-Anaya. 2004. Climatología. *In* Biodiversidad de la sierra Madre Oriental, I. Luna-Vega, J. Morrone y D. Espinosa (eds.). UNAM/ CONABIO, México, D. F. p 63-108.
- Houlder, D., M. Hutchinson, H. Nix y J. McMahon. 2000. ANUCLIM user's guide. CRES. Canberra.
- Ibarra, G. 1983. Comunidades vegetales del cerro El Cacique, ubicado en el Eje Neovolcánico; Zitácuaro, Michoacán. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 105 p.
- Ishiki, M. 1988. Las selvas bajas perennifolias del Cerro Salomón, región de Chimalapa, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis, Maestría. Colegio de Postgraduados. Texcoco, Estado de México. 201 p.
- Jiménez, J., J. Contreras, R. González, R. Ocampo, G. Lozano y S. Torres. 1993. Plantas vasculares. *In* Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México, I. Luna-Vega, y J. Llorente-Bousquets (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 127-250.
- Juárez, K. 2008. Biodiversidad de la flora del bosque mesófilo de montaña del municipio de Huayacocotla, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 72 p.
- Labat, J. 1995. Végétation du nord-ouest du Michoacán Mexique. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes, Fascículo complementario VIII, Centro Regional del Bajío, INECOL, Pátzcuaro, Michoacán. 401 p.
- Long, A. y M. Heath. 1991. Flora of the El Triunfo Biosphere Reserve, Chiapas, México: a preliminary floristic inventory and the plant communities of Polygon I. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 62:133-172.
- López, Y. 1995. Inventario florístico y conocimiento estructural del bosque mesófilo en el municipio de Valle de Bravo, Estado de México, México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Ixtacala, Estado de México. 92 p.
- López, M. 1997. Tendencias ecológicas en la estructura de la madera de árboles de un bosque mesófilo de montaña, de Michoacán. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Ixtacala, Estado de México. 80 p.
- Lorea, F. 2005. Estudio florístico de los bosques mesófilos de la sierra Mazateca de Oaxaca, México. Informe técnico final. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/ CONABIO, México, D. F. 32 p.
- Lorenzo, S., A. Ramírez, M. Soto, A. Breceda, M. Calderón, H. Cortéz, C. Puchet, M. Ramírez, R. Villalón y E. Zapata. 1983. Nota sobre la fitogeografía del bosque mesófilo de montaña en la sierra Madre del Sur, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 44:97-102.
- Lozada, L., M. León, J. Rojas y R. de Santiago. 2003. Bosque mesófilo de montaña en el Molote. *Estudios Florísticos en Guerrero* 13. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 35 p.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero, L. Villers y L. Lorenzo. 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del bosque mesófilo de montaña de Teocelo, Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 48:35-63.
- Luna-Vega, I., L. Almeida-Leñero y J. Llorente-Bousquets. 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 59:63-87.
- Luna-Vega, I., S. Ocegueda y O. Alcántara. 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 65:31-62.
- Luna, V. 1997. Estudio de vegetación y flora del municipio de Coatepec, Veracruz. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 163 p.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara, D. Espinosa-Organista y J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26:1299-1305.
- Luna-Vega, I., O. Alcántara, J. Morrone y D. Espinosa-Organista. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6:137-143.
- Luna-Vega, I., J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa-Organista. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228:229-239.
- Machuca, J. 1989. Florística y ecología de la vegetación fanerógama de la región septentrional de Jocotepec, Jalisco (México). Tesis, Facultad de Agronomía, Universidad de Guadalajara, Jalisco. 221 p.
- McCune, B. y J. Grace. 2002. Analysis of ecological communities. MjM software design, Gleneden Beach, Oregon.
- McCune, B. y M. Mefford. 2006. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, version 5. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon.
- Madrigal, X. 1990. Ensayo metodológico para la determinación del estado natural forestal en la región oriental del estado de Michoacán, México. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 80 p.

- Martínez, J. 1988. La vegetación de la zona noreste del Pico de Orizaba, Veracruz, México. Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 96 p.
- Martínez, M., R. Cruz, J. Castrejón, S. Valencia, J. Jiménez y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Flora vascular de la porción guerrerense de la sierra de Taxco, Guerrero, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75:105-189.
- Martínez-Meléndez, J., M. Pérez-Farrera y O. Farrera-Sarmiento. 2008. Inventario florístico del cerro el Cebú y zonas adyacentes en la Reserva de la Biosfera El Triunfo (polígono V), Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 82:21-40.
- Mascarúa, L. 2000. Reintroducción de plántulas de dos especies arbóreas en sitios degradados del bosque mesófilo en el norte de Chiapas, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 92 p.
- Mayorga, R., I. Luna-Vega y O. Alcántara. 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molcotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 63:101-119.
- Meave, J., M. Soto, L. Calvo, H. Paz y S. Valencia. 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña, Omiltemi, Guerrero. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 52: 31-77.
- Medina, C. y S. Rodríguez. 1993. Estudio florístico de la cuenca del río Chiquito de Morelia, Michoacán, México. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes. Fascículo complementario IV. Centro Regional del Bajío, INECOL, Pátzcuaro, Michoacán.* 71 p.
- Medina, C., F. Guevara-Fefer, M. Martínez P. Silvia-Sáenz, M. Chávez-Carvajal e I. García. 2000. Estudio florístico en el área de la comunidad indígena de Nuevo San Juan Parangaricutiro, Michoacán, México. *Acta Botanica Mexicana* 52:5-41.
- Mehlreter, K. 2008. Helechos. In *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad manejo y conservación*, R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehlreter (eds.). Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/ Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 83-94.
- Mejía-Domínguez, N. 2003. Análisis estructural en una parcela de una hectárea de bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la sierra Madre del Sur (Oaxaca), México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 72 p.
- Mejía-Domínguez, N., J. Meave y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Análisis estructural de un bosque mesófilo de montaña en el extremo oriental de la sierra Madre del Sur (Oaxaca) México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 74:13-29.
- Mendoza, P., C. A. Ruiz-Jiménez, J. Escutia y N. Mejía-Domínguez. 2005. Propuesta metodológica para la restauración de un tramo carretero: reintroducción selectiva de especies clave. *Memorias del I Simposio, Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, 17-18 de noviembre, 2005, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz.
- Miranda, F. y A. Sharp. 1950. Characteristics of the vegetation in certain temperate regions of Eastern Mexico. *Ecology* 31:313-333.
- Miranda, M. y M. González. 1993. Estudio de la vegetación y florística de la mesa basáltica de Holotepec, distrito de Tenango del Valle, Estado de México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Ixtacala, Estado de México. 96 p.
- Montalvo, L. 2006. Composición florística y manejo de la vegetación leñosa de los cafetales en la sierra Madre del Sur, Oaxaca. Tesis, Maestría Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 105 p.
- Muñoz, M. 1992. Distribución de especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara, Jalisco. 102 p.
- Ohmann, J. y T. Spies. 1988. Regional gradient analysis and spatial pattern of woody plant communities of Oregon forests. *Ecological Monographs* 68:151-182.
- Orozco, M. 1995. Vegetación del municipio de Temascaltepec, Estado de México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Ixtacala, Estado de México. 100 p.
- Osorio, A. 2003. Estudio comparativo de dos sitios de regeneración (natural y artificial) en potreros abandonados con vegetación anterior de bosque mesófilo de montaña en el Municipio de San Andrés Tlalnelhuayocan, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 60 p.
- Padilla, E., R. Cuevas y S. Koch. 2008. Plantas vasculares y vegetación de la parte alta del Arroyo Agua Fria, municipio de Minatitlán, Colima, México. *Acta Botanica Mexicana* 84:25-72.
- Palacio-Prieto, J., G. Bocco, A. Velázquez, J. Mas, F. Takaki-Takaki, A. Victoria, L. Luna-González, G. Gómez-Rodríguez, J. López-García, M. Palma, I. Trejo-Vázquez, A. Peralta, J. Prado-Molina, A. Rodríguez-Aguilar, R. Mayorga-Saucedo y F. González-Medrano. 2000. La condición actual de los recursos forestales en México: resultados del Inventario Forestal Nacional 2000. *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México* 43: 183-202.
- Pérez-Cáliz, E. 1996. Flora y vegetación de la cuenca del lago Zirahuén, Michoacán, México. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes, fascículo complementario XIII.* 73 p.
- Peterson, T., L. Canseco, J. Contreras, G. Escalona-Segura,

- O. Flores-Villela, J. García, B. Hernández-Baños, C. A. Ruiz-Jiménez, L. León-Paniagua, S. Mendoza, A. Navarro-Sigüenza, V. Sánchez-Cordero y D. Willard. 2004. A preliminary biological survey of cerro Piedra Larga, Oaxaca, México: birds, mammals, reptiles, amphibians, and plants. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 75: 439-466.
- Ponce-Vargas, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara y C.A. Ruiz-Jiménez. 2006. Florística del bosque mesófilo de montaña de Monte Grande, Lolotla, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 77:177-190.
- Puig, H., R. Bracho y V. Sosa. 1983. Composición florística y estructura del bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Biotica* 8:339-359.
- Puig, H. y R. Bracho (eds.). 1987. El bosque mesófilo de montaña de Tamaulipas. Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, 186 p.
- Puig, H. 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de Gómez Farías. *Biotam* 1: 34-53.
- Quintos, A., I. Luna-Vega, O. Alcántara y C. A. Ruiz-Jiménez. 2004. Síndrome de dispersión de plantas representativas del bosque mesófilo de montaña del estado de Hidalgo, México. *Memorias del XVI Congreso Mexicano de Botánica*, 17-22 octubre, Oaxaca, Oaxaca.
- Ramírez, F. 1999. Flora y vegetación de la sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 409 p.
- Ramírez-Marcial, N., S. Ochoa-Gaona, M. González-Espinosa y P. Quintana-Ascencio. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botanica Mexicana* 44: 59-85.
- Ramírez-Marcial, N. 2001. Diversidad florística del bosque mesófilo de montaña en el norte de Chiapas y su relación con México y Centroamérica. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 69:63-76.
- Reyes, G. y A. Breceda. 1985. Análisis de la composición florística y estructura de la vegetación secundaria derivada de un bosque mesófilo de montaña en Gómez Farías, Tamaulipas (México). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 168 p. Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán. 168 p.
- Reyes, M. 2003. Estudio de la vegetación en los municipios de Honey y Pahuatlán de la sierra Norte de Puebla, Puebla. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 81 p.
- Reynoso, J. 2004. Florística y fitogeografía de la flora arbórea del bosque mesófilo de montaña en San Sebastián del Oeste, Jalisco, México. Tesis, Maestría, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Departamento de Botánica y Zoología, Universidad de Guadalajara, Jalisco. 97 p.
- Rincón, A. 2007. Estructura y composición florística de los bosques tropicales húmedos de montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 105 p.
- Ruiz-Jiménez, C.A. 1995. Análisis estructural del bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 103 p.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. Meave y J. L. Contreras. 2000. El bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez (Oaxaca), México: análisis estructural. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 65:23-37.
- Ruiz-Jiménez, C. A., J. Escutia, N. Mejía-Domínguez y P. Mendoza. 2005. Estructura y composición de la vegetación sobre un trazo carretero: un estudio en un bosque amenazado. *Memorias del I Simposio Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México*, 17-18.XI.2005, Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz.
- Rzedowski, J. 1966. Vegetación del estado de San Luis Potosí. *Acta Científica Potosina* 5:5-291.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. Bosque mesófilo de montaña. *In* La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 9:1-123.
- Rzedowski, J. 1970. Nota sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México* 18:91-106.
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36:93-123.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. y T. Reyna-Trujillo. 1990. Divisiones florísticas. Tópicos fitogeográficos (provincias, matorral xerófilo y cactáceas). IV. 8.3. *In* Atlas Nacional de México, vol. II. Escala 1:8000000. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14 3-21.
- Saavedra-Millán, F. 2009. Estudio de la vegetación del Parque Estatal Francisco Torres Moreno, Cerro del Huixtecto, Taxco, Guerrero, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 161 p.
- Sahagún, E. 2004. Ordenación del bosque mesófilo en el cerro La Mona, sierra de Coalcomán, México, en el contexto del cambio climático. Tesis, Doctorado Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad de Guadalajara. Zapopan, Jalisco. 115 p.
- Sánchez, G. 2001. Estudio de la interacción planta-herbívoro en el bosque mesófilo de la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. Tesis, Doctorado Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 157 p.
- Sánchez-González, A. y L. López-Mata. 2003. Clasificación y

- ordenación de la vegetación del norte de la sierra Nevada a lo largo de un gradiente altitudinal. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 74: 47-71.
- Sánchez-González, A. 2004. Análisis sinecológico, florístico y biogeográfico de la vegetación del norte de la sierra Nevada. Tesis, Doctorado Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 153 p.
- Sánchez-Rodríguez, E. 2002. Estructura, composición florística y diversidad de especies arbóreas de un bosque mesófilo de montaña en Cuзалapa, Sierra de Manantlán, Jalisco, México. Tesis, Maestría Colegio de Postgraduados, Texcoco, Estado de México. 133 p.
- Sánchez-Rodríguez, E., L. López-Mata, E. García-Moya y R. Cuevas-Guzmán. 2003. Estructura, composición florística y diversidad de especies leñosas de un bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, Jalisco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 73:17-34.
- Santiago, A. 1992. Estudio fitosociológico del bosque mesófilo de montaña de la sierra de Manantlán. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Guadalajara, Jalisco. 111 p.
- Santiago, A. y E. Jardel. 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam* 5:13-26.
- Santiago, A. 2006. Efecto de la fragmentación en la diversidad del bosque mesófilo de montaña, Sierra de Manantlán, México. Tesis, Maestría. Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Zapopan, Jalisco. 79 p.
- SEMARNAT (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, protección ambiental-especies nativas de México de flora y fauna silvestres-categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario Oficial de la Federación*, 30 de diciembre, México, D. F.
- Smith, M. 1995. La riqueza y diversidad de la flora arbórea de un bosque mesófilo de montaña del centro de Veracruz, bajo dos condiciones distintas de exposición. Tesis Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 377 p.
- Soto, M. y L. Gama. 1997. Climas. In *Historia natural de Los Tuxtlas*, E. González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt (eds.). UNAM/ CONABIO, México, D. F. p 7-23.
- Soto, M. 2004. El clima. In *Los Tuxtlas, el paisaje de la sierra*, S. Guevara, J. Laborde y G. Sánchez-Ríos (eds.). Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. p 196-198.
- Stadtmüller, T. 1987. Los bosques nublados en el trópico húmedo. Universidad de las Naciones Unidas, Turrialba. 85 p.
- Téllez-Valdés, O. 1995. Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 166 p.
- Toledo, V. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico. In *Biological diversification in tropics*, G. T. Prance (ed.). Columbia University Press. Nueva York. p 93-111.
- Tolomé, J. 1993. Caída de hojarasca y comportamiento fenológico de las especies arbóreas del bosque mesófilo de montaña del Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero (Xalapa, Ver.). Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 74 p.
- Torres, M. 1991. Estudio florístico de la sierra de Sultepec, Estado de México. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Iztacala, Estado de México. 49 p.
- Trejo, I. 2004. Clima. In *Biodiversidad de Oaxaca*, A. García-Mendoza, M. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). UNAM/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ WWF, México, D. F. p 67-85.
- Valdez, V., R. Foroughbakhch y G. Alanís. 2003. Distribución relictual del bosque mesófilo de montaña en el noroeste de México. *Ciencia, Universidad Autónoma de Nuevo León* 6:360-365.
- Vargas, Y. 1982. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque mesófilo de montaña en Huayacocotla, Ver. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 105 p.
- Vargas, Y. 2005. Ecology of disjunct cloud forest sugar maple populations (*Acer saccharum* subsp. *skutchii*) in north and central America. Master in Sciences Thesis, Louisiana State University and Agricultural and Mechanical College, Baton Rouge. 122 p.
- Vázquez-García, J. 1993. Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America. In *Tropical montane cloud forests*. Ecological Studies 110. L. S. Hamilton, J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.). Springer, New York, p 315-332.
- Vázquez, J., R. Cuevas, T. Cochrane, H. Iltis, F. Santana y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. *Sida, Botanical Miscellany* 13 —IMECIBIO-Universidad de Guadalajara/ Universidad de Wisconsin-Madison— Botanical Research Institute of Texas, Fort Worth. 316 p.
- Vázquez, J., Y. Vargas y F. Aragón. 1999. Descubrimiento de un bosque de *Acer-Podocarpus-Abies* en el municipio de Talpa de Allende, Jalisco, México. *Boletín del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara* 7:159-183.
- Vázquez, M., J. Campos y A. Cruz. 2006. Los helechos y plantas afines del bosque mesófilo de montaña de Banderilla, Veracruz, México. *Polibotánica* 22:63-77.
- Vázquez, V. 2000. Riqueza fanerogámica del municipio de Jilotepec, Veracruz, México. Tesis, Maestría Instituto de Genética Forestal, Universidad Veracruzana. Xalapa, Veracruz. 232 p.
- Williams-Linera, G. 1991. Nota sobre la estructura del estrato arbóreo del bosque mesófilo de montaña en los alrededores

- del campamento "El Triunfo", Chiapas. *Acta Botanica Mexicana* 13:1-7.
- Williams-Linera, G., I. Pérez-García y J. Tolomé. 1996. El bosque mesófilo de montaña y un gradiente altitudinal del centro de Veracruz, México. *La Ciencia y El Hombre. Universidad Veracruzana* 23:149-161
- Williams-Linera, G. y A. López-Gómez. 2008. Estructura y diversidad de la vegetación leñosa. *In Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad manejo y conservación*, R. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehltreter (eds.). Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz/ Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p 55-68.
- Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña de México y sus plantas vasculares: catálogo florístico-taxonómico. UNAM/ CONABIO. México, D. F. 38 p.
- Zamora, P. 1992. Flora vascular del municipio de Tlalnahuayocan, Veracruz. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. 104 p.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón-de Rzedowski. 1992. La vegetación del estado de Querétaro. Panorama preliminar. Centro Regional del Bajío, INECOL, Querétaro, Querétaro. 92 p. Pátzcuaro, Michoacán. 92 p.
- Zarco, P. 2000. Análisis de la vegetación y fauna asociada en bosques templados del Parque Nacional Lagunas de Montebello, Chiapas. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, Estado de México. 61 p.

Cuadro 1. Ubicación de localidades con BMM en la República Mexicana

| Núm. | Localidad | Estado (s) | Coordenadas extremas | Provincia florística <i>sensu</i> Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993) | Autor (es) |
|------|--------------------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1 | Montebello | Chiapas | 16°04'40" - 16°10'20" N / 91°37'40" - 91°47'40" O | Serranías Transísmicas (Meseta central de Chiapas) | Carlson (1954), Zarco (2000) |
| 2 | Misantla | Veracruz | 19°44'58" - 19°52'09" N / 96°48'34" - 96°55'23" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Gómez-Pompa (1966) |
| 3 | Xilitla | San Luis Potosí | 21°16'18" - 21°24'18" N / 99°01'55" - 99°06'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Rzedowski (1966) |
| 4 | Nueva Galicia | Colima, Nayarit, Jalisco y Michoacán | 18°45'10" - 22°54'14" N / 100°44'16" - 105°13'12" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Sierra Madre del Sur) | Rzedowski y McVaugh (1966) |
| 5 | Valle de México | Distrito Federal y Estado de México | 18°45'10" - 19°34'08" N / 98°42'40" - 99°24'35" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Rzedowski (1969) |
| 6 | Córdoba | Veracruz | 18°20'00" - 19°12'00" N / 96°36'00" - 97°08'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Chiang (1970) |
| 7 | Volcán San Martín | Veracruz | 18°33'06" - 18°34'03" N / 95°10'49" - 95°12'41" O | Costa del Golfo de México (Planicie Costera del Golfo de México) | Álvarez del Castillo (1977) |
| 8 | Chinantla | Oaxaca | 17°35'03" - 17°37'05" N / 96°22'10" - 96°28'09" O | Serranías Meridionales (sierra Norte de Oaxaca) | Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) |
| 9 | Huayacocotla | Veracruz | 20°32'29" - 20°38'48" N / 98°25'36" - 98°29'32" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Vargas (1982), Ballesteros (1986), Juárez (2008) |
| 10 | Reserva de la Mariposa Monarca | Estado de México y Michoacán | 19°57'07" - 19°59'42" N / 100°06'39" - 100°09'54" O y 19°18'32" - 19°44'27" N / 100°09'07" - 100°22'26" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Ibarra (1983), Cornejo-Tenorio et al. (2003) |
| 11 | Gómez Farías | Tamaulipas | 23°03'53" - 23°07'06" N / 99°10'53" - 99°12'36" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Puig y Bracho (1983), Reyes y Breceda (1985), Puig y Bracho (1987), Puig (1989), Arriaga (1994), Sánchez (2001) |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Núm.</i> | <i>Localidad</i> | <i>Estado (s)</i> | <i>Coordenadas extremas</i> | <i>Provincia florística sensu Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993)</i> | <i>Autor (es)</i> |
|-------------|--------------------------------|------------------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------|
| 12 | Omitemi | Guerrero | 17°30'33" - 17°35'11" N / 99°39'27" - 99°44'04" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | García (1988), Meave et al. (1992), Jiménez et al. (1993) |
| 13 | Cerro Salomón | Oaxaca | 16°30'00" - 16°46'15" N / 94°00'00" - 94°15'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre de Chiapas) | Ishiki (1988) |
| 14 | Teocelo | Veracruz | 19°18'59" - 19°23'23" N / 96°57'58" - 97°05'46" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Luna-Vega et al. (1988) |
| 15 | Noreste del Pico de Orizaba | Veracruz | 19°07'03" - 19°10'03" N / 97°02'39" - 97°06'23" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Martínez (1988) |
| 16 | Ocuilan | Estado de México, Morelos | 18°58'12" - 19°02'07" N / 99°16'32" - 99°21'37" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Luna-Vega et al. (1989) |
| 17 | Jocotepec | Jalisco | 20°20'40" - 20°23'16" N / 103°22'50" - 103°26'47" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Machuca (1989) |
| 18 | Zacualpan | Estado de México | 18°38'50" - 18°43'37" N / 99°46'06" - 99°51'21" O | Serranías Meridionales (Depresión del Balsas) | Fragoso (1990) |
| 19 | Morelia | Michoacán | 19°40'15" - 19°48'31" N / 101°08'40" - 101°14'53" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Madrigal (1990), Madrigal y Guridi (inédito), López (1997) |
| 20 | Sierra de San Carlos | Tamaulipas | 24°31'21" - 24°38'33" N / 98°57'15" - 99°05'41" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Briones (1991) |
| 21 | El Triunfo | Chiapas | 15°35'36" - 15°43'17" N / 92°41'57" - 92°52'38" O | Soconusco (Sierra Madre de Chiapas) | Long y Heath (1991) |
| 22 | Sierra de Sultepec | Estado de México | 18°41'36" - 18°53'11" N / 99°51'32" - 100°07'37" O | Serranías Meridionales (Depresión del Balsas) | Torres (1991) |
| 23 | Coacoatzintla | Veracruz | 19°38'55" - 19°39'15" N / 96°56'45" - 96°57'12" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Croda (1992), Smith (1995) |
| 24 | Barranca de las Minas | Veracruz | 19°40'48" - 19°43'57" N / 97°04'07" - 97°09'09" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Durán (1992) |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Núm.</i> | <i>Localidad</i> | <i>Estado (s)</i> | <i>Coordenadas extremas</i> | <i>Provincia florística sensu Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993)</i> | <i>Autor (es)</i> |
|-------------|------------------------------------------------------|-------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 25 | Manantlán | Jalisco | 19°25'00" - 19°45'00" N / 103°45'00" - 104°30'00" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Muñoz (1992), Santiago (1992), Santiago y Jardel (1993), Vázquez et al. (1995), Cuevas (2002), Sánchez- Rodríguez (2002), Sánchez-Rodríguez et al. (2003), Santiago (2006) |
| 26 | Tlalnelhueyocan | Veracruz | 19°30'53" - 19°33'30" N / 96°58'34" - 97°01'08" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Zamora (1992), Osorio (2003) |
| 27 | Noreste de Querétaro | Querétaro | 21°09'28" - 21°26'23" N / 99°04'39" - 99°10'50" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Zamudio et al. (1992), Díaz- Barriga et al. (1992) |
| 28 | San Jerónimo Coatlán | Oaxaca | 16°09'00" - 16°15'00" N / 96°52'00" - 97°01'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | Campos (1993), Campos y Villaseñor (1995) |
| 29 | Cuenca del Río Chiquito | Michoacán | 19°36'36" - 19°39'39" N / 101°03'32" - 101°11'22" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Medina y Rodríguez (1993) |
| 30 | Mesa basáltica de Holotepec | Estado de México | 18°59'09" - 19°03'19" N / 99°24'15" - 99°28'03" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Miranda y González (1993) |
| 31 | Parque Ecológico Francisco Javier Clavijero | Veracruz | 19°30'30" N / 96°55'00" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Tolomé (1993) |
| 32 | El Palmito | Sinaloa | 23°33' N / 105°50' O | Sierra Madre Occidental (Sierra Madre Occidental) | Ahumada (1994) |
| 33 | Sierra de San Juan | Nayarit | 21°22'47" - 21°32'05" N / 104°55'24" - 105°03'19" O | Serranías Meridionales (Planicie Costera del Noroeste) | Blanco (1994), Téllez-Valdés (1995) |
| 34 | Las Joyas | Jalisco | 19°35'40" - 19°36'46" N / 104°14'53" - 104°16'17" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Cuevas (1994) |
| 35 | Tlanchinol | Hidalgo | 20°57'20" - 21°01'45" N / 98°32'56" - 98°40'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Luna-Vega et al. (1994) |
| 36 | Noroeste de Michoacán | Michoacán | 20°35'00" - 20°25'00" N / 101°40'00" - 102°30'00" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Labat (1995) |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Núm.</i> | <i>Localidad</i> | <i>Estado (s)</i> | <i>Coordenadas extremas</i> | <i>Provincia florística sensu Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993)</i> | <i>Autor (es)</i> |
|-------------|-----------------------------|-------------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------|
| 37 | Valle de Bravo | Estado de México | 19°06'32" - 19°10'19" N / 100°01'00" - 100°09'38" O | Serranías Meridionales (Depresión del Balsas) | López (1995) |
| 38 | Temascaltepec | Estado de México | 19°00'04" - 19°00'16" N / 99°55'00" - 100°04'30" O | Serranías Meridionales (Depresión del Balsas) | Orozco (1995) |
| 39 | Huautla de Jiménez | Oaxaca | 18°07'00" - 18°12'00" N / 96°57'00" - 97°02'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Ruiz-Jiménez (1995), Ruiz- Jiménez et al. (2000) |
| 40 | Tenango de Doria | Hidalgo | 19°22'00" - 20°40'00" N / 97°59'00" - 98°44'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Alcántara (1996), Alcántara y Luna- Vega (1997) |
| 41 | Sierra de Juárez | Oaxaca | 17°34'16" - 17°37'15" N / 96°20'00" - 96°28'35" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Boyle (1996) |
| 42 | La Sepultura | Chiapas | 16°01'56" - 16°24'12" N / 93°28'58" - 93°48'58" O | Serranías Transistmicas (Sierra Madre de Chiapas) | Castillo (1996) |
| 43 | Cuenca del Lago Zirahuén | Michoacán | 19°24'16" - 19°25'11" N / 101°45'01" - 101°46'01" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Pérez-Cáliz (1996) |
| 44 | Centro de Veracruz | Veracruz | 19°30'00" - 19°43'59" N / 91°19'59" - 97°15'00" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Williams-Linera et al. (1996) |
| 45 | San Joaquín | Querétaro | 20°55'25" - 20°55'37" N / 99°34'02" - 99°34'09" O | Altiplanicie (Sierra Madre Oriental) | Fernández y Colmenero (1997) |
| 46 | Coatepec | Veracruz | 19°28'00" - 19°31'00" N / 96°56'45" - 97°04'00" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Luna (1997), García-Franco et al. (2008), Castillo- Campos y Luna (2009) |
| 47 | Tancitaro | Michoacán | 19°18'33" - 19°28'24" N / 102°14'57" - 102°30'14" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | García et al. (1998) |
| 48 | Molocotlán | Hidalgo | 20°44'28" - 20°48'03" N / 98°41'09" - 98°43'19" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Mayorga et al. (1998) |
| 49 | Cerro Huitepec | Chiapas | 16°44'27" - 16°44'53" N / 92°41'35" - 92°41'53" O | Serranías Transistmicas (Meseta Central de Chiapas) | Ramírez-Marcial et al. (1998) |
| 50 | Sierra de Santa Marta | Veracruz | 18°31'59" - 18°34'45" N / 95°09'13" - 95°13'03" O | Costa del Golfo de México (Planicie Costera del Golfo de México) | Ramírez (1999) |

Cuadro 1. Continúa

| Núm. | Localidad | Estado (s) | Coordenadas extremas | Provincia florística <i>sensu</i> Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993) | Autor (es) |
|------|-----------------------------------|------------|--------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------|
| 51 | Rincón Chamula | Chiapas | 17°11'32" N / 92°55'42" O | Serranías Transistmicas (Meseta Central de Chiapas) | Ramírez-Marcial et al. (1999), Mascarúa (2000) |
| 52 | Refugio la Cumbre | Jalisco | 20°11'42" - 20°12'44" N / 104°44'23" - 104°45'20" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Vázquez-García et al. (1999), Vargas (2005) |
| 53 | Tiltepec | Oaxaca | 17°31'30" N / 96°18'14" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Arellanes (2000) |
| 54 | Nuevo San Juan Parangaricutiro | Michoacán | 19°21'00" - 19°34'00" N / 102°08'00" - 102°17'00" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Medina et al. (2000) |
| 55 | Jilotepec | Veracruz | 19°35'27" - 19°37'29" N / 96°52'29" - 96°58'58" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Vázquez (2000) |
| 56 | Eloxochitlán | Hidalgo | 20°43'00" - 20°47'00" N / 98°44'00" - 98°46'30" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Alcántara y Luna- Vega (2001) |
| 57 | Tlahuelompa | Hidalgo | 20°36'00" - 20°38'00" N / 98°34'00" - 98°38'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Alcántara y Luna- Vega (2001) |
| 58 | El Rincón | Oaxaca | 17°19'43" - 17°22'28" N / 96°15'39" - 96°21'29" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Blanco (2001), Hernández (2001) |
| 59 | El Jilguero | Guerrero | 17°26'00" - 17°35'00" N / 99°58'00" - 100°05'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | Diego-Pérez et al. (2001) |
| 60 | Carrizal de Bravos | Guerrero | 17°32'30" - 17°37'16" N / 99°47'56" - 99°54'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | Fonseca et al. (2001), Catalán (2004) |
| 61 | Xico | Veracruz | 19°26'48" - 19°29'52" N / 96°59'45" - 97°04'12" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Acosta (2002) |
| 62 | Landa de Matamoras | Querétaro | 21°06'00" - 21°27'00" N / 99°02'00" - 99°27'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Cartujano et al. (2002) |
| 63 | El Molote | Guerrero | 17°24'50" - 17°27'30" N / 100°09'40" - 100°12'20" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | Lozada et al. (2003) |
| 64 | Teipan | Oaxaca | 16°14'49" - 16°15'38" N / 95°58'55" - 95°59'41" O | Serranías Meridionales (Sierra Madre del Sur) | Mejía (2003) |
| 65 | Sierra Norte | Puebla | 20°13'41" - 20°17'31" N / 98°07'59" - 98°14'20" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Reyes (2003) |

Cuadro 1. Continúa

| <i>Núm.</i> | <i>Localidad</i> | <i>Estado (s)</i> | <i>Coordenadas extremas</i> | <i>Provincia florística sensu Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993)</i> | <i>Autor (es)</i> |
|-------------|-------------------------|-----------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|
| 66 | Noroeste de México | Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas | 22°11'27" - 22°20'41" N / 99°25'32" - 99°29'43" O y 25°10'41" - 25°10'53" N / 100°07'02" - 100°07'37" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Valdez et al. (2003) |
| 67 | Magdalena Contreras | Distrito Federal | 19°16'25" - 19°17'18" N / 99°15'42" - 99°17'01" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Ávila (2004), Ávila (2006), Ávila et al. (2008) |
| 68 | Lolotla | Hidalgo | 20°50'00" - 20°54'00" N / 98°40'00" - 98°43'00" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Escutia (2004), Ponce-Vargas et al. (2006) |
| 69 | Sierra de Taxco | Guerrero | 18°30'00" - 18°47'00" N / 99°33'00" - 99°46'00" O | Serranías Meridionales (Depresión del Balsas) | Martínez et al. (2004), Saavedra-Millán (2009) |
| 70 | Piedra Larga | Oaxaca | 16°31'00" - 16°37'00" N / 95°45'00" - 95°51'00" O | Sierra Madre del Sur (Sierra Madre del Sur) | Peterson et al. (2004) |
| 71 | Pisaflores | Hidalgo | 21°12'20" N / 98°58'35" O y 21°13'05" N / 98°58'50" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Quintos et al. (2004) |
| 72 | San Sebastián del Oeste | Jalisco | 20°41'40" - 20°43'36" N / 104°52'30" - 104°53'10" O y 20°45'57" - 20°45'40" N / 104°56'57" - 104°58'05" O | Costa Pacífica (Faja Volcánica Transmexicana) | Reynoso (2004) |
| 73 | Cerro la Mona | Michoacán | 18°40'59" - 18°41'56" N / 103°24'46" - 103°25'51" O | Costa Pacífica (Sierra Madre del Sur) | Sahagún (2004) |
| 74 | Sierra Mazateca | Oaxaca | 18°00'00" - 18°22'00" N / 96°30'00" - 97°15'00" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Lorea (2005) |
| 75 | Huauchinango | Puebla | 20°07'52" - 20°10'22" N / 98°01'11" - 98°07'01" O | Sierra Madre Oriental (Sierra Madre Oriental) | Ruiz-Jiménez et al. (2005), Mendoza et al. (2005) |
| 76 | Sierra Sur | Oaxaca | 15°57'00" - 16°03'00" N / 96°20'00" - 96°38'00" O | Sierra Madre del Sur (Sierra Madre del Sur) | Montalvo (2006) |
| 77 | Banderilla | Veracruz | 19°34'36" - 19°35'10" N / 96°56'35" - 96°56'59" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | Vázquez et al. (2006) |
| 78 | Santa Cruz Tepetotutla | Oaxaca | 17°38'54" - 17°42'15" N / 96°31'38" - 96°33'36" O | Serranías Meridionales (Sierra Norte de Oaxaca) | Rincón (2007) |

Cuadro 1. Continúa

| Núm.. | Localidad | Estado (s) | Coordenadas extremas | Provincia florística sensu Rzedowski (1978) y Rzedowski y Trujillo (1990); entre paréntesis las subprovincias geológicas de Ferrusquía-Villafranca (1993) | Autor (es) |
|-------|---------------------|------------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 79 | Chimalapas | Oaxaca | 16°42'09" - 16°44'30.1" N / 94°11'30.2" - 94°16'49" O | Serranías meridionales (Sierra Madre de Chiapas) | Gallardo- Hernández et al. (2008) |
| 80 | La Cortadura | Veracruz | 19°29'00" - 19°29'35" N / 97°02'00" - 97°02'45" O | Sierra Madre Oriental (Faja Volcánica Transmexicana) | García-Franco et al. (2008) |
| 81 | Cerro Cebú | Chiapas | 15°49'00" - 15°50'00" N / 93°02'00" - 93°05'00" O | Soconusco (Sierra Madre de Chiapas) | Martínez-Meléndez et al. (2008) |
| 82 | Arroyo Agua Fría | Colima | 19°17'34" - 19°18'52" N / 104°01'17" - 104°02'54" O | Serranías meridionales (Sierra Madre del Sur) | Padilla et al. (2008) |
| 83 | Las Cañadas | Veracruz | 19°09'59" - 19°11'09" N / 96°57'29" - 96°59'38" O | Serranías Meridionales (Faja Volcánica Transmexicana) | Williams-Linera y López-Gómez (2008), García- Franco y Toledo (2008), Mehltreter (2008) |

Cuadro 2. Parámetros bioclimáticos utilizados por el programa BIOCLIM (Houlder et al., 2000)

| |
|------------------------------------------------------------------------------|
| 1. Temperatura promedio anual (°C) |
| 2. Oscilación diurna de la temperatura (°C) |
| 3. Isotermalidad (°C) (cociente entre parámetros 2 y 7) |
| 4. Estacionalidad de la temperatura (coeficiente de variación, en %) |
| 5. Temperatura máxima promedio del periodo más cálido (°C) |
| 6. Temperatura mínima promedio del periodo más frío (°C) |
| 7. Oscilación anual de la temperatura (°C) (cociente entre parámetros 5 y 6) |
| 8. Temperatura promedio del cuatrimestre más lluvioso (°C) |
| 9. Temperatura promedio del cuatrimestre más seco (°C) |
| 10. Temperatura promedio del cuatrimestre más cálido (°C) |
| 11. Temperatura promedio del cuatrimestre más frío (°C) |
| 12. Precipitación anual (mm) |
| 13. Precipitación del periodo más lluvioso (mm) |
| 14. Precipitación del periodo más seco (mm) |
| 15. Estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación, en %) |
| 16. Precipitación del cuatrimestre más lluvioso (mm) |
| 17. Precipitación del cuatrimestre más seco (mm) |
| 18. Precipitación del cuatrimestre más cálido (mm) |
| 19. Precipitación del cuatrimestre más frío (mm) |

Apéndice. Especies arbóreas del BMM para cada grupo identificado.

| Familia | | Especie | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|----|------------------------------------------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Pinaceae | 1 | <i>Abies religiosa</i> (Kunth) Schltdl et Cham. | | | | | | | | | + | | | | | | |
| Sapindaceae | 2 | <i>Acer negundo</i> var. <i>mexicanum</i> (DC.) Standl. et Steyerl. | + | | | | | | | | + | | | | | | |
| Euphorbiaceae | 3 | <i>Alchornea latifolia</i> Sw. | | | | | | | | | | + | | | | + | |
| Betulaceae | 4 | <i>Alnus acuminata</i> Kunth subsp. <i>arguta</i> (Schltdl.) Furlow | | | + | | | | + | + | + | | | | | | |
| Betulaceae | 5 | <i>Alnus jorullensis</i> Kunth subsp. <i>lutea</i> Furlow | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Cyatheaceae | 6 | <i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant | | + | | | + | | | | | | | | | | |
| Annonaceae | 7 | <i>Annona globiflora</i> Schltdl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Cannabaceae | 8 | <i>Aphananthe monoica</i> (Hemsl.) J.-Leroy | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Cannabaceae | 9 | <i>Bejaria aestuans</i> Mutis ex L. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Lauraceae | 10 | <i>Beilschmiedia mexicana</i> (Mez) Kosterm. | | + | | | | | | | | | | | | + | |
| Berberidaceae | 11 | <i>Berberis gracilis</i> Benth. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Euphorbiaceae | 12 | <i>Bernardia dodecandra</i> (Sessé ex Cavagnaro) McVaugh | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Sapindaceae | 13 | <i>Billia hippocastanum</i> Peyr. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Urticaceae | 14 | <i>Boehmeria ulmifolia</i> Wedd. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Moraceae | 15 | <i>Brosimum alicastrum</i> Sw. subsp. <i>alicastrum</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Brunelliaceae | 16 | <i>Brunellia mexicana</i> Standl. | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Malpighiaceae | 17 | <i>Bunchosia lindeniana</i> A. Juss. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Scrophulariaceae | 18 | <i>Buddleja americana</i> L. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Scrophulariaceae | 19 | <i>Buddleja cordata</i> Kunth subsp. <i>cordata</i> | + | + | | | | | | | + | | | | | | |
| Scrophulariaceae | 20 | <i>Buddleja parviflora</i> Kunth | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Scrophulariaceae | 21 | <i>Buddleja sessiliflora</i> Kunth | | | | | | | + | | | | | | | | |
| Burseraceae | 22 | <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Betulaceae | 23 | <i>Carpinus caroliniana</i> Walt. | + | + | + | | + | + | + | + | | | | + | + | | |
| Juglandaceae | 24 | <i>Carya ovata</i> (Mill.) K. Koch var. <i>mexicana</i> (Engelm. Ex Hemsl.) W.E. Manning | | + | | | | | | | | | | + | | | |
| Meliaceae | 25 | <i>Cedrela odorata</i> L. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Fabaceae | 26 | <i>Cercis canadensis</i> L. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Rosaceae | 27 | <i>Cercocarpus macrophyllus</i> C.K. Schneid. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Solanaceae | 28 | <i>Cestrum tomentosum</i> L.f. | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Verbenaceae | 29 | <i>Citharexylum hidalgense</i> Moldenke | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Clethraceae | 30 | <i>Clethra alcoceri</i> Greenm. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Clethraceae | 31 | <i>Clethra mexicana</i> DC. | + | | + | | | | + | | + | | | + | + | | + |

Apéndice. Continúa.

| | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|----|----------------------------------------------------------------------------------|----|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Clethraceae | 32 | <i>Clethra pringlei</i> S. Watson | | + | | | | | | | | | | | + | | + |
| Pentaphylacaceae | 33 | <i>Cleyera integrifolia</i> (Benth.) Choisy | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Pentaphylacaceae | 34 | <i>Cleyera theaeoides</i> (Sw.) Choisy | + | + | | + | | | | | | | | | | | |
| Clusiaceae | 35 | <i>Clusia salvinii</i> Donn. Sm. | | | | + | | + | | | | | | | | | |
| Cornaceae | 36 | <i>Cornus disciflora</i> DC. | + | + | | | | + | + | + | + | | | | | | |
| Cornaceae | 37 | <i>Cornus excelsa</i> Kunth | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Rosaceae | 38 | <i>Crataegus mexicana</i> Moc. et Sessé ex DC. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Cyatheaceae | 39 | <i>Cyathea bicrenata</i> Liebm. | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Cyatheaceae | 40 | <i>Cyathea divergens</i> Kunze var. <i>tuerckheimii</i> (Maxon) R.M. Tryon | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Cyatheaceae | 41 | <i>Cyathea fulva</i> (M. Martens et Galeotti) Fée | + | | | + | | | | | | + | | | | | |
| Fabaceae | 42 | <i>Dalbergia palo-escrito</i> Rzed. et Guridi-Gómez | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Thymelaeaceae | 43 | <i>Daphnopsis mollis</i> (Cham. et Schltdl.) Standl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Araliaceae | 44 | <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. et Planch. | | + | | + | | + | | + | | | | | + | | |
| Rubiaceae | 45 | <i>Deppea grandiflora</i> Schltdl. | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Winteraceae | 46 | <i>Drimys winteri</i> J.R. Forst. et G. Forst. | | | | + | | | | | | + | | | | | |
| Putranjivaceae | 47 | <i>Drypetes lateriflora</i> (Sw.) Krug. et Urb. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Celastraceae | 48 | <i>Elaeodendron trichotomum</i> (Turcz.) Lundell | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Myrtaceae | 49 | <i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. et Cham.) Hook et Arn. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Celastraceae | 50 | <i>Euonymus acuminatus</i> Benth. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Sapindaceae | 51 | <i>Exothea paniculata</i> (Juss.) Radlk. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Oleaceae | 52 | <i>Forestiera reticulata</i> Torr. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Onagraceae | 53 | <i>Fuchsia arborescens</i> Sims subsp. <i>arborescens</i> | + | | | | | | | + | | | | | | | |
| Oleaceae | 54 | <i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh. | | | | | | + | | + | | | | | | | |
| Garryaceae | 55 | <i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth. subsp. <i>laurifolia</i> | | + | | | | | + | | + | | | | | | |
| Rubiaceae | 56 | <i>Glossostipula concinna</i> (Standl.) Lorence | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Meliaceae | 57 | <i>Guarea glabra</i> Vahl | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Euphorbiaceae | 58 | <i>Gymnanthes longipes</i> Müll. Arg. | | + | | | | | | | | | | | | | |

Apéndice. Continúa.

| | | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------|----|--------------------------------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Chloranthaceae | 59 | <i>Hedyosmum mexicanum</i> C. Cordem. | | | | | + | | | + | | + | | | | | |
| Malvaceae | 60 | <i>Heliocarpus americanus</i> L. var. <i>americanus</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Malvaceae | 61 | <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz. | | + | | | | | | | | | | | | + | |
| Fabaceae | 62 | <i>Inga jinicuil</i> Schltdl. | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Aquifoliaceae | 63 | <i>Ilex brandegeana</i> Loes. | | | | | | + | | | | | | | | | |
| Aquifoliaceae | 64 | <i>Ilex condensata</i> Turcz. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Aquifoliaceae | 65 | <i>Ilex discolor</i> Hemsl. var. <i>discolor</i> | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Aquifoliaceae | 66 | <i>Ilex discolor</i> Hemsl. var. <i>tolucana</i> (Hemsl.) Edwin ex T.R. Dudley | | | | | | | | | + | | | | | | |
| Juglandaceae | 67 | <i>Juglans mollis</i> Engelm. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Asteraceae | 68 | <i>Koanophyllon pittieri</i> (Klatt) R.M. King et Rob. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Fabaceae | 69 | <i>Leucaena pulverulenta</i> (Schltdl.) Benth. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Hamamelidaceae | 70 | <i>Liquidambar styraciflua</i> L. | + | + | + | + | + | | | | | + | | + | | + | |
| Lauraceae | 71 | <i>Litsea glaucescens</i> Kunth | | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Fabaceae | 72 | <i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth. var. <i>rugosus</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Cannabaceae | 73 | <i>Lozanella enantiophylla</i> (Donn. Sm.) Killip et C.V. Morton | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Ericaceae | 74 | <i>Lyonia squamulosa</i> M. Martens et Galeotti | + | | | | | | | | | + | | | | | |
| Magnoliaceae | 75 | <i>Magnolia dealbata</i> Zucc. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Magnoliaceae | 76 | <i>Magnolia schiedeana</i> Schltdl. | + | + | | | | | | | | + | | | | + | |
| Sabiaceae | 77 | <i>Meliosma alba</i> (Schltdl.) Walp. | | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Sabiaceae | 78 | <i>Meliosma dentata</i> (Liebm.) Urb. | | | | | | + | + | | | | | | | | |
| Melastomataceae | 79 | <i>Miconia glaberrima</i> (Schltdl.) Naudin | | | + | + | | | | | | + | | | | | |
| Melastomataceae | 80 | <i>Miconia mexicana</i> (Bonpl.) Naudin | | | + | + | | | | | | | | | | | |
| Monimiaceae | 81 | <i>Mollinedia viridiflora</i> tul. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Moraceae | 82 | <i>Morus celtidifolia</i> Kunth | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Myrsinaceae | 83 | <i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem et Schult var. <i>coriacea</i> | + | + | | + | | | | | | | | | | + | |
| Myrsinaceae | 84 | <i>Myrsine juergensenii</i> (Mez) Lundell | | | | + | | | | + | | + | | | | | |
| Nyssaceae | 85 | <i>Nyssa sylvatica</i> Marshall | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Lauraceae | 86 | <i>Ocotea chiapensis</i> (Lundell) standl et Steyerm. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Lauraceae | 87 | <i>Ocotea helicterifolia</i> (Meisn.) Hemsl. | | | | | | | | | | + | | | | | |

Apéndice. Continúa.

| | | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------|-----|-------------------------------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Lauraceae | 88 | <i>Ocotea klotzschiana</i> (Nees) Hemsl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Lauraceae | 89 | <i>Ocotea salvinii</i> Mez | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Juglandaceae | 90 | <i>Oreomunnea mexicana</i> (Standl.) J.-F. Leroy | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Araliaceae | 91 | <i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. et Planch. | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Araliaceae | 92 | <i>Oreopanax echinops</i> (Schltdl. et Cham.) Decne. et Planch | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Araliaceae | 93 | <i>Oreopanax flaccidus</i> Marchal | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Araliaceae | 94 | <i>Oreopanax liebmannii</i> Marchal | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Araliaceae | 95 | <i>Oreopanax peltatus</i> Linden ex Regel | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Araliaceae | 96 | <i>Oreopanax sanderianus</i> Hemsl. | | | | + | | | | + | | | | | | | |
| Araliaceae | 97 | <i>Oreopanax xalapensis</i> (Kunth) Decne. et Planch. | + | | + | + | | | + | + | | + | | + | + | | |
| Oleaceae | 98 | <i>Osmanthus americanus</i> (L.) A. Gray | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Betulaceae | 99 | <i>Ostrya virginiana</i> (Mill.) K. Koch. | + | + | | | | | | + | | | | | | | |
| Rubiaceae | 100 | <i>Palicourea padifolia</i> (Wild. ex Roem. et Schult) C.M. Taylor et Lorence | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Myrsinaceae | 101 | <i>Parathesis chiapensis</i> Fernald | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Myrsinaceae | 102 | <i>Parathesis tenuis</i> Standl. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Celastraceae | 103 | <i>Perrottetia ovata</i> Hemsl. | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Lauraceae | 104 | <i>Persea americana</i> Mill. | | + | | + | | | | | | + | | | | | |
| Asteraceae | 105 | <i>Perymenium grande</i> Hemsl. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Rosaceae | 106 | <i>Photinia mexicana</i> (Baill.) Hemsl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Phyllonomaceae | 107 | <i>Phyllonoma laticuspis</i> (Turcz.) Engl. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Picramniaceae | 108 | <i>Picramnia tetramera</i> Turcz. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Pinaceae | 109 | <i>Pinus greggii</i> Engelm. ex Parl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Pinaceae | 110 | <i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl. var. <i>oocarpa</i> | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Pinaceae | 111 | <i>Pinus patula</i> Schiede ex Schltdl. et Cham. var. <i>patula</i> | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Pinaceae | 112 | <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl. var. <i>pseudostrobus</i> | | | | | | | + | | | | | | | | |
| Platanaceae | 113 | <i>Platanus mexicana</i> Moric. var. <i>mexicana</i> | + | | + | + | | | | | | | | | | | |
| Podocarpaceae | 114 | <i>Podocarpus matudae</i> Lundell | + | | | + | | | | | | + | | | | | |
| Rosaceae | 115 | <i>Prunus brachybotrya</i> Zucc. | + | + | | | | | | | + | + | | | + | | + |
| Rosaceae | 116 | <i>Prunus serotina</i> Ehrh. subsp. <i>capuli</i> (Cav.) McVaugh | + | + | | | | | | + | | | | | | | |

Apéndice. Continúa.

| | | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------|-----|--------------------------------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Rosaceae | 117 | <i>Prunus serotina</i> Ehrh. subsp. <i>serotina</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Asteraceae | 118 | <i>Pseudogynoxys chenopodioides</i> (Kunth) Cabrera var. <i>chenopodioides</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Rubiaceae | 119 | <i>Psychotria trichotoma</i> M. Martens et Galeotti | | | + | | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 120 | <i>Quercus acutifolia</i> Née | | | | | | | | | | | | | + | | |
| Fagaceae | 121 | <i>Quercus affinis</i> Scheidw. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 122 | <i>Quercus candicans</i> Née | | | | + | | | + | + | | | | | | | |
| Fagaceae | 123 | <i>Quercus castanea</i> Née | | | | | | | + | | | | | | | | |
| Fagaceae | 124 | <i>Quercus eugeniifolia</i> Liebm. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 125 | <i>Quercus germana</i> Schltdl. et cham. | + | + | | | | | | | | | | | + | + | |
| Fagaceae | 126 | <i>Quercus laurina</i> Humb. et Bonpl. | | | + | | | | + | | + | | | | | | |
| Fagaceae | 127 | <i>Quercus ocoteifolia</i> Liebm. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 128 | <i>Quercus polymorpha</i> Schltdl. et Cham. | | + | | | | | | | | | | + | | | |
| Fagaceae | 129 | <i>Quercus rugosa</i> Née | | | | | | | + | | + | | | | | | |
| Fagaceae | 130 | <i>Quercus rysophylla</i> Weath. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 131 | <i>Quercus sapotifolia</i> Liebm. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 132 | <i>Quercus sartorii</i> Liebm. | + | + | | | | | | | | | | | | + | |
| Fagaceae | 133 | <i>Quercus scytophylla</i> Liebm. | | | | | | + | | + | | | | | | | |
| Fagaceae | 134 | <i>Quercus segoviensis</i> Liebm. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 135 | <i>Quercus splendens</i> Née | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Fagaceae | 136 | <i>Quercus uxoris</i> McVaugh | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Fagaceae | 137 | <i>Quercus xalapensis</i> Humb. et Bonpl. | + | + | | | | | | | | | | | + | | |
| Celastraceae | 138 | <i>Quetzalia schiedeana</i> (Loes.) Lundell | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Sterculiaceae | 139 | <i>Reevesia clarkii</i> (Monach.et Moldenke) Solheim | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Rhamnaceae | 140 | <i>Rhamnus capreaefolia</i> Schltdl. var. <i>capreaefolia</i> | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Rhamnaceae | 141 | <i>Rhamnus longistyla</i> C.B. Wolf | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Rhamnaceae | 142 | <i>Rhamnus mucronata</i> Schltdl. | | | | + | | | | | | | | | | | |
| Proteaceae | 143 | <i>Roupala montana</i> Aubl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Adoxaceae | 144 | <i>Sambucus nigra</i> L. var. <i>canadensis</i> (L.) Bolli | + | + | + | | | | | | | | | | | | |
| Actinidaceae | 145 | <i>Saurauia scabrida</i> Hemsl. | | + | | + | | | | | | | | | | | |
| Actinidaceae | 146 | <i>Saurauia serrata</i> DC. | | | | | | | | + | | | | | | | |
| Sapindaceae | 147 | <i>Sapindus saponaria</i> L. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Solanaceae | 148 | <i>Solanum laurifolium</i> Mill. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Styracaceae | 149 | <i>Styrax argenteus</i> C. Presl | | | | | | | | + | | | | | | | |

Apéndice. Continúa.

| | | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|-----|----------------------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Styracaceae | 150 | <i>Styrax glabrescens</i> Benth. | | + | + | | + | | | | | | | | | | |
| Styracaceae | 151 | <i>Styrax ramirezii</i> Greenm. | | | | | | + | + | | | | | | | | |
| Symplocaceae | 152 | <i>Symplocos citrea</i> Lex. ex La Llave et Lex. | | | | | | + | + | | | | | | | | |
| Myrsinaceae | 153 | <i>Synardisia venosa</i> (Mast.) Lundell | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Taxaceae | 154 | <i>Taxus globosa</i> Schltdl. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Pentaphylacaceae | 155 | <i>Ternstroemia huasteca</i> B.M. Barthol. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Pentaphylacaceae | 156 | <i>Ternstroemia lineata</i> subsp. <i>lineata</i> | | | | | + | | + | + | + | | | | | | |
| Pentaphylacaceae | 157 | <i>Ternstroemia sylvatica</i> Schltdl. et Cham. | | + | + | | + | | | | | | | | | + | |
| Pentaphylacaceae | 158 | <i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. et Cham. | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Ticodendraceae | 159 | <i>Ticodendron incognitum</i> Gómez Laur. et L.D. Gómez | | | | | | | | | | | + | | | | |
| Malvaceae | 160 | <i>Tilia americana</i> L. var. <i>mexicana</i> (Schltdl.) Hardin | | + | | | | + | | | | | | | | | |
| Cannabaceae | 161 | <i>Trema micrantha</i> (L.) Blume var. <i>micrantha</i> | | + | + | + | | | | | | | | | | + | |
| Meliaceae | 162 | <i>Trichilia havanensis</i> Jacq. | + | + | | | | | | + | | | | | | | + |
| Moraceae | 163 | <i>Trophis chiapensis</i> Brandege | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Moraceae | 164 | <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau | + | | | | + | | | | | | | | | | |
| Moraceae | 165 | <i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Staphyleaceae | 166 | <i>Turpinia insignis</i> (Kunth) Tul. | | | + | | + | | | | | | | + | | | |
| Staphyleaceae | 167 | <i>Turpinia occidentalis</i> (Sw.) G. Don subsp. <i>occidentalis</i> | + | + | | | | | | + | | | | | | | |
| Ulmaceae | 168 | <i>Ulmus mexicana</i> (Liebm.) Planch. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Ericaceae | 169 | <i>Vaccinium leucanthum</i> Schltdl. | + | + | | | | | | | | | | | | | |
| Asteraceae | 170 | <i>Verbesina apleura</i> S.F. Blake | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Adoxaceae | 171 | <i>Viburnum ciliatum</i> Greenm. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Adoxaceae | 172 | <i>Viburnum hartwegii</i> Benth. | | | | | + | | | | | | | | | | |
| Adoxaceae | 173 | <i>Viburnum stenocalyx</i> (Oerst.) Hemsl. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Adoxaceae | 174 | <i>Viburnum tiliifolium</i> (Oerst.) Hemsl. | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Cunoniaceae | 175 | <i>Weinmannia pinnata</i> L. | | | | | | | | | | | + | | | + | |
| Celastraceae | 176 | <i>Wimmeria concolor</i> Schltdl. et Cham. | | + | | | | | | | | | | | | | |
| Salicaceae | 177 | <i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl. | + | + | + | | | | | + | | | | | | + | |
| Rutaceae | 178 | <i>Zanthoxylum clava-herculis</i> L. | + | | | | | | | | | | | | | | |

Apéndice. Continúa.

| | | | Grupos | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------|-----|-------------------------------------------------------|--------|----|----|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Familia | | Especie | A1 | A2 | A3 | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | M |
| Rutaceae | 179 | <i>Zanthoxylum melanostictum</i> Schltdl. et Cham. | | | | | | | | | | + | | | | | |
| Rutaceae | 180 | <i>Zanthoxylum xicense</i> Miranda | + | | | | | | | | | | | | | | |
| Celastraceae | 181 | <i>Zinowiewia concinna</i> Lundell | | | | | | | | | + | | | | | | |



Efecto de la exclusión de ganado en dos especies palatables del matorral xerófilo del Valle de Tehuacán, México

Effect of exclusion of livestock in two species of palatable shrubs of the Tehuacán Valley, Mexico

Elena Baraza¹✉ y Alfonso Valiente-Banuet²

¹Departamento de Biología, Edificio Guillem Colom, Universidad de las Islas Baleares 07120 Mallorca, España.

²Laboratorio Ecología de Comunidades, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Circuito exterior s/n. 04510 México, D. F., México.

✉ elena.baraza@uib.es

Resumen. En numerosas zonas el pastoreo extensivo se ha visto como una amenaza para la conservación de la vegetación. Sin embargo, los herbívoros tienen un papel fundamental en el mantenimiento de los ecosistemas y sus efectos sobre las comunidades vegetales son complejos y específicos para cada zona. Por tanto, es necesario estudiar el efecto de estos herbívoros sobre cada tipo de vegetación. En el presente trabajo se analiza la respuesta a corto plazo, de 2 especies de matorral (*Bouvardia erecta* y *Justicia candicans*), una de ellas en estado crítico de conservación, a la exclusión de ganado mediante cercados. Los resultados muestran que en tan sólo unos meses, las plantas protegidas dentro de los cercados presentaron una mayor cobertura que las situadas fuera. Sólo *J. candicans* muestra una disminución en la inversión reproductora, mientras que para *B. erecta* no se encontró variación en el esfuerzo reproductivo entre plantas ramoneadas y las no ramoneadas, lo cual sugiere que esta especie, en cierto grado, está adaptada a ser consumida. Si bien, será necesario un seguimiento a largo plazo para poder analizar posibles cambios en las poblaciones de estas especies, este trabajo nos muestra el cambio potencial que puede sufrir la vegetación ante la eliminación del ganado.

Palabras clave: *Bouvardia erecta*, cabra doméstica, *Justicia candicans*, floración, tolerancia a la herbivoría, tamaño de planta.

Abstract. In many areas of the planet extensive grazing has been considered as a limitation to the conservation of vegetation. However, herbivores have a fundamental role in maintaining ecosystems and their effects on plant communities are complex and specific. Therefore, studies that analyzed the effect of these herbivores on vegetation are needed. In this study we analyze the response, in the short time, of 2 species of shrubs, one of them in critical state of conservation, to the exclusion of livestock with 3 enclosures. The results show that, in just a few months, the plants included in the enclosures were greater (major canopy area) than plants outside enclosures. However, only one of them shows a decline in reproductive investment while for the other we did not found changes in reproductive effort between plants grazed and not grazed. So we can consider that this shrub species is, to some degree, adapted to be consumed. It will require a long-term monitoring to analyze possible changes in these species population in livestock exclusion areas. However, results showed the potential changes that may occur to vegetation after livestock removal.

Key words: *Bouvardia erecta*, domestic goat, flowering, herbivory tolerance, *Justicia candicans*, plant size.

Introducción

Los herbívoros constituyen un elemento muy importante en la dinámica y funcionamiento básico de la vegetación (Russell et al., 2001); afectan la composición final de la comunidad vegetal, la productividad del ecosistema y el ciclo de nutrientes (Hobbs, 1996; Belsky y Blumenthal, 1997), dando lugar a efectos en cascada en las poblaciones de otros productores o consumidores (Baraza et al., 2007). En muchas zonas, los principales grandes herbívoros en la actualidad son animales domésticos de pastoreo extensivo,

y son ellos los que adquieren un importante papel modelador de la vegetación (Bridle y Kirkpatrick, 1999). Al igual que en ciertas zonas semiáridas de sur y centro América, en México, desde la colonización española, la ganadería extensiva de ganado caprino ha sido el principal proceso productivo mediante el cual las comunidades campesinas han logrado su subsistencia (Hernández et al., 2001). Sin embargo, además de sus beneficios económicos y sociales (Hernández, 2000; Lebbie, 2004), esta actividad humana ha sido considerada como una de las que más degradan la vegetación (Cardel et al., 1997; Esparza-Olguín et al., 2002). No obstante, aún son muy pocos los estudios que se han centrado en el análisis de los efectos tanto directos como

Recibido: 13 enero 2011; aceptado: 13 mayo 2012

indirectos del pastoreo sobre determinados tipos de vegetación, en especial sobre los matorrales de zonas semiáridas de México (pero véase Osorno-Sánchez, 2005).

El principal impacto de los ungulados sobre los ecosistemas se deriva de la remoción de gran cantidad de tejidos vegetales (Rooney y Waller, 2003). La pérdida de tejido puede resultar en un efecto negativo directo sobre el crecimiento de la planta e indirecto alterando los procesos de producción de flores, polinización y producción de semillas viables (Mothershead y Marquis, 2000; Poveda et al., 2003; Parra-Tabla y Herrera 2010). Sin embargo, también han sido descritas especies cuya respuesta a la pérdida de tejido por herbívoros es una sobrecompensación con un aumento del crecimiento y la producción de flores, frutos y/o semillas respecto a plantas no consumidas (Alados et al., 1997; Fang et al., 2006). La sobrecompensación se ha definido como un mecanismo resultante de la coevolución entre plantas y herbívoros que permite a determinadas especies vegetales no sólo mantenerse sino incluso aumentar su adecuación en presencia de herbívoros (Paige y Whitham, 1987). De hecho, ciertas especies de plantas de matorrales de zonas semiáridas para las que se han descrito procesos de sobrecompensación son al mismo tiempo especies altamente palatables que pueden sufrir altas presiones de pastoreo (Alados et al., 1997; Fang et al., 2008). Por otro lado, el efecto que el consumo por herbívoros pueda tener en una especie, también depende del impacto de los mismos sobre sus competidoras, de tal modo que la exclusión de los herbívoros puede resultar en un efecto negativo indirecto al aumentar la competencia (Dyer et al., 2010). Por tanto, no se puede decir que la presencia de herbívoros sea necesariamente negativa para el desarrollo de una determinada especie vegetal (Baraza et al., 2007).

La exclusión del ganado aparece como uno de los métodos más útiles para el análisis de los efectos que los herbívoros tienen sobre la comunidad vegetal (Wesche et al., 2010; Collard et al., 2010). La respuesta de las distintas especies leñosas, con posible incremento de tamaño o producción de flores, puede ser visible a corto plazo (Collard et al., 2010), mientras que los cambios en la composición de la comunidad vegetal leñosa necesitan largos periodos para ser observados (Fernández-Lugo et al., 2009). El efecto que la exclusión de los herbívoros pueda tener sobre el crecimiento y reproducción de las plantas estará íntimamente relacionado con su palatabilidad o nivel de consumo fuera de la exclusión (Baraza et al., 2007). Consecuentemente, bajo este escenario se esperaría que fueran las especies más palatables las que presentaran una respuesta inmediata tras la eliminación del herbívoro, aumentando su crecimiento y esfuerzo reproductivo (Collard et al., 2010). El objetivo del presente estudio es evaluar a corto plazo el efecto de la exclusión de ganado sobre el tamaño y la producción de órganos reproductores de 2 especies de arbustos altamente consumidos

por el ganado doméstico: *Justicia candicans* (Nees) L.D. Benson (Acanthaceae) y *Bouvardia erecta* (DC.) Standl. (Rubiaceae) (Osorno-Sánchez, 2005). La hipótesis de partida es que, al ser especies de alta palatabilidad, presentarán un incremento en su tamaño y la producción de órganos reproductores poco tiempo después de excluir el ganado. Por otro lado, esperamos encontrar indicios de mecanismos de compensación o sobrecompensación frente al consumo por herbívoros, ya que a pesar de su alta palatabilidad estas especies siguen creciendo en zonas con alta presencia de ganado.

Materiales y métodos

Zona de estudio. La Reserva de la Biosfera Tehuacán-Cuicatlán está situada en el sureste de México, entre los estados de Puebla y Oaxaca. Al ser una zona altamente estacional predominan comunidades caducifolias donde prevalecen selvas bajas caducifolias hacia el sur del valle y diversos tipos de matorrales en la parte norte. En las partes altas de las montañas predominan bosques de encino y de pino-encino. Se trata de una de las zonas áridas de mayor diversidad biológica del mundo (Dávila et al., 2002). Este estudio se centró en una zona de matorral xerófilo, en los alrededores de la comunidad rural de San Juan Raya, localizada en la cuenca de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, entre los 18°11'49" N, 97°23'59" O, a una altura de 1 750 m (Fig. 1). Tiene una temperatura media anual de 25° C y una precipitación media anual de 455 mm concentrada entre los meses de mayo a octubre. San Juan Raya es una comunidad donde la ganadería de caprinos es una práctica económica importante, ya que de 40 familias que conforman el pueblo, 15 (37.5 %) se dedican a la producción caprina (Osorno-Sánchez, 2005). El área de influencia de este núcleo de población está constituido por diferentes comunidades vegetales, entre las que destacan bosques de cactáceas columnares de *Neobuxbaumia mezcalaensis* y *N. macrocephala*, así como comunidades arbustivas como el candelillar de *Euphorbia antisiphylitica*, izotales de *Yucca periculosa* y mezquitales de *Prosopis laevigata* (Valiente-Banuet et al., 2000).

Especies objeto de estudio. El estudio se centró en 2 especies de arbustos que por su escasez y alta palatabilidad para el ganado podrían ser especialmente sensibles a altos niveles de pastoreo (Osorno-Sánchez, 2005). *Justicia candicans* es un arbusto caducifolio que puede alcanzar metro y medio de altura, presenta flores rojas que aparecen agrupadas en pequeñas inflorescencias. Tiene una amplia distribución desde Arizona hasta el sureste de México. Crece en matorral xerófilo, bosque tropical caducifolio y bosque de galería, florece entre junio y diciembre y fructifica entre agosto y diciembre en la zona de Tehuacán (Daniel, 1999). Su fenología cambia en función del área de distribución, ya que

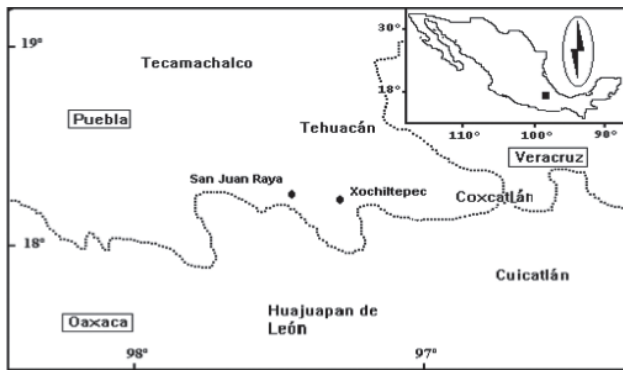


Figura 1. Localización del área de estudio en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

esta misma especie florece de enero a abril en el estado de Sonora, al norte de México (Quintana-Vásquez, 2007). Aunque sus principales polinizadores son colibríes, como otras Acanthaceae es autocompatible (Quintana-Vásquez, 2007). *Bouvardia erecta* es un arbusto pequeño de hoja decidua y flores blancas. Florece y fructifica de junio a diciembre. No se han encontrado estudios previos sobre su biología reproductiva, pero sí de otras especies del género con periodos de floración y fructificación variables (López-Sandoval et al., 2010). Debido a su restringida área de distribución, la especie está catalogada como en estado crítico por la norma oficial mexicana (NOM-059- ECOL-2001). Durante el periodo de estudio se realizaron varias visitas a la zona constatando que la fenología de ambas especies está asociada al clima, con floración condicionada por las lluvias estivales. El análisis de la producción de flores de ambas especies se centró tras las lluvias otoñales.

Estudios previos muestran que ambas especies son seleccionadas positivamente por el ganado caprino, ya que su consumo es superior al que se podría esperar en función de su disponibilidad. (Osorno-Sánchez, 2005). Esto no quiere decir que todos los individuos sufran un alto consumo, ya que existen múltiples factores que determinan que una planta sea consumida en mayor o menor medida; sin embargo, sí es indicativo de una alta palatabilidad de las especies y por tanto la probabilidad de que el pastoreo afecte sus poblaciones es alta (Baraza et al., 2007).

Diseño experimental. En una zona de intenso uso ganadero (Osorno-Sánchez, 2005), se establecieron 3 parcelas de 400 m² aproximadamente, separadas entre sí por no más de 500 m, las cuales fueron cercadas en enero del 2006 para excluir la entrada de ganado. En el otoño del mismo año, con las últimas lluvias, se marcaron al azar 20 individuos de *J. candicans* dentro y fuera de las 3 áreas experimentales. Debido a su escasez, sólo pudieron marcarse 15 individuos de *B. erecta* para cada condición en 2 de las áreas cercadas y 5 en una tercera. En ambos casos se midió la cobertura de

la planta, como el área que ocupa la copa, suponiendo una forma de elipse y midiendo sus diámetros. Se contaron todas las flores y frutos de cada una de las plantas como estimación de su inversión reproductiva; no se distinguió entre y unas y otros, ya que no fue posible un seguimiento de cuántas flores pasaban a fruto. Para ello hubiera sido necesario un marcaje de las flores que posibilitase el seguimiento de su desarrollo sin confundirlas con flores de nueva producción (que es continua por un tiempo indefinido) lo que supondría una llamada de atención para el ganado, que preferentemente consume las plantas marcadas (observación personal). El conteo se repitió en 2 ocasiones; en octubre y noviembre en el caso de *B. erecta* y en noviembre y diciembre para *J. candicans*. Para ello, cada planta se marcó con una pequeña lámina numerada atada a la base del tronco, a fin de identificarla sin llamar la atención del ganado.

Análisis estadístico. El cercado no fue incluido como factor en el análisis final, debido a que las plantas de los distintos cercados no mostraron diferencias significativas en análisis previos ($p > 0.05$ en ambos casos, ANOVA). Las diferencias en tamaño entre plantas dentro y fuera de los cercados se analizaron mediante la prueba t-Student usando la transformación logarítmica del área de la planta como variable de repuesta, ya que las variables sin transformar no seguían una distribución normal (test de Shapiro-Wilk $p < 0.0001$ para *B. erecta* y *J. candicans*), mientras que una vez transformadas siguieron una distribución normal (test de Shapiro-Wilk $p = 0.51$ para *B. erecta*; $p = 0.91$ para *J. candicans*) y hubo homogeneidad de varianzas (test de Leven $p = 0.61$ para *B. erecta*; $p = 0.36$ para *J. candicans*). El efecto de la exclusión de ganado sobre el número de plantas en reproducción se analizó mediante análisis de ajuste de modelos nominales logísticos con tratamiento dentro/fuera y variable respuesta con la categoría Sí para plantas reproductoras y No para plantas que no presentaban ningún órgano reproductor (Agresti, 1996; Quinn y Keough, 2002). Para las plantas reproductoras se analizó la relación entre el área de la planta y el número de órganos reproductores producidos mediante un ajuste de regresión lineal y test de ANOVA, para comprobar la significación del ajuste (Quinn y Keough, 2002). El análisis se hizo por separado para plantas dentro y fuera del cercado para ver si dicha relación variaba en presencia de ganado. Fue necesaria la transformación logarítmica de ambas variables a fin de que su distribución fuese normal (test de Shapiro-Wilk $p > 0.05$ tras la transformación en todos los casos) y hubiera homogeneidad de varianzas (test de Leven $p > 0.05$ en todos los casos). En el caso de *J. candicans*, el efecto de la exclusión de ganado sobre la inversión reproductiva se analizó mediante el test no paramétrico de Wilcoxon debido a la no homocedasticidad de la varianza en el número de órganos reproductivos por unidad de superficie, con tratamiento cercado (dentro o fuera) como

factor (Quinn y Keough, 2002). Se analizaron los datos de noviembre y diciembre por separado. Para *B. erecta*, como consecuencia de la falta de relación significativa entre área y número de órganos reproductores, el efecto de la exclusión de ganado sobre la inversión reproductiva se analizó mediante el test no paramétrico de Wilcoxon comparando diferencias en el número de órganos reproductores de plantas dentro y fuera de los cercados (Quinn y Keough 2002). En todos los casos se consideró un valor de significación $\alpha = 0.05$. Todos los análisis estadísticos se realizaron con el paquete estadístico JMP 7.

Resultados

Las plantas dentro de los cercados presentaron una cobertura significativamente mayor a las plantas de fuera, tanto para *J. candicans* ($0 \pm EE$: Dentro $601.13 \pm 113.72 \text{ m}^2$ Fuera $250.81 \pm 34.81 \text{ m}^2$; $t = 3.54$ $p = 0.0006$) como para *B. erecta* (Dentro $741.88 \pm 90.80 \text{ m}^2$ Fuera $460.43 \pm 49.45 \text{ m}^2$; $t = 2.62$ $p = 0.0107$).

En el caso de *J. candicans*, hubo más plantas reproductoras dentro (57 en noviembre y diciembre) que fuera (49 en noviembre y 38 en diciembre), siendo las diferencias significativas en ambos momentos de estudio (noviembre $\chi^2 = 5.46$ $p = 0.01$; diciembre $\chi^2 = 19.69$ $p < 0.0001$). El número de órganos reproductores siempre estuvo significativamente correlacionado con el tamaño de la planta, medido como cobertura de la copa, para las plantas que crecían dentro de los cercados (Fig. 2). En noviembre, la relación entre área y número de órganos reproductores fuera de los cercados, si bien baja, fue estadísticamente significativa (Fig. 2), mientras que en diciembre no hubo relación (Fig. 2). A pesar de que durante el primer conteo en noviembre, las plantas de *J. candicans* no presentaban una proporción de flores y frutos significativamente mayor, respecto a su tamaño, dentro que fuera del cercado ($Z = -1.88$; $p = 0.0597$), sí la presentaron durante el mes de diciembre ($Z = -4.118$; $p < 0.0001$). Sin embargo, el número total de órganos reproductores dentro de los cercados fue mayor tanto en noviembre como en diciembre (total de órganos reproductores contabilizados en 60 plantas, fuera: 1 153 noviembre y 630 diciembre; dentro: 3 230 noviembre y 2 261 diciembre).

Las plantas de *B. erecta* que en octubre presentaban flores, en noviembre habían perdido la mayoría de ellas y dentro de uno de los cercados sólo 1 planta presentaba 1 único fruto. En octubre no hubo diferencias estadísticamente significativas en el número de plantas reproductoras dentro (29) respecto a fuera (23) ($\chi^2 = 2.73$ $p = 0.09$). Tampoco se encontró una relación significativa entre el tamaño de la planta, medido como cobertura de la copa de las plantas reproductoras y el número de órganos reproductores presentes (Fig. 2). De igual modo, no se encontraron diferencias

en el número de órganos reproductores presentes entre plantas dentro y fuera de los cercados (Dentro 11.8 ± 2.26 flores Fuera 10.4 ± 2.76 flores; $Z = 1.25$; $p = 0.21$)

Discusión

Siguiendo nuestra predicción, a pesar de la escasez de lluvias durante la estación húmeda del 2006 y por tanto del escaso crecimiento estacional, encontramos un efecto notable de la exclusión del ganado en el tamaño de las 2 especies estudiadas. Fuera de los cercados, el consumo que de éstas hacen las cabras tuvo un efecto directo sobre las plantas al reducir su tamaño, pero el efecto que este consumo tuvo sobre la inversión reproductiva fue diferente para cada una de las especies.

En el caso de *J. candicans*, hubo una menor proporción de plantas reproductoras fuera de los cercados, a lo que se sumó una menor producción de órganos reproductores (Or) respecto al tamaño de la planta en diciembre (Dentro: $0.108 \pm 0.015 \text{ Or/m}^2$. Fuera: $0.064 \pm 0.013 \text{ Or/m}^2$). Por otro lado, la relación entre la cobertura de la copa y el número de órganos reproductores producidos fue mayor en las plantas dentro de las exclusiones que en las de fuera, especialmente en diciembre. Por tanto, *J. candicans* ve reducida su inversión reproductora al estar sometida a pastoreo, principalmente de forma directa al disminuir el tamaño de las plantas y sólo en uno de los meses de estudio, diciembre, aunque también de forma indirecta al disminuir la producción de órganos reproductivos en función del tamaño. Este doble efecto sobre tamaño y reproducción podría, a la larga, afectar a la regeneración de la especie y mantenimiento de sus poblaciones (Baraza et al., 2007). Sin embargo, en condiciones de campo, el reclutamiento de plantas depende en gran medida de las condiciones ambientales (Godínez-Álvarez et al., 2008). En este escenario, el resultado del daño por herbívoros en la población puede ser neutral e independiente de su resultado en la planta individual (Hickman y Hartnett, 2002). Por tanto, sería precipitado decir que el efecto negativo que el pastoreo tiene en las plantas pueda reflejarse en una disminución de las tasas de regeneración de la especie (Ehrlén, 2003). Igualmente, cambios a corto plazo en los arbustos no siempre indican una posible repuesta en cuanto a diversidad y riqueza de la vegetación a la exclusión del ganado a largo plazo (Courtois et al., 2004). Será necesario analizar de nuevo los cambios producidos dentro de los cercados de exclusión en el matorral transcurrido el tiempo suficiente para que los posibles cambios en la regeneración de las especies leñosas se hagan patentes (Collard et al., 2010).

En el caso de *B. erecta*, sí encontramos indicios de adaptación al pastoreo, ya que ésta parece compensar la pérdida de tejido vegetativo con una mayor producción de flores

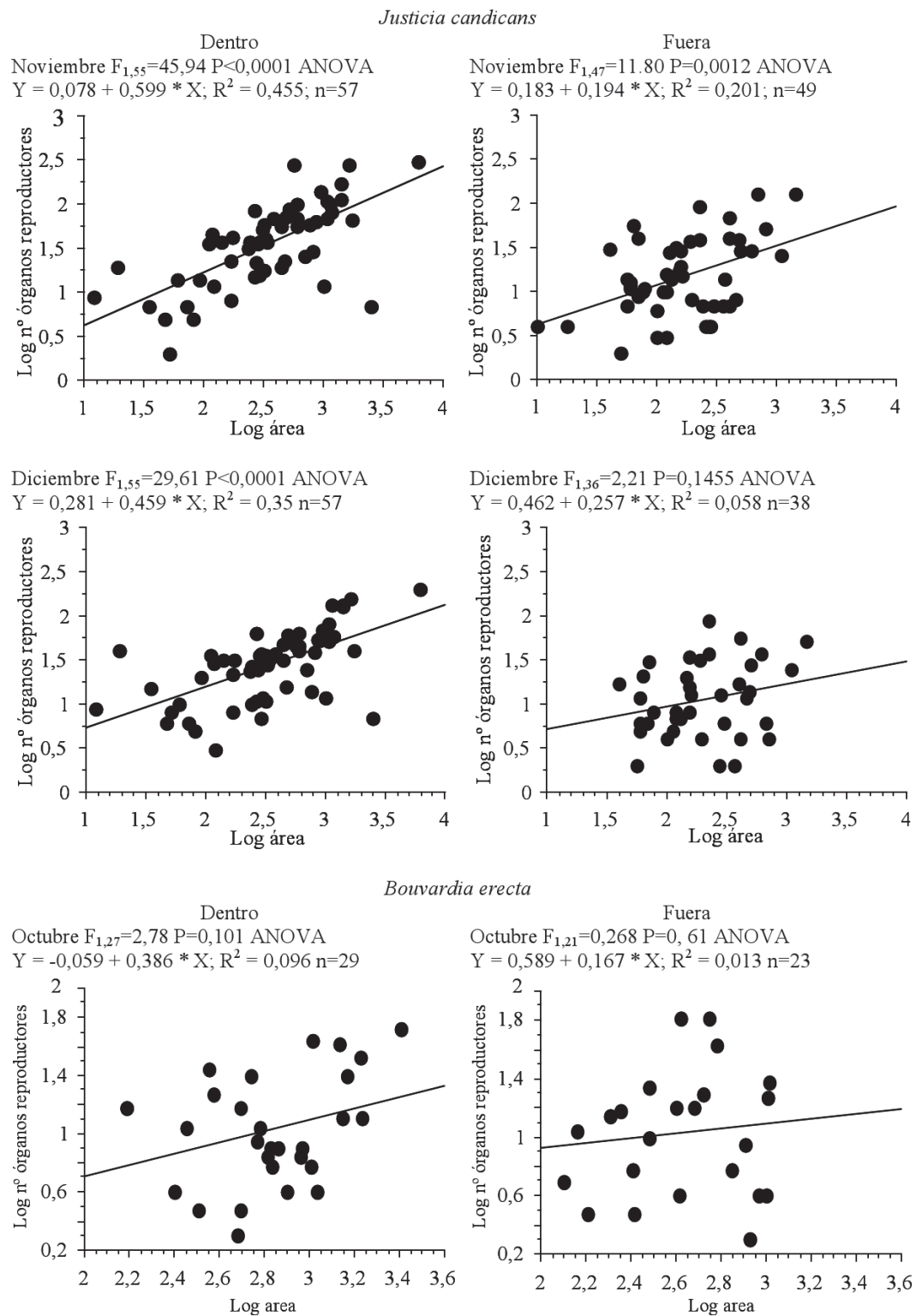


Figura 2. Significación de ajuste mediante ANOVA de las regresiones lineales entre el área de la planta y el número de órganos reproductores presentes en noviembre y diciembre para *Justicia candicans* y en octubre para *Bouvardia erecta*. Se muestran las relaciones entre las plantas dentro y fuera de los cercados de exclusión de ganado.

ya que no se encontró ningún efecto de la exclusión del ganado en el número de órganos reproductores formados en octubre, a pesar de la reducción en tamaño. En esta especie no encontramos relación significativa entre cobertura de la planta y número de órganos reproductores, tal vez porque otras variables relacionadas con el tamaño de la planta, como la altura o el número de brotes, son más determinantes para esta especie. Sin embargo, observando las gráficas que relacionan el área de la planta con el número de órganos reproductores se puede observar que hay plantas fuera del cercado con igual tamaño a plantas dentro que producen mayor número de flores. Esta mayor inversión en órganos reproductivos está considerada como una de la formas de sobrecompensación desarrollada por las plantas para disminuir el efecto de los herbívoros en su adecuación (Paige y Whitham, 1987). No obstante, tanto fuera como dentro de los cercados el éxito reproductivo fue casi nulo, pues sólo 1 de las flores de 1 planta llegó a convertirse en fruto, probablemente debido a la escasez de lluvia. Este hecho confirma la importancia de las condiciones ambientales en el reclutamiento de plantas leñosas (Godínez-Álvarez et al., 2008), pudiendo quedar la herbivoría relegada a un segundo plano (Gómez-Aparicio et al., 2008).

Los resultados son un indicativo de la capacidad de respuesta de 2 especies muy palatables cuando cesa el daño por pastoreo, mostrando que los matorrales altamente consumidos responden de forma rápida. En cuanto a la adaptación de dichas especies al ramoneo, se encontró que *B. erecta* está adaptada, en cierto grado, a ser consumida, ya que su esfuerzo reproductivo no sólo no disminuye en presencia del ganado sino que, al observarse la relación entre tamaño y producción de flores se advierte que fuera del cercado, plantas de menor tamaño producen mayor cantidad de flores. Sin embargo, un único periodo de crecimiento fue suficiente para generar diferencias significativas en el tamaño de esta especie, no mostrando procesos de sobrecompensación en el crecimiento a corto plazo. Por otro lado, *J. candicans* sí vio afectado su esfuerzo reproductivo siendo menor la producción de órganos reproductores en la población de fuera de los cercados respecto a la de dentro.

Los resultados demuestran que, al menos para ciertas especies, el pastoreo de ganado caprino es un limitante para su crecimiento y capacidad reproductiva. Sin embargo, estudios más detallados y extensos de éstas y otras especies de la comunidad vegetal son necesarios para poder extraer conclusiones sobre el efecto que el pastoreo está teniendo sobre la vegetación semiárida del valle de Tehuacán. Especial interés tendrían estudios a largo plazo que consideren la variación pluviométrica entre años, ya que parece ser un factor determinante en la biología reproductiva del matorral xerófilo, así como las interacciones entre especies de matorrales ya que los procesos de facilitación parecen jugar un

papel decisivo en la conformación de este tipo de vegetación (Valiente-Banuet y Verdú, 2008).

Agradecimientos

A los habitantes de San Juan Raya, por permitirnos trabajar en sus tierras. A Óscar Delgado, por su colaboración en los trabajos de campo. A la Fundación Ramón Areces y a la Dirección General Asuntos del Personal Académico (DGAPA)-UNAM, por las becas otorgadas a E. Baraza durante su estancia en México. Este trabajo fue financiado por los proyectos de investigación (IN-227605, IN-224808-3) otorgados a A. Valiente-Banuet por la DGAPA-UNAM.

Literatura citada

- Agresti, A. 1996. An introduction to categorical data analysis. Wiley, New York. 372 p.
- Alados C. L., F. G. Barroso y L. García. 1997. Effects of early season defoliation on above-ground growth of *Anthyllis cytisoides*, a Mediterranean browse species Journal of Arid Environments 37:269-283.
- Baraza, E. y A. Valiente-Banuet. 2008. Seed dispersal by domestic goats in a semiarid thornshrub of Mexico. Journal Arid Environments 72:1973-1976.
- Baraza, E., R. Zamora, J. A. Hódar y J. M. Gómez. 2007. Plant-herbivore interaction: beyond a binary vision. In Functional plant ecology, segunda edición, F. I. Pugnaire y F. Valladares (eds.). CRC, Boca Raton, Florida. p. 418-514.
- Belsky, A. J. y D. M. Blumenthal. 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior west. Conservation Biology 11:315-327.
- Bridle, K. L. y J. B. Kirkpatrick. 1999. Comparative effects of stock and wild vertebrate herbivore grazing on treeless subalpine vegetation, eastern central plateau, Tasmania. Australian Journal of Botany 47:817-834.
- Cardel, Y., V. Rico-Gray, J. G. García-Franco y L. B. Thien. 1997. Ecological status of *Beaucarnea gracilis*, an endemic species of the semiarid Tehuacán Valley, México. Conservation Biology 11:367-374.
- Collard A., L. Lapointe, J. P. Ouellet, M. Crête, A. Lussier, C. Daigle y S. D. Côté. 2010. Slow responses of understory plants of maple-dominated forests to white-tailed deer experimental exclusion. Forest Ecology and Management 260:649-662.
- Courtois, D. R., B. L. Perryman y H. S. Hussein. 2004 Vegetation change after 65 years of grazing and grazing exclusion. Rangeland Ecology and Management 57:574-582.
- Daniel, T. F. 1999. Acanthaceae A. L. Juss. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Fascículo 23. Instituto de Biología, UNAM, México. D. F. p. 102.
- Dávila, P., M. Arizmendi, A. Valiente-Banuet, J. L. Villaseñor, A. Casas y R. Lira. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-

- Cuicatlán Valley, México. Biodiversity and Conservation 11:421-442.
- Dyer, L. A., K. D. Letourneau, G. Vega-Chavarria y D. Salazar-Amoretti. 2010. Herbivores on a dominant understory shrub increase local plant diversity in rain forest communities. Ecology 91:3707-3718.
- Ehrlén, J. 2003. Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. American Naturalist 162:796-810.
- Esparza-Olguín, L., T. Valverde y E. Vilchis-Anaya. 2002. Demographic análisis of a rare columnar cactus (*Neobuxbaumia macrocephala*) in the Tehuacán Valley, México. Biological Conservation 103:349-359.
- Fang, X. W., J. L. Yuan, G. Wang y Z. G. Zhao. 2006. Fruit production of shrub, *Caragana korshinskii*, following above-ground partial shoot removal: mechanisms underlying compensation. Plant Ecology 187:213-225.
- Fang, X. W., J. H. Li, Y. C. Xiong, D. H. Xu, X. W. Fan y F. M. Li. 2008. Responses of *Caragana korshinskii* Kom. to shoot removal: mechanisms underlying regrowth. Ecological Research 23:863-871.
- Fernández-Lugo, S., L. de Nascimento, M. Mellado, L. A. Bermejo y J. R. Arévalo. 2009. Vegetation change and chemical soil composition after 4 years of goat grazing exclusion in a Canary Islands pasture. Agriculture, Ecosystems and Environment 132:276-282.
- Godínez-Álvarez, H., M. Jiménez, M. Mendoza, F. Pérez, P. Roldán, L. Ríos-Casanova y R. Lira. 2008. Densidad, estructura poblacional, reproducción y supervivencia de cuatro especies de plantas útiles en el Valle de Tehuacán, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 79:393-403.
- Gómez-Aparicio, L., R. Zamora, J. Castro y J. A. Hódar. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: microhabitat amelioration or protection against herbivores. Journal of Vegetation Science 19:161-172.
- Hernández, Z. J. S. 2000. La caprinocultura en el marco de la ganadería poblana (México): contribución de la especie caprina y sistemas de producción. Archivos de Zootecnia 49:341-352.
- Hernández, Z. J. S., E. Rodero, M. Herrera, J. V. Delgado, C. Barba y A. Sierra. 2001. La caprinocultura en la Mixteca poblana (México) descripción e identificación de factores limitantes. Archivos de Zootecnia 50:231-239.
- Hickman, K. R. y D. C. Hartnett. 2002. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. Plant Ecology 159:23-33.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of ecosystems by ungulates. Journal of Wildlife Management 60:695-713.
- Jiménez-Sierra, C. L. y L. E. Eguiarte. 2010. Candy barrel cactus (*Echinocactus platyacanthus* Link & Otto): a traditional plant resource in Mexico subject to uncontrolled extraction and browsing. Economic Botany 64:99-108.
- Lebbie, S. H. B. 2004. Goats under household conditions. Small Ruminant Research 51:131-136.
- López-Sandoval, J. A., S. D. Koch, L. M. Vázquez-García, G. Munguía-Lino y E. J. Morales-Rosales. 2010. Estudio florístico de la parte central de la barranca Nenetzingo, municipio de Ixtapan de la Sal, estado de México. Polibotanica 30:9-33.
- Mothershead, K. y R. J. Marquis. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. Ecology 81:30-40.
- Olf, H. y M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolution 13:261-265.
- Osorno-Sánchez, T. 2005. Efectos de la herbivoría del ganado caprino en tres asociaciones vegetales del valle de Tehuacán, Puebla. Tesis, Maestría Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. D. F. p. 59.
- Quinn, G. P. y M. J. Keough. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. Cambridge University Press. 556 p.
- Quintana-Vásquez, M. de los A. 2007. Notes on the pollination biology of *Justicia candicans* (Acanthaceae) in central Sonora, Mexico. The Southwestern Naturalist 52:302-333.
- Paige, K. N. y T. G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. American Naturalist 129:407-416.
- Parra-Tabla V. y C. M. Herrera 2010. Spatially inconsistent direct and indirect effects of herbivory on floral traits and pollination success in tropical shrub. Oikos 119:1344-1354.
- Poveda, K., I. Steffan-Dewenter, S. Scheu y T. Tschamtker. 2003. Effects of below- and above-ground herbivores on plant growth, flower visitation and seed set. Oecologia 135:601-605.
- Rooney, T. P. y M. D. Waller. 2003. Direct and indirect effects of white-tailed deer in forest ecosystems. Forest Ecology and Management 181:165-176.
- Russell, F. L., D. B. Zippin y N. L. Fowler. 2001. Effects of white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) on plants, plant population and communities: a review. American Midland Naturalist 146:1-26.
- Valiente-Banuet, A., A. Casas, A. Alcántara, P. Dávila, N. Flores-Hernández, M. del C. Arizmendi, J. L. Villaseñor y R. J. Ortega. 2000. La vegetación del valle de Tehuacán-Cuicatlán. Boletín de la Sociedad Botánica de México 67:25-74.
- Wesche, K., K. Ronnenberg, V. Retzer y G. Mische. 2010. Effects of large herbivore exclusion on southern Mongolian desert steppes. Acta Oecologica 36:234-241.
- Valiente-Banuet, A. y M. Verdú. 2008. Temporal shifts from facilitation to competition occur between closely related taxa. Journal of Ecology 96:489-495.



Distribución potencial del *Pinus martinezii*: un modelo espacial basado en conocimiento ecológico y análisis multicriterio

Potential distribution of *Pinus martinezii*: an spatial model based in ecological knowledge and muticriteria analysis

Óscar Leal-Nares¹, Manuel E. Mendoza^{2✉}, Diego Pérez-Salicrup³, Davide Geneletti^{4,7}, Erna López-Granados⁵ y Eleazar Carranza⁶

¹Especies, Sociedad y Hábitat, A.C. Los Alpes 301-3, Col. Jardín, 64050 Monterrey, Nuevo León, México.

²Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

³Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro 8701, Col. Ex Hacienda de San José de la Huerta, 58190 Morelia, Michoacán, México.

⁴Department of Civil and Environmental Engineering, University of Trento. Via Mesiano 77, Trento 38100 Italia.

⁵Departamento de Geología y Mineralogía, Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio U, Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán, México.

⁶Instituto de Ecología, A.C. Bajío, Av. Lázaro Cárdenas 253, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

⁷Sustainability Science Program, Harvard University, 79 JFK Street, Cambridge, Massachusetts 02138, USA.

✉ mmendoza@ciga.unam.mx

Resumen. El modelado de la distribución potencial y actual de las especies se ha convertido en un área de investigación muy activa; generalmente se basa en el concepto de nicho ecológico y se apoya en el uso de programas de cómputo. El objetivo principal de esta investigación fue elaborar un modelo de distribución potencial de *Pinus martinezii* en la cuenca del lago de Cuitzeo, utilizando información ambiental y datos de presencia de la especie, lo que requirió identificar los factores ambientales que determinan la distribución de *P. martinezii*, y elaborar un perfil bioclimático de la especie. El modelo se apoyó en un análisis multicriterio dentro de un sistema de información geográfica. Los atributos se agruparon en 3 criterios: geopedológicos, morfométricos y climáticos. De acuerdo con el mapa que se obtuvo, en la cuenca hay 2 zonas principales de distribución potencial de *P. martinezii* y algunas regiones aisladas donde no se encontraron poblaciones. El modelo espacial constituye una herramienta importante para planificar labores de conservación y reforestación; asimismo, puede utilizarse para planificar exploraciones en busca de nuevas poblaciones de *P. martinezii* que no han sido registradas, o identificar sitios donde esta especie pueda reintroducirse.

Palabras clave: modelo espacial SIG, perfil bioclimático, nicho ecológico, reforestación, conservación, Cuitzeo, México.

Abstract. The modeling of potential and current distribution of species has become a very active research area. Generally, modeling is based on the concept of ecological niche, and is supported by the use of computer programs. The main objective of this project was to develop a potential distribution model of *Pinus martinezii* in the Cuitzeo Lake basin using data of environmental variables, and presence of the target species. To this purpose, the environmental factors that determine the distribution of *P. martinezii* were identified, and a bioclimatic profile of the species was made. The modeling was based on a spatial multicriteria analysis. The attributes were grouped into 3 criteria: geopedologic, morphometric and climatic conditions. The resulting potential distribution map showed that there are 2 main areas of potential distribution of *P. martinezii*, and some isolated areas where populations have not been found. The spatial model is an important tool for planning conservation and reforestation efforts, as well as to plan additional field surveys and identifying sites where the specie can be reintroduced.

Key words: spatial modeling GIS, bioclimatic profile, ecological niche, reforestation, conservation, Cuitzeo, Mexico.

Introducción

En la investigación para la conservación biológica, la estimación de las áreas de distribución potencial y actual

de las especies mediante el modelado del nicho ecológico se ha convertido en una actividad importante (Soberón y Nakamura, 2009). Dentro de una comunidad, cada especie tiene un lugar propio en el espacio y tiempo que puede representarse en un mapa. La distribución espacial de las especies no es aleatoria, sino que obedece al

Recibido: 12 septiembre 2011; aceptado: 13 abril 2012

intervalo o capacidad de tolerancia que cada especie tiene a factores ambientales como altitud, posición topográfica, temperatura, humedad y precipitación que Chapman (1976) definió como amplitud ecológica. En el caso específico de las plantas, su distribución se asocia principalmente a los factores climáticos y edáficos (Hanson y Churchill, 1961; Chapman, 1976).

La amplitud ecológica también se conoce como perfil bioclimático (Fischer et al., 2001; Graham et al., 2004; Vaughton y Ramsey, 2004; Villaseñor y Téllez-Valdez, 2004; Finch et al., 2005) o perfil ecológico (Petraglia y Tomaselli, 2003; Mitov y Stoyanov, 2005). Estos perfiles proporcionan información acerca del intervalo de tolerancia de las especies, lo cual permite evaluar su afinidad respecto a los factores ambientales y hace posible medir su probabilidad de presencia en el espacio geográfico.

Debido a que es determinante para su distribución, el nicho ecológico es fundamental para las especies, que por este motivo generalmente desarrollan mecanismos que les permiten la dispersión de su nicho en el espacio (Townsend, 2001).

El nicho fundamental está delimitado por las condiciones ambientales que requiere una especie y puede estar afectado por la heterogeneidad del paisaje y por algunos factores como la fragmentación, el tamaño de los parches y el efecto de borde. La distribución de una especie también puede estar limitada por la interacción con otras especies, como la competencia interespecífica, la depredación o el parasitismo, así como por interacciones positivas, como simbiosis, y por limitantes a la dispersión (Aráujo y Guisan, 2006). En general, lo anterior ocasiona que su nicho adquiera distribuciones más restringidas, lo cual es conocido como nicho realizado (Hutchinson, 1957; Mazerolle y Villard, 1999; Aráujo y Guisan, 2006; Stockman et al., 2006).

Una reciente aplicación de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) en ecología es la construcción de modelos de los nichos fundamentales, con los que es posible predecir la distribución geográfica de las especies a partir de registros de recolección (Townsend y Klusa, 2003). Los modelos predictivos simplifican el concepto de nicho tomando en cuenta los factores ambientales de las localidades de recolección de la especie con intención de modelar el nicho ecológico fundamental (Illoldi-Rangel et al., 2002; Finch et al., 2005). Se han desarrollado diversas técnicas que permiten la construcción de modelos de nicho, principalmente mediante la utilización de información ambiental, de registros de las especies y de parámetros demográficos (Brito et al., 2009; Alba-Sánchez et al., 2010; Scoble y Lowe, 2010).

De acuerdo con Williams et al. (2002), la construcción de modelos de distribución potencial requiere 3 tipos de información ambiental: *a*) terreno, *b*) clima y *c*) sustrato.

El terreno incluye parámetros como elevación, pendiente, relieve y exposición, los cuales pueden generarse a partir de datos topográficos y su posterior transformación en un modelo digital de elevación (MDE), constituyéndose en uno de los insumos más importantes en la modelación. La información climática siempre es escasa, especialmente cuando se analizan aspectos asociados a la conservación de bienes y servicios ambientales, ya que generalmente, y particularmente cierto para el caso de México, las estaciones meteorológicas están instaladas en áreas agropecuarias donde los datos se utilizan para evaluar actividades de ese sector (Mendoza, 2002); en consecuencia, el uso de relaciones entre los datos meteorológicos y del terreno son indispensables para la generación de modelos de distribución espacial de parámetros (Leal-Nares et al., 2010). La información de sustrato puede ser la más difícil de obtener; sin embargo, hay regiones donde está disponible en forma de bases de datos espaciales de litología, suelos y, en ocasiones, formas del relieve.

Los programas diseñados para la predicción de distribución potencial de especies emplean principalmente aproximaciones de 3 tipos: heurístico estadístico (regresión e interpolación de multivariados) y modelos de computación más complejos, basados en funciones matemáticas (Williams et al., 2002). Es claro que el éxito de estos programas depende de la calidad de los datos ambientales y de los datos de registro de las especies. En la construcción de modelos de distribución potencial de especies, la consolidación de bases de datos biogeográficos digitales es uno de los procesos principales para la creación de los mapas (Jennings, 2000; Williams et al., 2002).

Existen algunas limitantes para el uso de estos programas cuando los organismos están restringidos a parte de su hábitat potencial, ya sea por barreras biogeográficas o por su pobre habilidad de dispersión, que puede verse alterada por acción del hombre (Williams et al., 2002).

Pinus martinezii E. Larsen es una especie que está en la categoría de protección especial en la lista de NOM-059-SEMARNAT 2010 (SEMARNAT, 2010), que tiene importancia como especie forestal, y para la cual existen muy pocos trabajos científicos. De acuerdo con una revisión reciente, esta especie se considera sinónima de *Pinus durangensis* Martínez (Farjon et al., 1997; Farjon y Styles, 1997; Styles, 1998; Ricker y Hernández, 2010); sin embargo, en el presente trabajo se ha reconocido conforme a la clasificación de Larsen (1964) y a los trabajos realizados recientemente por botánicos especialistas en coníferas, quienes difieren en que sean consideradas como la misma especie (Carranza, 1987; Madrigal-Sánchez, 1994; Madrigal-Sánchez y Guiridi-Gómez, 2004; Silva, 2005). Lo anterior se ha basado en la revisión de colecciones científicas almacenadas en la Universidad Michoacana de San Nicolás

de Hidalgo y en el INECOL, unidad Pátzcuaro. Si bien el propósito de este trabajo no es resolver si taxonómicamente se trata o no de la misma especie, datos sobre la distribución de ésta en Michoacán y más concretamente en la cuenca de Cuitzeo, pueden ser de utilidad para la conservación y adecuado manejo de la misma.

Al interior de la cuenca de Cuitzeo se han documentado 6 localidades con poblaciones de esta especie (Silva, 2005), todas expuestas a presión por extracción clandestina de madera.

Para generar un mapa de distribución potencial de *P. martinezii* en la cuenca de Cuitzeo se utilizó un análisis multicriterio (AMC) espacialmente explícito. Este análisis se lleva a cabo por medio de un proceso analítico, que constituye un sistema para ayudar a los expertos a mejorar la toma de decisiones mediante el uso de juicios que proveen una estructura y síntesis clara. Es un método flexible que ayuda a analizar problemas de decisión difícil. Consiste en separar de una situación compleja sin estructura, los pequeños componentes que la conforman, asignándoles valores numéricos a partir de juicios subjetivos, para determinar la prioridad de las variables que influyen en una determinada situación (Malczewski, 1997; Al-Zu'bi, 2007). Al igual que en modelos como *data driven* y *knowledge driven*, la asignación de pesos en el AMC puede estar basada en criterios estadísticos y/o subjetivos fundados en la opinión de expertos (Bonham-Carter, 1994).

Los mapas de criterios y los pesos finales son integrados para proveer un cálculo final, que se lleva a cabo bajo una apropiada regla de decisión; por ejemplo, una función de agregación lineal. Debido a que la evaluación multicriterio está relacionada con los factores geográficos y sus interacciones, éstos se pueden analizar dentro de un Sistema de Información Geográfica (SIG); así, cada píxel en el espacio se evalúa con base en criterios ponderados para obtener una escala jerárquica de valores de aptitud que pueden representarse en forma de mapas expresando la compatibilidad del territorio (Bonham-Carter, 1994; Paegelow et al., 2003).

En este estudio, se elaboró un modelo de distribución potencial de *Pinus martinezii* en la cuenca de Cuitzeo, utilizando información ambiental y datos de presencia de la especie, lo que requirió identificar los factores ambientales que determinan el nicho fundamental de *P. martinezii* y elaborar un perfil bioclimático de la especie. La presente investigación parte de la hipótesis de que el intervalo de tolerancia de *P. martinezii* a los factores ambientales determina su distribución en el espacio geográfico, por lo que el nicho fundamental de la especie puede ser representado a partir de un modelo de distribución potencial, en el cual sean identificadas las áreas aptas para la conservación y potencial reforestación de sus poblaciones en la cuenca de Cuitzeo.

La construcción del modelo de distribución potencial se basó en la comparación de 3 escenarios apoyados en igual número de técnicas multicriterio generalmente utilizadas, y que son claras para la mayoría de los usuarios. La comparación entre los 3 escenarios fue validada con un índice que incorporó datos de densidad, área basal y frecuencia de los individuos de *P. martinezii* en las distintas localidades. Una vez identificado el mejor modelo de distribución espacial, se identificaron los sitios de distribución potencial. Los productos obtenidos de este proyecto pueden utilizarse con la finalidad de apoyar estrategias de planeación (Brito et al., 2009; Scoble y Lowe, 2010).

Materiales y métodos

Área de estudio. La cuenca de Cuitzeo está localizada entre los 19°30' y 20°05' N, 100°30' y 101°35' O (Fig. 1); tiene una superficie de 4 000 km² (Mendoza et al., 2010) que abarca un total de 28 municipios, de los cuales 23 corresponden a la parte norte de Michoacán (92.8%) y 5 al sur del estado de Guanajuato (7.2%). La precipitación anual promedio en la cuenca está calculada en 847.4 mm

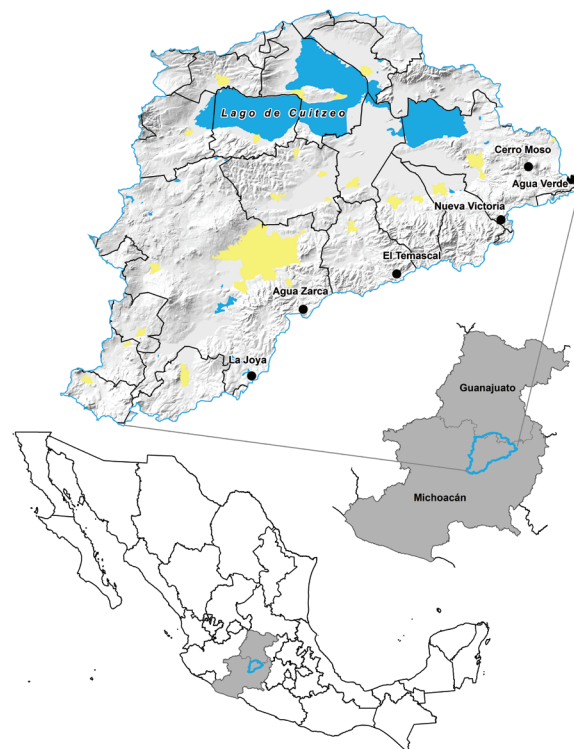


Figura 1. Localización de la cuenca del lago de Cuitzeo, mostrando los sitios de muestreo de *Pinus martinezii* y la distribución de los límites de los municipios presentes en la cuenca.

y la temperatura media anual oscila de 16-18° C para casi toda el área (Mendoza et al., 2006), con excepción de las tierras altas donde se presentan temperaturas de 14-16° C. Con base en los criterios establecidos por García (2004), se estimaron 3 tipos climáticos de las estaciones para este trabajo: semicálido, templado y semiseco. Mendoza y Bocco (2010) describen la existencia de 6 zonas geomorfológicas: planicies, piedemontes, colinas, lomeríos bajos, lomeríos altos y montañas. En la cuenca existen 11 unidades principales de suelo de acuerdo con el sistema clasificatorio FAO 1990 (INEGI, 2004) aunque la mayor parte de la cuenca está cubierta por vertisoles, luvisoles y acrisoles, caracterizados por ser suelos con texturas predominantemente finas (Mendoza et al., 2001). De acuerdo con López Granados et al. (2006), la clase de cobertura vegetal dominante son los matorrales con el 24.2% (958.4 km²) de la superficie total, seguida por los bosques con el 20% (793 km²) y posteriormente, los usos del suelo, caracterizados por los cultivos de temporal con 19.9% (782.2 km²) y los cultivos de riego con el 13.31% (526.6 km²).

La construcción del perfil bioclimático y el modelo de distribución potencial de *P. martinezii* requirió la integración de datos digitales de tipos de roca (escala 1:100 000, Garduño-Monroy y Alcántara, 2010), formas de relieve (escala 1:50 000; Mendoza y Bocco, 2010) y grupos de suelos (Mendoza et al., 2001; a partir de mapas de 1971, 1973, 1979, 1982 y 1983 escala 1:50 000), así como topográficos, en formato vectorial, a escala original 1:50 000 de INEGI (1999). Las bases de datos espaciales fueron integradas y rectificadas a proyección UTM (Universal Transversa de Mercator) zona 14, dentro del ArcView 3.2 (ESRI, 1999) y ArcGis 9.2 (ESRI, 2008); todos los objetos con un área mínima cartografiable menor a 3 × 3 mm (22 500 m²) fueron agregados a su vecino más cercano y en los mapas con formato raster el tamaño de píxel utilizado fue de 20 metros. El análisis de los datos para el perfil bioclimático y la elaboración del modelo de distribución potencial fueron realizados en ILWIS 3.3 (ITC, 2005).

Registro de información en campo. De acuerdo con las exploraciones realizadas por Silva (2005), en la cuenca existen 12 localidades de *P. martinezii*, de las cuales 6 poseen poblaciones poco significativas debido a que su extensión es menor a 22 500 m², que es el área mínima cartografiable considerada en el manejo de información geográfica en el presente trabajo, por lo que no fueron incluidas en los muestreos.

Los 18 sitios de muestreo fueron ubicados utilizando el método de muestreo preferencial llamado comúnmente representativo, basado en suposiciones *a priori* acerca de las propiedades de la vegetación, reuniendo un número

variable de unidades de muestreo para cada localidad que posteriormente se promedian. Este modelo de muestreo se utiliza cuando el investigador requiere cubrir una variación ambiental compleja, tomando las muestras cuando se presentan condiciones de ambientes distintos (Matteucci y Colma, 1982). En este caso se utilizó debido a que fue necesario que los datos representaran la mayor variación ambiental posible para la elaboración del modelo de distribución potencial; el número de sitios de muestreo y la ubicación de los mismos se fijaron en campo. Como factores determinantes se tomaron en cuenta el tamaño de la población y las variaciones ambientales presentes en la zona.

En cada sitio de muestreo se marcaron círculos de 1 000 m² (0.1 ha) con un diámetro de 35.6 m, dirigidos hacia los puntos cardinales y divididos en sectores numerados en el sentido de las manecillas del reloj. En México es común utilizar este método para trabajos forestales; en Michoacán, se utiliza para la evaluación de comunidades de *Pinus martinezii* (véase Madrigal-Sánchez, 1994; Silva, 2005). En el centro de cada cuadrante se obtuvo la coordenada UTM para generar una base de datos georreferenciada de las poblaciones muestreadas y facilitar su manejo en un SIG para la elaboración de un modelo de distribución potencial (Kearney y Porter, 2004).

Elaboración del perfil bioclimático de *Pinus martinezii*. Se describieron los principales factores ambientales relacionados con la distribución espacial de la vegetación, entre los que se encuentran el topográfico y el climático (temperatura, precipitación y humedad), así como las características de los suelos (textura, estructura y profundidad) y los aspectos litomorfológicos (rocas, formas de relieve, exposición y pendiente de la ladera). El perfil bioclimático de *P. martinezii* se obtuvo a partir del establecimiento del intervalo de tolerancia a diversos factores ambientales, determinados mediante sobreposición cartográfica de la base de datos de los puntos donde la especie está presente con los mapas temáticos físico geográficos (altitud, roca, relieve, suelos, pendientes y exposición de la ladera, temperatura media anual y precipitación anual), de acuerdo con el enfoque propuesto por Petraglia y Tomaselli (2003).

Se elaboraron cuadros y gráficas de los factores ambientales presentes en cada sitio de muestreo de *P. martinezii*, para determinar el intervalo ecológico y los factores que están incidiendo en su distribución.

Elaboración del modelo de distribución potencial de *Pinus martinezii*. El modelo de distribución potencial está basado en datos de presencia de la especie y en los datos de las condiciones ambientales prevalecientes en cada localidad, en el supuesto de que representan el nicho realizado de la especie. Se visitaron 6 localidades

y se establecieron 18 sitios de muestreo, en los cuales se midieron y registraron los parámetros fisonómicos de un total de 247 árboles. Las 6 localidades representan el 50% de las registradas por Silva (2005). Se consideró un número razonable, dado que al inicio del trabajo se desconocía el número de localidades donde podría encontrarse la especie en cuestión. De cada sitio se anotaron las siguientes mediciones: 1) número de individuos o densidad (abundancia); 2) cobertura de las copas de los árboles; 3) altura de los individuos y 4) diámetro a la altura de pecho (DAP). Por tanto, el modelo está basado en el nicho fundamental de la especie y sólo representa una aproximación de su nicho ecológico (Anderson et al., 2002; Phillips y Dudík, 2008). El modelo de distribución potencial de *P. martinezii* se elaboró en el módulo de Evaluación Espacial Multicriterio de ILWIS V.3.3 (ITC, 2005). El AMC, permitió estructurar objetivos, metas, criterios y datos. Posteriormente, se asignaron valores numéricos bajo juicios de valor y también, en este caso, basados en la recopilación de información del trabajo de campo, a fin de determinar las variables que tienen una mayor influencia en la distribución de la especie.

Los criterios utilizados en el análisis fueron organizados en 3 grandes grupos: geopedológico (roca, relieve, suelos), morfométrico (altitud, pendientes y exposición de la ladera) y climáticos (temperatura media anual y precipitación anual). Únicamente se utilizaron datos de presencia de *P. martinezii*, ya que los de ausencia sólo pueden ayudar a obtener mejores resultados si dentro del área de estudio también se cubren las zonas no aptas para la especie, información con la que no se contó (Chefaoui y Lobo, 2008). Los criterios se normalizaron, se priorizaron y finalmente se agregaron. Al normalizarse, los valores de los criterios pierden su dimensión y se vuelven una expresión en términos de “grados de realización del objetivo” (Geneletti, 2005), en este caso, en grados de aptitud para *P. martinezii*, lo que hace que los criterios sean comparables debido a que no tienen unidad de medida. La priorización sirve para asignar un peso, un valor de importancia relativa a cada criterio con respecto a los otros. Por último, la agregación combina de manera ponderada los valores de los criterios individuales en un puntaje de aptitud total (Geneletti, 2004).

Normalización de los atributos. Para la normalización de los atributos se aplicó el método de categorías (*rating*) en las tablas de atributos que corresponden a las clases en cada uno de los mapas.

Con este propósito se utilizaron los datos del perfil bioclimático, obteniéndose el número de registros en campo de *P. martinezii* para cada una de las clases. Se asignó valor de 1 para la clase con más registros y de 0 para aquellas

donde no existe registro de la especie; posteriormente, los demás valores se asignan en un gradiente de acuerdo con su intervalo (Mendoza y Macoun, 1999; Geneletti, 2007) (Cuadro 1).

Para los 3 factores que están constituidos como una matriz raster de valores continuos (altitud, precipitación y temperatura), se estandarizaron los valores mediante la normalización de combinación en forma de campana, en la cual se da por hecho que la eficiencia (presencia de la especie) es mayor en el valor modal del criterio (Keeney, 1992; Sharifi y Herwijnen, 2004). Los valores utilizados para generar la estandarización de los atributos continuos corresponden a la media estadística (punto de inflexión de la curva) y a los valores mínimos y máximos, obtenidos a partir del perfil bioclimático de la especie.

Ponderación de criterios y subcriterios. La asignación de pesos para los criterios se realizó mediante 2 métodos, ampliamente utilizados en AMC: 1) la comparación por pares (*pairwise comparison*) que asigna un valor de importancia a los criterios, comparándolos de 2 en 2 (Saaty, 1980), y 2) la asignación de pesos jerárquica (*rank sum*), en la cual se le otorga el valor más alto a la variable

Cuadro 1. Obtención de los valores normalizados de los atributos mediante el método de categorías con base en los datos obtenidos en el perfil bioclimático

| Criterio | Atributos | Registros | Valor |
|------------|----------------------------------------|-----------|-------|
| Suelo | Luvisoles | 12 | 0.706 |
| | Andosoles | 17 | 1.0 |
| Geología | Depósitos superficiales | 1 | 0.1 |
| | Depósitos de caída | 2 | 0.2 |
| | Basaltos y dacitas | 4 | 0.4 |
| | Conos andesíticos | 6 | 0.6 |
| | Domos dacíticos y riolíticos | 6 | 0.6 |
| | Ignimbritas | 10 | 1.0 |
| Geoformas | Complejos cumbrales de lomeríos altos | 3 | 0.158 |
| | Complejos de laderas de colinas | 3 | 0.158 |
| | Complejos de laderas de montañas | 4 | 0.211 |
| | Complejos de laderas de lomeríos altos | 19 | 1.0 |
| Pendientes | 0- 4 | 2 | 0.143 |
| | 4- 8 | 8 | 0.571 |
| | 8- 16 | 14 | 1.0 |
| | 16- 25 | 5 | 0.357 |
| Exposición | Este | 1 | 0.143 |
| | Norte | 1 | 0.143 |
| | Sin exposición (S/E) | 1 | 0.143 |
| | Suroeste | 1 | 0.143 |
| | Noreste | 4 | 0.571 |
| | Oeste | 4 | 0.571 |
| | Sur | 4 | 0.571 |
| | Sureste | 6 | 0.857 |
| | Noroeste | 7 | 1.0 |

más importante según la siguiente ecuación (Malczewski, 1999):

$$W_k = \frac{n+1-k}{\sum_{i=1}^n (n+1-i)}$$

Ecuación (1)

donde W_k corresponde al peso para el criterio k , n es el número de criterios y $w_1 \geq w_2 \geq \dots \geq w_n \geq 0$.

La asignación de pesos se generó a partir de un taller en el que participaron un botánico, un geógrafo físico y un biólogo de la conservación, los 3 familiarizados con la especie; este tipo de enfoque es el más adecuado para reducir la subjetividad que pudiera involucrar el modelado si no se hace de manera colectiva (Geneletti, 2005; Geneletti, 2009). En dicho taller, se identificaron las variables que tienen una mayor influencia en la distribución de *P. martinezii*. La asignación de pesos a los subcriterios se basó en la técnica jerárquica (*rank sum*), utilizando los resultados obtenidos en el análisis del perfil bioclimático de *Pinus martinezii*. Los escenarios de este trabajo son el resultado de la aplicación de diferentes asignaciones de pesos a los criterios, definiendo 3 modelos de salida.

Escenario 1. Este modelo se basó en el método jerárquico, asignándole un mayor peso al criterio geopedológico, seguido por el morfométrico y en última instancia al climático.

Escenario 2. Se efectuó una comparación pareada para la priorización de los criterios, considerándose, en orden de importancia, el geopedológico el altimétrico y el climático.

Escenario 3. Este modelo se realizó mediante la comparación pareada, asignando la misma importancia a los criterios, pero con diferencia en los pesos respecto al escenario anterior.

Se decidió utilizar 3 escenarios, porque se reconoce que en este tipo de modelado existen limitantes para predecir; por lo que se recomienda construir los modelos variando las importancias relativas o los métodos de normalización (Sharifi y Herwijnen, 2004; Mendoza et al., 2008). En este caso se decidió cambiar los métodos de normalización y evaluar la eficiencia de cada modelo.

Los valores normalizados que se utilizaron para la construcción de los 3 modelos de distribución potencial mediante el AMC se resumen en los cuadros 2, 3 y 4.

Agregación y obtención del mapa de distribución potencial de Pinus martinezii. Una vez normalizados y priorizados los criterios y subcriterios, se elaboraron los árboles de decisiones para los 3 modelos, asignando los pesos a cada uno de los mapas, a fin de obtener los mapas de distribución

potencial de *P. martinezii*, basados en una sumatoria lineal de los pesos, según la ecuación que sigue:

$$V_i = \sum_i a_i w_i$$

Ecuación (2)

donde V_i es el valor de un determinado píxel, a_i es el valor del criterio normalizado, w_i el peso del criterio, e i es la evaluación del criterio.

El resultado de este proceso es la obtención de mapas potenciales de *P. martinezii*, a partir de las relaciones y los pesos para cada uno de los factores utilizados en el análisis, determinando la aptitud de cada píxel para encontrar las condiciones del nicho ecológico para esta especie. Se obtuvieron 3 diferentes mapas potenciales y se asignaron diferentes pesos a los criterios y subcriterios; posteriormente se realizó una prueba de sensibilidad, tomando en cuenta el criterio experto para elegir el mapa de distribución potencial más adecuado y los valores máximos de píxel (eficiencia) en el mapa.

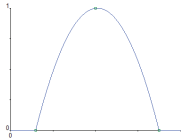
El modelo potencial resultante fue agregado en 3 clases: muy apto (0.67 a 0.93), medianamente apto (0.59 a 0.67) y sin aptitud (>0.59). Los umbrales para la clasificación en grados de aptitud fueron determinados de las estadísticas del modelo y la curva acumulativa, que se obtuvieron de manera automática mediante el programa ILWIS, donde se estima la eficiencia en el espacio geográfico, representada por píxel para la distribución de la especie en las condiciones ambientales propicias para el nicho ecológico fundamental.

Evaluación de la eficiencia del modelo. En la prueba de confiabilidad se utilizaron 16 sitios de presencia de *Pinus martinezii*, diferentes a los utilizados en la elaboración del modelo, registrados por Silva (2005) para la cuenca de Cuitzeo. Para realizar esta prueba se efectuó la sobreposición de los puntos con el mapa de distribución potencial.

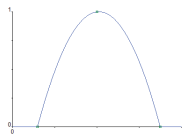
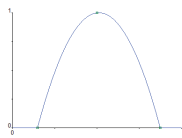
Para cada localidad de colecta se evaluó un índice análogo al valor de importancia relativa (VIR) que ha sido utilizado ampliamente para comparar la importancia de las especies en una población (Whittaker, 1975), pero que permitiera comparar localidades ponderando la densidad de individuos (Dr), el área basal o dominancia (ABr) y la frecuencia (Fr) de presencia de *P. martinezii* en cada sitio.

De esta forma, se compararon los resultados obtenidos del VIR para cada una de las localidades, en el supuesto de que cuando 2 o más poblaciones sean comparadas, un valor más alto corresponda a poblaciones de *P. martinezii* con mayor grado de conservación, reflejado principalmente en un número mayor de individuos por hectárea, individuos con una mayor área basal y de

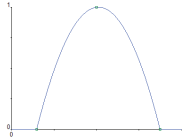
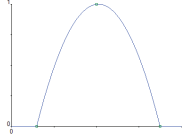
Cuadro 2. Árbol de decisiones multicriterio del escenario 1

| Peso (método de evaluación) | | Criterio | Peso (método de evaluación) | Subcriterio | | Valor normalizado (método) | Atributo | |
|-----------------------------------|------|---------------------------------|-----------------------------------|-------------------|------------------------|----------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
| Método jerárquico | 0.61 | Geopedológico Jerárquico | 0.61 | Suelos | Categorías | 1.00 | Andosoles | |
| | | | | | | 0.71 | Luvisoles | |
| | | | 0.28 | Geología | | | 1.00 | Ignimbritas |
| | | | | | | | 0.6 | Conos andesíticos |
| | | | | | | | 0.6 | Domos dacíticos y riolíticos |
| | | | | | | | 0.4 | Basaltos y dacitas |
| | | | | | | | 0.2 | Depósitos de caída |
| | | | | | | | 0.1 | Depósitos superficiales |
| | | | 0.11 | Geoformas | | | 1.00 | Complejos de laderas de lomeríos altos |
| | | | | | | | 0.21 | Complejos de laderas de montañas |
| | | | | | | | 0.16 | Complejos cumbrales de lomeríos altos |
| | | | | | | | 0.16 | Complejos de laderas de colinas |
| | 0.28 | Morfométrico Jerárquico | 0.50 | Altitud | Función de combinación | |  | |
| | | | 0.33 | Pendientes | | 1.00 | 8- 16 | |
| | | | | | | 0.57 | 4- 8 | |
| | | | | | | 0.36 | 16-25 | |
| | | | | | | 0.14 | 0-4 | |
| | | | 0.17 | Exposición | | 1.00 | Noroeste | |
| | | | | | | 0.86 | Sureste | |
| | | | | | | 0.57 | Noreste | |
| | | | | | | 0.57 | Oeste | |
| | | | | | | 0.57 | Sur | |
| | | | | | | 0.14 | Este | |
| | | | | | | 0.14 | Norte | |
| | | | | | | 0.14 | s/e | |
| | | | | | | 0.14 | Suroeste | |
| | 0.11 | Climático Jerárquico | | | | 0.50 | Precipitación | Función de combinación |
| | | | 0.50 | Temp. media anual | | | | |

Cuadro 3. Árbol de decisiones multicriterio del escenario 2

| Peso (método de evaluación) | | Criterio | Peso (método de evaluación) | Subcriterio | | Valor normalizado (método) | Atributo | |
|-----------------------------------|------|----------------------------------|-----------------------------------|---------------|-----------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|--|
| Comparación pareada | 0.77 | Geopedológicos Jerárquico | 0.61 | Suelos | Categorías | 1.00 | Andosoles | |
| | | | | | | 0.71 | Luvisoles | |
| | | | 0.28 | Geología | | 1.00 | Ignimbritas | |
| | | | | | | 0.6 | Conos andesíticos | |
| | | | | | | 0.6 | Domos dacíticos y riolíticos | |
| | | | | | | 0.4 | Basaltos y dacitas | |
| | | | | | | 0.2 | Depósitos de caída | |
| | | | | | | 0.1 | Depósitos superficiales | |
| | | | 0.11 | Geoformas | | 1.00 | Complejos de laderas de lomeríos altos | |
| | | | | | | 0.21 | Complejos de laderas de montañas | |
| | | | | | | 0.16 | Complejos cumbrales de lomeríos altos | |
| | | | | | | 0.16 | Complejos de laderas de colinas | |
| | 0.17 | Morfométricos Jerárquico | 0.50 | Altitud | Función de combinación |  | | |
| | | | | | | | | |
| | | | 0.33 | Pendientes | Categorías | 1.00 | 8- 16 | |
| | | | | | | 0.57 | 4- 8 | |
| | | | | | | 0.36 | 16-25 | |
| | | | | | | 0.14 | 0-4 | |
| | | | 0.17 | Exposición | | 1.00 | NOROESTE | |
| | | | | | | 0.86 | SURESTE | |
| | | | | | | 0.57 | NORESTE | |
| | | | | | | 0.57 | OESTE | |
| | | | | | | 0.57 | SUR | |
| | | | | | | 0.14 | ESTE | |
| | | | | | | 0.14 | NORTE | |
| | | | | | | 0.14 | S/E | |
| | | | | | | 0.14 | SUROESTE | |
| | 0.05 | Climáticos Jerárquico | 0.50 | Precipitación | Función de combinación a |  | | |
| | | | | 0.50 | | Temp. media anual | | |

Cuadro 4. Árbol de decisiones multicriterio del escenario 3

| Peso (método de evaluación) | | Criterio | | Peso (método de evaluación) | Subcriterio | | Valor normalizado (método) | Atributo |
|--------------------------------|------|----------------|------------|--------------------------------|-------------------|------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|
| Comparación pareada | 0.74 | Geopedológicos | Jerárquico | 0.61 | Suelos | Categorías | 1.00 | Andosoles |
| | | | | | 0.71 | | Luvisoles | |
| | | | | 0.28 | Geología | | 1.00 | Ignimbritas |
| | | | | | | | 0.6 | Conos andesíticos |
| | | | | | | | 0.6 | Domos dacíticos y riolíticos |
| | | | | | | | 0.4 | Basaltos y dacitas |
| | | | | | | | 0.2 | Depósitos de caída |
| | | | | | | | 0.1 | Depósitos superficiales |
| | | | | 0.11 | Geoformas | | 1.00 | Complejos de laderas de lomeríos altos |
| | | | | | | | 0.21 | Complejos de laderas de montañas |
| | | | | | | | 0.16 | Complejos cumbrales de lomeríos altos |
| | | | | | | | 0.16 | Complejos de laderas de colinas |
| | 0.20 | Morfométricos | Jerárquico | 0.61 | Altitud | Función de combinación |  | |
| | | | | | | | 0.28 | Pendientes |
| | | | | 0.57 | 4- 8 | | | |
| | | | | 0.36 | 16-25 | | | |
| | | | | 0.14 | 0-4 | | | |
| | | | | 0.11 | Exposición | 1.00 | Noroeste | |
| | | | | | | 0.86 | Sureste | |
| | | | | | | 0.57 | Noreste | |
| | | | | | | 0.57 | Oeste | |
| | | | | | | 0.57 | Sur | |
| | | | | | | 0.14 | Este | |
| | | | | | | 0.14 | Norte | |
| | | | | | | 0.14 | s/e | |
| | | | | | | 0.14 | Suroeste | |
| | 0.06 | Climáticos | Jerárquico | 0.50 | Precipitación | Función de combinación |  | |
| | | | | 0.50 | Temp. media anual | | | |

cobertura de la copa, y con una frecuencia mayor de presencia de la especie. En este sentido, las localidades que han sufrido el impacto de disturbios, como incendios, enfermedades, tala para extracción de madera o cambio de uso del suelo, tendrán valores de VIR más bajos. El VIR puede expresarse como porcentaje de importancia de acuerdo con la siguiente ecuación (Curtis, 1959; Matteucci y Colma, 1982):

$$VIR = \frac{Dr + Fr + AB}{3}$$

Ecuación (3)

Identificación de zonas potenciales de conservación y reforestación. La identificación de zonas para conservación y reforestación con *P. martinezii* requirió de la comparación del mapa de distribución potencial con los mapas de cobertura y uso del suelo para la cuenca de Cuitzeo de los años de 1975 y 2000, elaborados por López-Granados et al. (2006). Para este proceso, en el mapa sólo se consideraron las áreas muy aptas para la especie.

Las zonas donde disminuyó la cobertura de la clase bosque de pino y bosque mixto, así como las que presentaron una pérdida o transición a la clase matorral, pastizal o suelo desnudo, se identificaron como áreas potenciales para la reforestación con *P. martinezii*. El modelo conceptual de este procedimiento se presenta en la figura 2.

Las áreas susceptibles para la conservación de *P. martinezii* o de presencia probable fueron los bosques de pino cerrado y bosque mixto cerrado que mantuvieron permanencia en la cobertura y los bosques que presentaron coberturas semiabiertas y abiertas. El modelo conceptual del proceso se presenta en la figura 3.

Resultados

Perfil bioclimático de *Pinus martinezii*. Altitud. El intervalo en el que se registró la especie fue de 2 284-3 022 metros. Aunque la distribución fue continua a lo largo de este gradiente, el número de sitios con presencia de *P. martinezii* mostró un patrón bimodal, con el 37.9% de los sitios registrados entre 2 300-2 400 m y el 20.7% entre los 2 500-2 600 m (Fig. 4).

Suelos. Los sitios con presencia de *P. martinezii* se restringieron solamente a andosoles (58.6% de los sitios) y luvisoles (41.4%) (Fig. 4).

Relieve. Los sitios registrados se ubicaron en 4 clases geomorfológicas; la mayoría (65%) coincidió con los complejos de laderas de lomeríos altos, mientras que el 35% restante se distribuyó de manera marginal y similar en complejos de laderas de montañas, complejos de laderas

de colinas y en complejos de cumbres de lomeríos altos (Fig. 4).

Rocas. *Pinus martinezii* se registró sobre 6 clases diferentes de rocas. Las poblaciones coincidieron con ignimbritas (34.5%), domos dacíticos y riolíticos (20.7%), y conos andesíticos (20.7%); mientras que en los depósitos superficiales sólo se presentó en el 3.5% de los sitios (Fig. 4).

Pendiente de ladera. *Pinus martinezii* se distribuye desde superficies planas hasta laderas con pendientes por encima de los 23°. El 48% de los sitios se registró en pendientes moderadas, que van de 8 a 16°, seguido por los ubicados en pendientes ligeras, con inclinación de 4 a 8° (27.6%). De acuerdo con los datos analizados puede considerarse que este factor no resulta restrictivo de la distribución; sin embargo, con base en los intervalos de tolerancia de la especie, los valores extremos de este factor pueden afectarla y ocasionarle estrés fisiológico, de manera que sólo pueda mantener algunos individuos debido a la interacción con otras especies, como la competencia, la depredación o el parasitismo (Hutchinson, 1957; Cox y Moore, 1994) (Fig. 4).

Exposición de laderas. Los registros de los sitios comprenden todas las clases existentes en este factor, además de que no muestran un patrón definido, por lo que no se le considera determinante en la distribución de la especie. *Pinus martinezii* se localizó principalmente en laderas con exposición noroeste (24.1%) y sureste (20.7%) (Fig. 4).

Precipitación anual. En los sitios muestreados, *P. martinezii* se localiza desde los 1013 hasta 1499 mm de precipitación anual; la mayoría se ubica en los valores más bajos, donde la variación en la precipitación oscila entre 1 000 y 1 050 mm (44.8%), mientras que el resto se distribuye casi en forma homogénea en las zonas de mayor humedad (Fig. 4).

Temperatura media anual. En este caso se registra un intervalo de tolerancia de 11.6 a 15.54° C, y la mayoría de las poblaciones analizadas se distribuyen en zonas con temperatura media anual de 15 a 15.4° C (Fig. 4).

Modelo de distribución potencial de *Pinus martinezii*. El escenario 1 fue descartado debido a que se presentaron valores de aptitud muy bajos en el área correspondiente a la población de Agua Zarca, la cual es la segunda en importancia en la cuenca de Cuitzeo de acuerdo con el VIR (Fig. 5).

En el escenario 2, los valores máximos de aptitud obtenidos (0.63) fueron los menores de los 3, por lo que también fue descartado; sin embargo, cabe señalar que los valores máximos se localizan en las poblaciones de mayor importancia de *P. martinezii* en el área de estudio (Fig. 5).

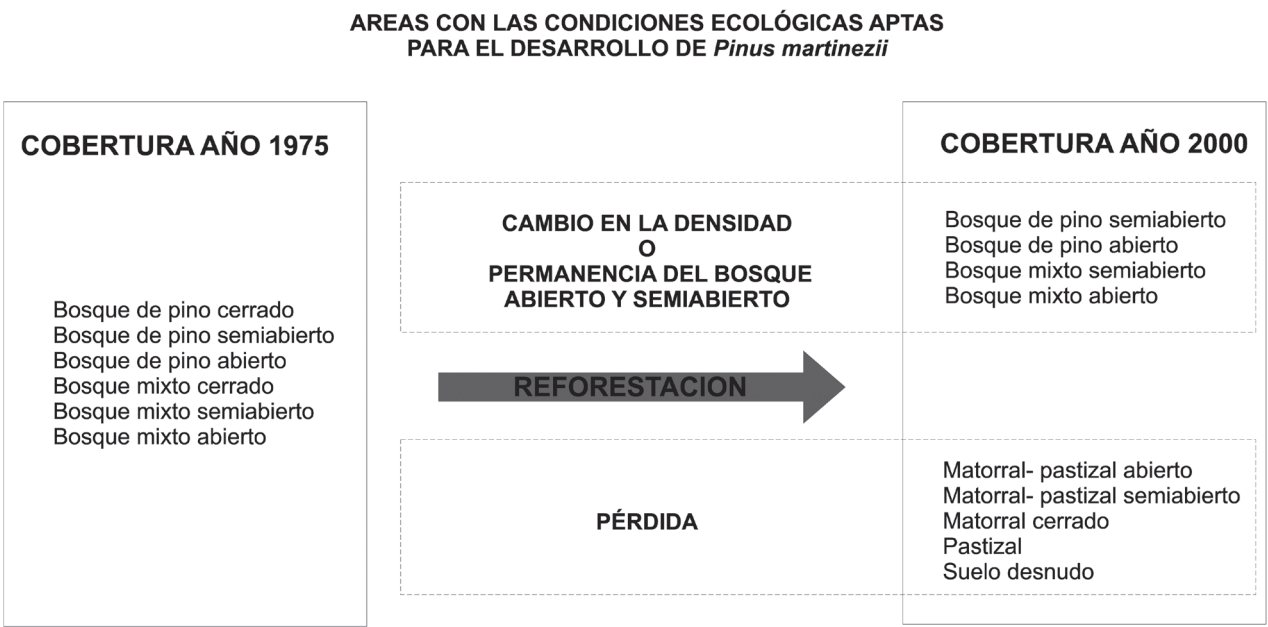


Figura 2. Áreas aptas para la reforestación con *Pinus martinezii*.

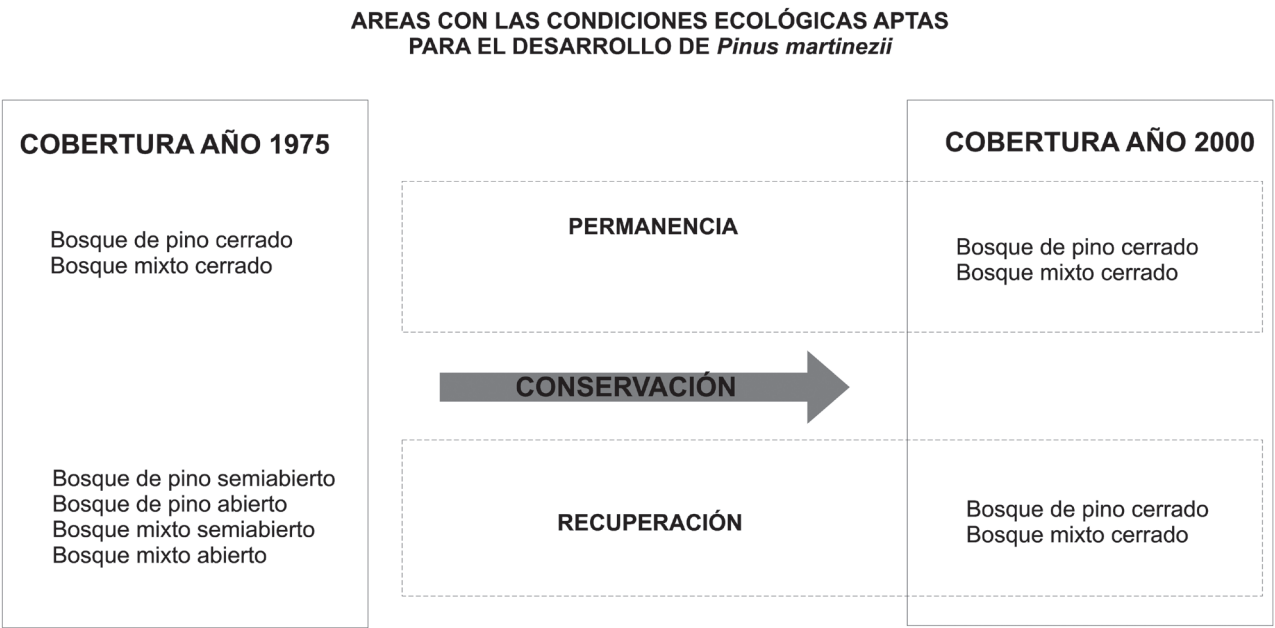


Figura 3. Áreas aptas para la conservación de *Pinus martinezii*.

Por último, el escenario 3 presentó el valor más alto de aptitud con 0.93 (Fig. 5), cubriendo las poblaciones de mayor importancia de *P. martinezii* con relación al VIR, lo que es un indicador de que están presentes las condiciones ambientales en la zona para la distribución de la especie.

Por lo tanto, este mapa fue considerado para la obtención del modelo de distribución potencial final (Fig. 6). El mapa de distribución potencial muestra que el área de aptitud alta con mayor extensión corresponde a la porción oriente de la cuenca, que comparten los municipios

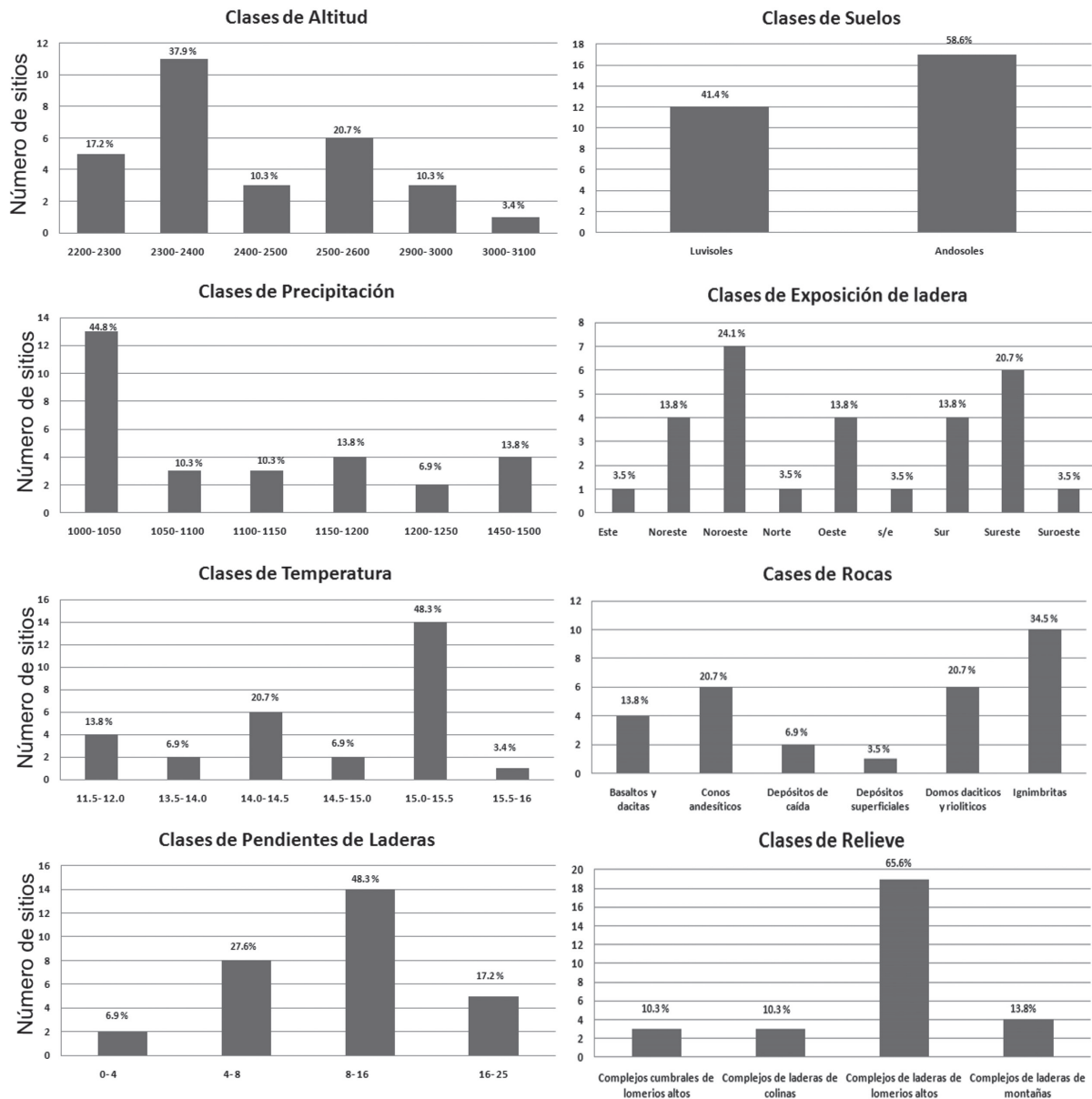


Figura 4. Distribución de los sitios registrados en campo de *Pinus martinezii* en la cuenca del lago de Cuitzeo por clases.

de Zinapécuaro e Hidalgo. En esta zona se encuentran las localidades de Nueva Victoria, Laguna Verde y Cerro Mozo, la primera considerada como la más importante de acuerdo con el VIR. En esta área es mayor la proporción de zonas de aptitud alta en relación con las de aptitud media.

En el mapa de distribución potencial, Nueva Victoria se ubica en un área con aptitud alta para el desarrollo de *P. martinezii*, lo que concuerda con el VIR que se determinó con base en los registros de campo, ya que se observó

que se efectúan labores de conservación por parte de pobladores de ejido, lo que favorece la obtención de un valor de importancia alto.

En el caso de Laguna Verde localizada en Los Azufres, es importante señalar que no fue una de las localidades con VIR más alto, debido a la baja densidad de individuos ocasionada por la extracción de madera; sin embargo, según el modelo de distribución potencial, existen las condiciones ambientales adecuadas para un desarrollo

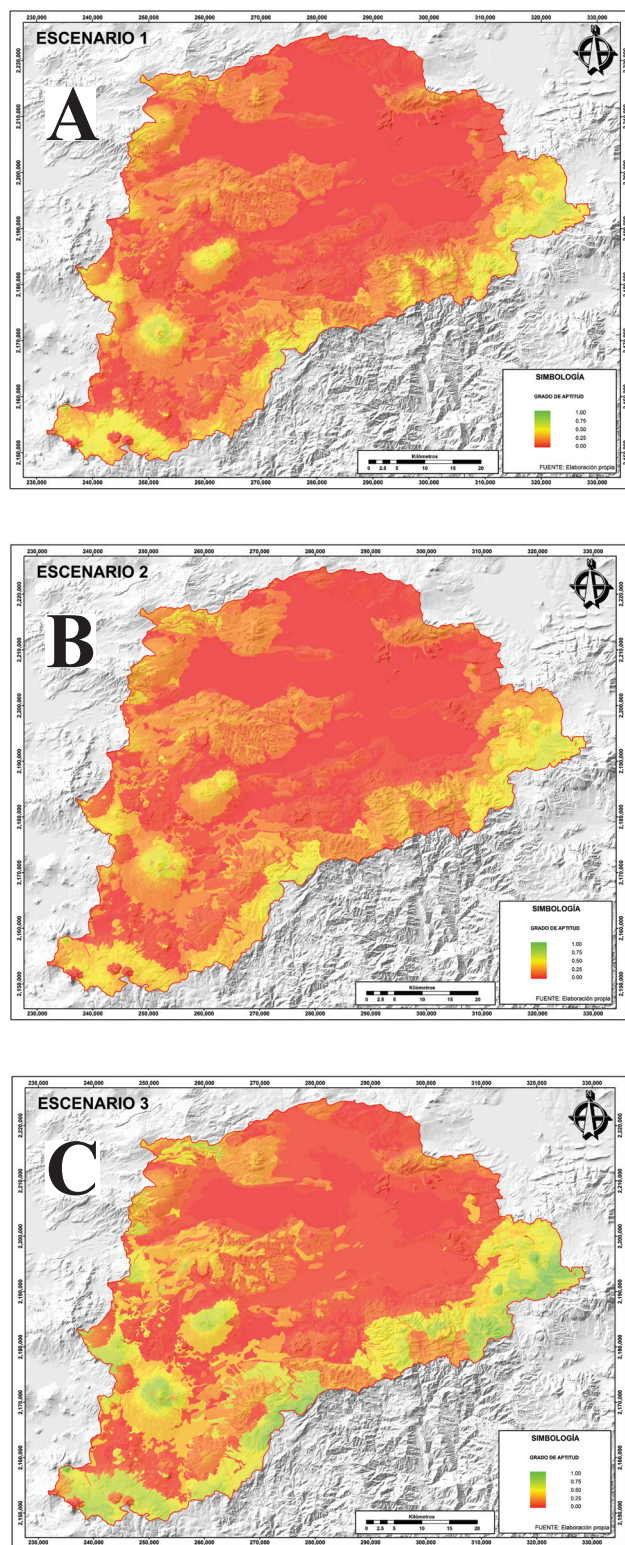


Figura 5. Mapas de distribución potencial de *Pinus martinezii* obtenidos a partir del AMC para los escenarios 1, 2 y 3.

óptimo de las poblaciones de *P. martinezii*; lo anterior fue constatado en campo al registrarse los individuos con DAP más elevado.

En el Cerro Mozo se encuentran zonas aptas cercanas a los sitios de muestreo y medianamente aptas en la parte alta de esta estructura, donde no se observaron árboles de esta especie en las excursiones realizadas. Años atrás, las condiciones de esta localidad fueron afectadas por un incendio que casi acabó con el bosque, por lo que hoy sólo pueden encontrarse individuos aislados de *P. martinezii*.

La segunda zona de importancia para la distribución de la especie es la porción sureste del municipio de Morelia, donde se encuentra la localidad de Agua Zarca, segunda en condiciones de conservación de acuerdo con el VIR, formando un corredor en la parte alta de las Calderas La Escalera y Atécuaro. Hacia el sur de la cuenca se encuentran áreas aisladas de aptitud media, que pueden representar un potencial para el hallazgo de nuevas poblaciones de *P. martinezii*.

Confiabilidad del modelo. De las 13 localidades que fueron consideradas por el modelo, 12 se encuentran en la clase “aptitud alta”; sólo Milpillas pertenece a “aptitud media”. Estos resultados indican que se obtuvo un 81.25% de confiabilidad en el modelo, porcentaje que se considera aceptable para un modelo de distribución potencial (Stockwell y Townsend, 2002).

A partir del índice de valor de importancia relativa (VIR) se obtuvo un parámetro estimativo de las condiciones ecológicas de las poblaciones de *P. martinezii*, mediante el cual Nueva Victoria presentó el valor más alto (30.48), seguido por Agua Zarca (30.40) y en última instancia La Joya (7.09). Los valores obtenidos mediante el cálculo de este índice reflejan las condiciones observadas en los recorridos de campo, siendo las de Nueva Victoria y Agua Zarca las que muestran mayor grado de conservación, mientras que la población localizada en La Joya presentó disturbios por la extracción de madera (Cuadro 5).

Discusión

Cabe destacar que a diferencia de varios trabajos previos (véase entre otros, Illoldi-Rangel et al., 2004; Kearney y Porter, 2004), en éste se modeló la distribución de una especie de pino con datos de mayor resolución espacial y se validó el resultado utilizando un símil del valor de importancia relativa. Los mapas de distribución potencial elaborados a partir de la aplicación de técnicas de análisis espacial implantadas en un SIG han demostrado ser bastante confiables, en la medida en que proporcionan una aproximación razonable al nicho de las especies, incluso sin la presencia de muchos puntos (Chefaoui et al., 2005).

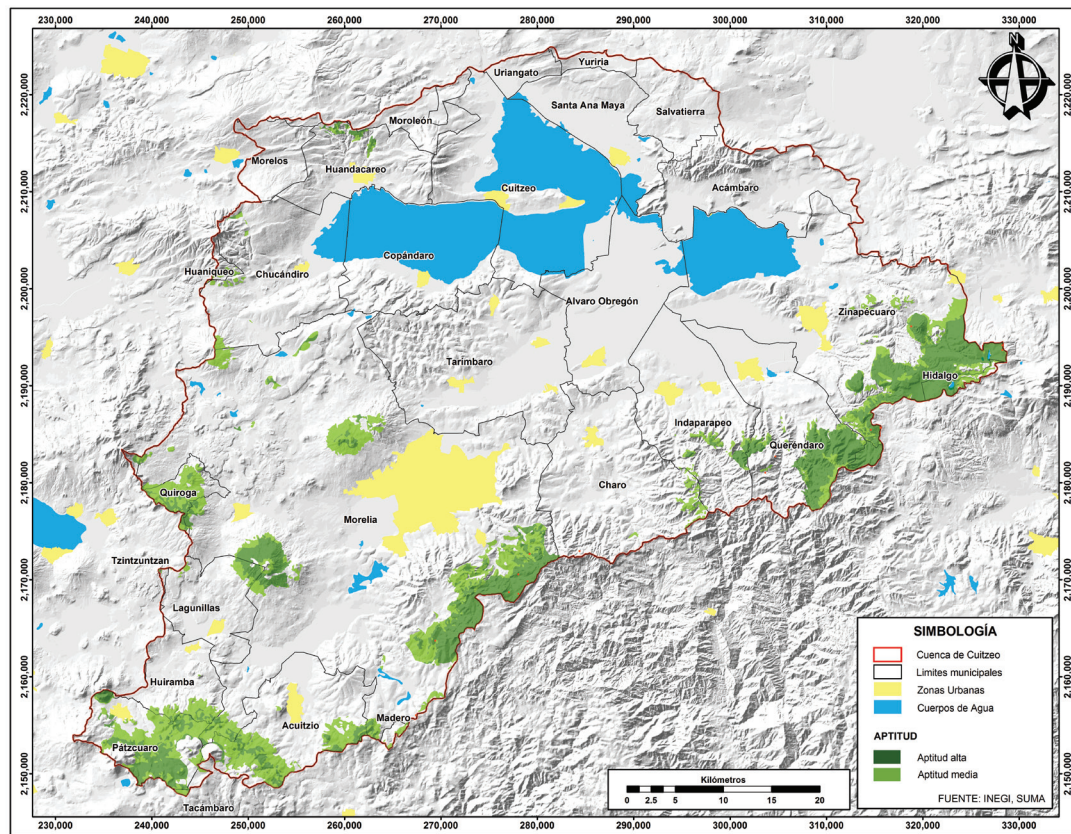


Figura 6. Mapa de clases de aptitud de la distribución potencial de *Pinus martinezii* basado en el escenario 3.

En el presente trabajo, el escenario más adecuado fue el que se elaboró a partir de comparaciones pareadas con el procedimiento de análisis jerárquico de Saaty (1980), ampliamente utilizado en AMC.

En este caso, el modelo requirió reconocer las relaciones observadas entre factores biofísicos mediante una técnica de análisis multicriterio, más que multivariante. El análisis multicriterio espacialmente distribuido y la resolución de los datos permitieron identificar unidades espaciales más continuas y no referidas a píxeles relativamente aislados. Tomando en consideración la disponibilidad y detalle de los datos existentes, el enfoque utilizado en este trabajo puede reproducirse a escalas menores, a escala de provincia fisiográfica o de país, no sólo en México, sino en muchos otros países.

Es necesario tomar en cuenta que el método utiliza únicamente datos de presencia de la especie y el error de omisión sólo se cuantificó. Las áreas en las que se predice la presencia de la especie en los modelos de distribución potencial son típicamente mayores que sus distribuciones reales, debido a diversos factores que impiden su dispersión, como son las barreras geográficas, las interacciones bióticas y las modificaciones humanas al ambiente, por lo

que pocas especies ocupan todas las áreas que satisfacen los requerimientos de su nicho. En dado caso, si fuera necesario cartografiar la distribución realizada de una especie a partir de un modelo de distribución potencial, sería a través de la remoción de áreas en las que se infiere que no puede habitar la especie, sea por factores geográficos o por tratarse de zonas inhabitadas por las interacciones bióticas.

Los modelos de distribución potencial pueden ser una herramienta muy importante para inferir la distribución actual para propósitos de conservación, al compararse con las coberturas y uso del suelo con intención de excluir áreas altamente alteradas y deforestadas.

Zonas potenciales para reforestación con Pinus martinezii. Se detectaron las zonas para reforestación tomando como base la zona de aptitud más alta del modelo de distribución potencial. La diferencia entre los mapas de reforestación obtenidos y lo que se registra en campo se debe a que el último insumo para realizar el mapa de cambio de cobertura es del año 2000. En la mayoría de las localidades visitadas, la extracción de madera clandestina es reciente y se presenta de manera acelerada, no existe registro de tal en dicha cartografía y por lo tanto no aparece en el mapa

de zonas potenciales para reforestación. Sin embargo, en el presente trabajo se hace énfasis en ello, como un aspecto a tomarse en cuenta para llevar acciones de reforestación. En todas las localidades visitadas la extracción de madera existe en diferentes grados, y dado el carácter de protección especial que tiene la especie, su aprovechamiento debería estar inmerso en un manejo integral que asegure la adecuada regeneración de los ecosistemas donde se encuentra. Es claro que debido a la extracción clandestina en varias de las localidades esto no está ocurriendo.

Los resultados obtenidos mostraron que por sus condiciones de deterioro, las localidades de Cerro Mozo y Laguna Verde son las que requieren de acciones de reforestación. En la porción oriente de la cuenca, donde se ha perdido cobertura de bosque, también existen diversas áreas que presentan las condiciones ecológicas apropiadas para el desarrollo de la especie con base en el nicho ecológico fundamental.

En Cerro Mozo es necesaria una reforestación; sin embargo, hay que tomar en cuenta otros factores, como la pérdida de suelo por la erosión, que puede ser determinante en el establecimiento de un programa de esta naturaleza en este sitio. Como son pocos los individuos de *P. martinezii* que se encontraron, podrían utilizarse semillas de Nueva Victoria, localidad cercana cuyo perfil bioclimático es similar al de Cerro Mozo; presentó el VIR más alto, lo que indica las buenas condiciones fisiológicas de los individuos del lugar.

En Laguna Verde se detectó una zona susceptible de reforestación. Sin embargo, durante el recorrido de campo en toda el área, fueron pocos los individuos que pudieron localizarse, por lo que se considera necesario llevar a cabo acciones inmediatas. La región presenta condiciones muy favorables para el establecimiento de *P. martinezii*, y de no contarse con los suficientes individuos en el área para formar un banco de semillas, puede recurrirse a la población de Nueva Victoria.

La localidad de Temascal no fue representada en el modelo de distribución potencial y por lo tanto tampoco en el mapa de zonas de reforestación, pero es necesaria

una reforestación con la especie, pues en los recorridos de campo se pudo observar que la población de este lugar está sujeta a una tala selectiva que deja muy pocos individuos en pie para una regeneración natural. Debido a su lejanía geográfica con respecto a los demás sitios, lo que también refleja sus diferencias en las condiciones ambientales, esta localidad pudiera enfrentarse a un problema. No obstante, se puede considerar que existe una afinidad con el perfil ecológico de Nueva Victoria, por lo que podría ser un referente para el establecimiento de una plantación.

La localidad de La Joya tampoco fue representada en el modelo de distribución, pero debido a que presentó graves disturbios por extracción de madera, que incluso impidieron el registro de información en el momento de los recorridos de campo, se recomienda realizar una reforestación con *P. martinezii* basada en el sitio de colecta. No se cuenta con suficiente información para determinar si existe material para el establecimiento de un banco de semillas en esta localidad; en dado caso, puede utilizarse germoplasma de Agua Zarca por su cercanía y similitud ecológica. En las zonas cercanas se ubicaron individuos aislados de *P. martinezii*, lo que indica que quizá fue una población que presentaba continuidad con la de Agua Zarca. Tomando en cuenta lo anterior, se recomienda utilizar semillas provenientes de Agua Zarca, que presentó un VIR alto debido a sus condiciones ecológicas. Por otro lado, en esta localidad existen manchones aislados potenciales para la reforestación, lo que es un indicativo de las condiciones de conservación del lugar.

El modelo de distribución potencial considera áreas aisladas donde no se registraron poblaciones de *P. martinezii*, sobre todo en la porción norte y poniente de la cuenca, lo que indica que aunque en apariencia hay condiciones para el desarrollo de poblaciones, éstas no se encuentran. Debido a los alcances de este proyecto, no es posible saber si dicha ausencia se deba a factores naturales, tales como la presencia de barreras biogeográficas que impidan la colonización de *P. martinezii*, a alguna interacción ecológica que excluya a esta especie o la ausencia de alguna otra que facilite su establecimiento (Aráujo y Guisan, 2006), o bien, a factores

Cuadro 5. Índice de Valor de Importancia Relativa (VIR) por localidad

| Localidad | Área basal relativa | Densidad relativa | Frecuencia relativa | Valor de importancia relativa |
|----------------|---------------------|-------------------|---------------------|-------------------------------|
| Nueva Victoria | 27.89 | 40.86 | 22.71 | 30.48 |
| Agua Zarca | 39.88 | 29.57 | 21.74 | 30.40 |
| Temascal | 14.05 | 6.74 | 18.12 | 12.97 |
| Cerro Mozo | 3.90 | 10.89 | 15.22 | 10.00 |
| Laguna Verde | 11.33 | 5.71 | 10.14 | 9.06 |
| La Joya | 2.96 | 6.23 | 12.08 | 7.09 |

asociados al uso del suelo en el pasado, como las prácticas inadecuadas de aprovechamiento forestal o el cambio de cobertura del suelo.

Zonas potenciales para la conservación de Pinus martinezii. Las zonas que aparecen como áreas de conservación son bosques que han permanecido o se han recuperado y que presentan una aptitud alta, por lo que también puede realizarse reforestación en caso de existir un cambio de uso del suelo o incluso el establecimiento de una plantación con fines forestales. También indican una probabilidad de encontrar poblaciones de *P. martinezii* en futuras exploraciones, ya que existen las condiciones ambientales adecuadas para su desarrollo.

Entre las localidades de muestreo que aparecen como áreas aptas para la conservación se encuentran Agua Zarca, Nueva Victoria, Cerro Mozo y Laguna Verde. Las 2 primeras presentan condiciones estables, por lo que para su mantenimiento es suficiente con un buen manejo orientado al aprovechamiento sustentable, lo que concuerda con lo observado en campo y con el VIR. Cerro Mozo y Laguna Verde presentan rodales de conservación; sin embargo, es necesario realizar un trabajo a mayor detalle pues estas zonas han sido sujetas a disturbios en años recientes.

Los perfiles bioclimáticos generaron información que permite conocer aspectos sobre los intervalos de tolerancia de *P. martinezii* hacia los factores físico geográficos y en esta forma determinar la manera en que éstos influyen en su distribución. Lo anterior constituye una herramienta de utilidad para efectuar acciones de reforestación y sitios de colecta de semilla para el establecimiento de viveros. El modelo de distribución potencial predice la aptitud de un punto en el espacio para *P. martinezii* en función de las variables ambientales utilizadas. El modelo de distribución potencial representa el nicho fundamental de la especie, que consiste en un conjunto de condiciones que le permiten sobrevivir; por lo tanto, el nicho realizado o distribución actual puede ser menor y ocupar sólo una parte del nicho fundamental. Esta diferencia puede deberse a diversos factores entre los que se encuentran: 1) la influencia humana, como el aprovechamiento, el cambio de uso del suelo y los incendios; 2) las interacciones bióticas, como la competencia interespecífica con otros pinos y encinos, y 3) las barreras geográficas, como la presencia de planicies en la cuenca y las diferentes formaciones geológicas que han impedido la dispersión y colonización de nuevas áreas, limitando su distribución.

En este estudio se construyeron 3 escenarios de distribución basados en diferentes árboles de decisión multicriterio y los valores más altos de aptitud fueron mostrados por el escenario 3 que a su vez presentó un 81.25% en la prueba de confiabilidad.

En el mapa de nicho ecológico fundamental de *P. martinezii* se pueden observar 2 regiones de distribución importantes; en la primera, localizada en la porción oriente de la cuenca, se encuentran 3 de las localidades estudiadas; la segunda, al sur del municipio de Morelia, está constituida por 1 localidad estudiada y otras que no fueron registradas en el presente trabajo debido a que el tamaño poblacional no es significativo. Entre estas 2 zonas de distribución se muestra un área sin aptitud para la distribución de la especie, la cual puede ser atribuida a factores geopedológicos (roca, relieve y suelos).

En la porción sur y este de la cuenca se modelaron áreas de aptitud media para *P. martinezii*; sin embargo, no existen registros de la especie, lo que indica que existen las condiciones ambientales propicias para el establecimiento de la especie, pero que existen barreras que han impedido su distribución.

La información generada en el perfil bioclimático de *P. martinezii* fue de utilidad al efectuar el AMC para modelar en los SIG el nicho ecológico fundamental de esta especie.

El análisis determinó que hay 4 localidades susceptibles a la reforestación (La Joya, Laguna Verde, Cerro Mozo y El Temascal); sin embargo, fueron detectadas diversas áreas donde los bosques que han sido objeto de degradación forestal y deforestación presentan aptitud para realizar labores de reforestación con fines de restauración o para el establecimiento de plantaciones forestales.

Por sus condiciones, en 2 localidades (Nueva Victoria y Agua Zarca) se pueden llevar a cabo acciones de conservación, puesto que sólo requieren manejo forestal orientado al aprovechamiento sustentable. Cabe señalar que existen rodales de aprovechamiento en los que pueden introducirse 2 individuos de esta especie para atenuar la erosión del suelo. Finalmente, el análisis realizado en el perfil bioclimático de las poblaciones de *P. martinezii* y el modelo de distribución potencial, determinó que existen 3 sitios óptimos para la recolección de semillas y establecimiento de viveros (Nueva Victoria, Agua Zarca y Laguna Verde).

A diferencia de varios trabajos previos, en éste se modeló la distribución de una especie de pino con datos de mayor resolución espacial y se validó el resultado utilizando un símil del valor de importancia relativa. El nivel de confianza del escenario 3 fue de 81.25%, considerado aceptable.

Si bien el modelo requiere del reconocimiento y evaluación de las relaciones observadas entre factores biofísicos, éste se basó en una técnica de análisis multicriterio, más que multivariante. El análisis multicriterio espacialmente distribuido, y la resolución de los datos permitieron identificar unidades espaciales más

continuas y que no se refieren a píxeles, relativamente aislados. Cabe resaltar que el escenario más confiable fue aquel que se construyó utilizando el proceso de análisis jerárquico, el cual permite identificar la consistencia de las comparaciones realizadas.

La importancia relativa (pesos) en todos los modelos siempre identificó que el grupo de criterios geopedológicos son más importantes para alcanzar la meta (distribución potencial). Los valores más altos correspondieron a andosoles, ignimbritas y complejos de laderas de lomeríos altos, seguidos por el grupo de criterios morfométricos, donde los valores más altos se relacionan con la altitud, la pendiente y la exposición de laderas; finalmente, el grupo menos relevante correspondió al climático, que incluyó la temperatura media y la precipitación.

Lo anterior sugiere, que la variabilidad climática no es tan alta en la zona estudiada; por el contrario, la diversidad geopedológica, seguida por la morfométrica, diferencian con mayor importancia la distribución de *P. martinezii*.

Los resultados de este estudio proporcionan información valiosa para la ejecución de posteriores estrategias de restauración que incluyan actividades de conservación y reforestación; tomando en cuenta diversos factores ambientales que determinan la aptitud del territorio para la especie. Los resultados también pueden apoyar la programación de futuras exploraciones en busca de nuevas poblaciones de *P. martinezii* que no han sido registradas, así como la introducción de esta especie en sitios que presentan condiciones ambientales idóneas.

Finalmente, cabe mencionar que el enfoque utilizado en este trabajo es reproducible a escalas menores; por ejemplo, de provincias fisiográficas (1:1 000 000) o país (1:4 000 000), considerando la disponibilidad y detalle de los datos espaciales y climáticos existentes, no sólo en México, sino en un buen número de países en vías de desarrollo.

Agradecimientos

Los autores de esta investigación agradecen al programa DGAPA-PAPPIT de la UNAM, clave IN304408. Esta investigación también fue parcialmente apoyada por CONACYT, clave 2005-C01-011. El primer autor agradece al CONACYT por la beca otorgada durante la realización de su maestría en Geografía, así como al Biól. Antonio Moreno Talamantes por el apoyo proporcionado durante la modelación espacial. Agradecemos los valiosos comentarios de los revisores anónimos y del Dr. Alfonso Delgado Salinas que mejoraron sustancialmente la versión original del manuscrito.

Literatura citada

- Al- Zu'bi, Y. A. 2007. Application of multicriteria analysis for ranking and evaluation of waste water treatment plants and its impact on the environment and public health: Case study from Jordan. *Journal of Applied Sciences Research* 3:155-160.
- Alba-Sánchez, F., J. A. López-Sáez, B. Benito de Pando, J. C. Linares, D. Nieto-Lugilde y L. López-Merino. 2010. Past and present potential distribution of the Iberian *Abies* species: a phytogeographic approach using fossil pollen data and species distribution models. *Diversity and Distributions* 16:214-228.
- Anderson, R. P., A. T. Peterson y M. Gómez-Laverde. 2002. Using niche-based GIS modeling to test geographic predictions of competitive exclusion and competitive release in South American pocket mice. *Oikos* 98:3-6.
- Araújo, M. B. y A. Guisan. 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33:1677-1688.
- Bonham-Carter, G. F. 1994. Geographic information systems for geoscientists: modelling with GIS. Geological Survey of Canada. Pergamon, Toronto. 398 p.
- Brito, J. C., A. L. Acosta, F. Álvares y F. Cuzin. 2009. Biogeography and conservation of taxa from remote regions: an application of ecological-niche based models and GIS to North-African Canids. *Biological Conservation* 142:3020-3029.
- Carranza, E. 1987. Aspectos botánico-ecológicos del campo geotérmico Los Azufres, Michoacán, México. Tesis, Escuela de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 60 p.
- Chapman, S. B. 1976. Methods in plant ecology. Blackwell Scientific, Osney Mead, Oxford. 580 p.
- Chefaoui, R. M., J. Hortal y J. M. Lobo. 2005. Potential distribution modelling, niche characterization and conservation status of Iberian *Copris* species in central Spain. *Biological Conservation* 122:327-338.
- Chefaoui, R. M. y J. M. Lobo. 2008. Assessing the effects of pseudo-absences on predictive distribution model performance. *Ecological Modelling* 210:478- 486.
- Cox, B. y D. Moore. 1994. Biogeography, an ecological and evolutionary approach. Blackwell Scientific, Oxford. 428 p.
- Curtis, J. T. 1959. The vegetation of Wisconsin. An ordination of plant communities. University of Wisconsin Press, Madison. 657 p.
- Farjon, A., J. A. Pérez de la Rosa y B. T. Styles. 1997. A field guide to the pines of Mexico and Central America. The Royal Botanic Gardens, Kew. 147 p.
- Farjon, A. y B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica. Monograph 75. The New York Botanical Garden, New York. 239 p.
- Finch, J. M., M. J. Samways, T. R. Hill, S. E. Piper y S. Taylor. 2005. Application of predictive distribution modeling to invertebrates: Odonata in South Africa. *Biodiversity and*

- Conservation 15:4239-4251.
- Fischer, J., D. B. Lindenmayer, H. A. Nix, J. L. Stein y J. A. Stein. 2001. Climate and animal distribution: a climatic analysis of the Australian marsupial *Trichosurus caninus*. *Journal of Biogeography* 28:293-304.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México, D. F. 91 p.
- Garduño-Monroy, V. H. e I. Isra-de Alcántara. 2010. Características biofísicas de la cuenca del lago de Cuitzeo: Geología. *In* Atlas de la cuenca del lago de Cuitzeo: un análisis de la geografía del lago y su entorno socioambiental, S. Cram, L. Galicia e I. Isra-de Alcántara, (comps). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 28-33.
- Geneletti, D. 2004. A GIS-based decision support system to identify nature conservation priorities in an alpine valley. *Land Use Policy* 21:149-160.
- Geneletti, D. 2005. Formalising expert's opinion through multi-attribute value functions. An application in landscape ecology. *Journal of Environmental Management* 76:255-262.
- Geneletti, D. 2007. An approach based on spatial multicriteria analysis to map the nature conservation value of agricultural land. *Journal of Environmental Management* 83:228-235.
- Geneletti, D. 2009. Combining stakeholder analysis and spatial multicriteria evaluation to select and rank inert landfill sites. *Waste Management* 30:328-337.
- ESRI. 1999. ArcView 3.2. GIS. Environmental Systems Research Institute, New York.
- ESRI. 2008. ArcGis 9.2. User's guide. Environmental Systems Research Institute, Redlands, California.
- Graham, C. H., S. Ron, J. C. Santos y C. J. Schneider. 2004. Integrating phylogenetics and environmental niche models to explore speciation mechanism in dendrobatid frogs. *Evolution* 58:781-1793.
- Hanson, H. C. y E. Churchill D. 1961. The plant community. Reinhold, New York. 218 p.
- Hutchinson, G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia Quantitative Biology* 22:415-427.
- Illoldi-Rangel, P., M. A. Linaje y V. Sánchez-Cordero. 2002. Distribución de los mamíferos terrestres en la región del golfo de California, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología* 73:213-224.
- Illoldi-Rangel, P., V. Sánchez-Cordero y A. T. Peterson. 2004. Predicting distribution of Mexican mammals using ecological niche modeling. *Journal of Mammalogy* 85:658-662.
- INEGI. 1999. Conjunto de datos vectoriales. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes.
- INEGI. 2004. Guía para la interpretación de la cartografía. Edafología. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes. 28 p.
- ITC. 2005. ILWIS 3.3 Integrated land and water information system, GIS software. International Institute for Geo-Information Science and Earth Observation, Enschede. [The Netherlands]. 520 p.
- Jennings, M. D. 2000. Gap analysis: concepts, methods and recent results. *Landscape Ecology* 15:5-20.
- Kearney, M. y W. P. Porter. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*:3119-3131.
- Keeney, R. L. 1992. Value-focused thinking, a pad to creative decision making. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 416 p.
- Larsen E. 1964. A new species of pine from Mexico. *Madroño* 17:217-8.
- Leal-Nares, O. A., M. E. Mendoza y E. Carranza González. 2010. Análisis y modelamiento espacial de información climática en la cuenca de Cuitzeo, México. *Investigaciones Geográficas* 72:49-67.
- López-Granados, E., G. Bocco, M. E. Mendoza, A. Velázquez y R. Aguirre. 2006. Peasant emigration and land-use change at the watershed level. A GIS-based approach in Central Mexico. *Agricultural Systems* 90:62-78.
- Madrigal-Sánchez, X. 1994. Características ecológicas forestales de la región forestal oriental del estado de Michoacán; México. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 114 p.
- Madrigal-Sánchez, X. y L. I. Guridi-Gómez. 2004. Riqueza de la vegetación en la región de Morelia. *In* Contribuciones a la geología e impacto ambiental en la región de Morelia, V. H. Garduño (ed.). Instituto de Investigaciones Metalúrgicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. p. 156-166.
- Malczewski, J. 1997. Propagation of errors in multicriteria location analysis: a case study. *In* Multiple criteria decision making. Proceedings of the Twelfth International Conference. Hagen (Germany). 1995, G. Fandel y T. Gal (eds.). Springer, Berlin. p. 154-165.
- Malczewski, J. 1999. GIS and multicriteria decision analysis. Wiley, New York. 392 p.
- Matteucci, S. y A. Colma. 1982. Metodología para el estudio de la vegetación. Secretaría General de los Estados Americanos-Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, Washington, D.C. 168 p.
- Mazerolle, M. J. y M. A. Villard. 1999. Patch characteristics and landscape context as predictors of species presence and abundance: a review. *Ecoscience* 61:117-124.
- Mendoza, G. A. y P. Macoun. 1999. Guidelines for applying multicriteria analysis to the assessment of criteria and indicators. Center for International Forestry Research, Bogor. 82 p.
- Mendoza, M. E., E. López-Granados y G. Bocco. 2001. Regionalización ecológica, conservación de recursos y ordenamiento territorial. Informe final presentado al Programa

- SIMORELOS- CONACYT. Departamento de Ecología de los Recursos Naturales, Instituto de Ecología, UNAM, México, D. F. 266 p.
- Mendoza, M. E. 2002. Implicaciones del cambio de cobertura vegetal y uso del suelo en el balance hídrico a nivel regional. El caso de la cuenca del lago de Cuitzeo. Tesis, Doctorado Instituto de Geofísica, UNAM, México, D. F. 188 p.
- Mendoza, M. E., G. Bocco, M. Bravo, E. López-Granados y W. R. Osterkamp. 2006. Predicting water surface fluctuation of continental lakes. A GIS and RS based approach in Central Mexico. *Water Resources Management* 20:291-311.
- Mendoza, M. E., D. I. González-Terrazas, D. Geneletti, L. M. Morales-Manilla, E. López, I. Israde y Z. Vekerdy. 2008. Uso de técnicas de análisis multicriterio para la priorización de subcuencas y municipios para la conservación, restauración y el aprovechamiento de los recursos naturales en la cuenca del lago de Cuitzeo (Clave 2005-01-011). Informe final presentado al Fondo Mixto CONACYT-Estado de Michoacán. Centro de Investigaciones en Geografía Ambiental, UNAM, México, D. F. 110 p.
- Mendoza, M. E., G. Bocco, E. López y M. Bravo. 2010. Hydrological implications of land-cover and land-use change: Spatial analytical approach at regional scale in the closed basin of the Cuitzeo Lake, Michoacan, Mexico. *Singapore Tropical Geography* 31:197-214.
- Mendoza, M. E. y G. Bocco. 2010. Características biofísicas de la cuenca del lago de Cuitzeo: geomorfología. *In* Atlas de la cuenca del lago de Cuitzeo: un análisis de la geografía del lago y su entorno socioambiental, S. Cram, L. Galicia e I. Israde-Alcántara (comps.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 48-53.
- Mitov, P. G. e I. L. Stoyanov. 2005. Ecological profiles of harvestmen (Arachnida, Opiliones) from Vitosha Mountain (Bulgaria): a mixed modelling approach using gams. *The Journal of Arachnology* 33:256-268.
- Paegelow, M., M. T. Camacho-Olmedo y J. Menor-Toribio. 2003. Cadenas de Markov, evaluación multicriterio y evaluación multiobjetivo para la modelización prospectiva del paisaje. *GeoFocus* 3:22-44.
- Petraglia, A. y M. Tomaselli. 2003. Ecological profiles of wetland plant species in the northern Apennines (N. Italy). *Journal of Limnology* 62:71-78.
- Phillips, S. y M. Dudík. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31:161-175.
- Ricker, M. y H. M. Hernández. 2010. Tree and tree-like species of Mexico: gymnosperms, monocotyledons, and tree ferns. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:27-38.
- Saaty, T. L. 1980. The analytic hierarchy process. McGraw-Hill, New York. 165 p.
- Scoble, J. y A. J. Lowe. 2010. A case for incorporating phylogeography and landscape genetics into species distribution modelling approaches to improve climate adaptation and conservation planning. *Diversity and Distributions* 16:343-353.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma oficial mexicana. NOM-059. 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, 30 de diciembre: 1-78.
- Sharifi, A. y M. Herwijnen, 2004. Spatial decision support systems. ITC Lectures. ITC, Enschede. 234 p.
- Silva, M. A. 2005. Distribución y aspectos ecológicos de *Pinus martinezii* Larsen, en el Eje Neovolcánico, Estado de Michoacán, México. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán. 88 p.
- Soberon, J. y M. Nakamura. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods, and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 103:19644-19650.
- Stockman, A.K., D.A. Beamer y J.E. Bond. 2006. An evaluation of a GARP model as an approach to predicting the spatial distribution of non- vagile invertebrate species. *Diversity and Distributions* 12: 81-89.
- Stockwell, B. R. y P. A. Townsend. 2002. Effects of sample size on accuracy of species distribution Models *Ecological Modelling* 148:1-13.
- Styles, B. T. 1998. El género *Pinus*: su panorama en México. *In* Diversidad biológica de México, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 385-408.
- Townsend, P. A. 2001. Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor* 103:599-605.
- Townsend, P. y D. A. Klusa. 2003. New distributional modelling approaches for gap analysis. *Animal Conservation. The Zoological Society of London* 6:47-54.
- Vaughton, G. y M. Ramsey. 2004. Dry environments promote the establishment of females in monomorphic populations of *Wurmbea biglandulosa* (Colchicaceae). *Evolutionary Ecology* 18:323-341.
- Villaseñor, J. L. y O. Téllez-Valdéz. 2004. Distribución potencial del género *Jefea* (Asteraceae) en México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica* 75:205-220.
- Whittaker H. R. 1975. Communities and ecosystems. Macmillan, New York. 387 p.
- Williams, P. H., C. R. Margules y D. W. Hilbert. 2002. Data requirements and data sources for biodiversity priority area selection. *Journal of Bioscience* 27:327-338.



Distribution patterns of the barnacle, *Chelonibia testudinaria*, on juvenile green turtles (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, Mexico

Patrones de distribución del balano, *Chelonibia testudinaria*, en tortugas verdes (*Chelonia mydas*) juveniles en bahía Magdalena, México

Eduardo Nájera-Hillman^{1✉}, Julie B. Bass^{2,3} and Shannon Buckham^{2,4}

¹COSTASALVAJE A.C. Las Dunas #160-203. Fracc. Playa Ensenada. 22880 Ensenada, Baja California, México.

²Center for Coastal Studies-The School for Field Studies. 23740 Puerto San Carlos, Baja California Sur, México.

³Wellesley College, 21 Wellesley College Rd., Wellesley, MA 02481 USA.

⁴Whitman College, 345 Boyer Ave. Walla Walla, WA 99362 USA.

✉ lalo_nate@yahoo.com.mx

Abstract. The barnacle, *Chelonibia testudinaria*, is an obligate commensal of sea turtles that may show population variability according to the physical characteristics of the environment and properties of turtle hosts; therefore, we characterized the distributional patterns and the potential effects on health of *C. testudinaria* on juvenile green turtles in Bahía Magdalena, Mexico. Barnacle attachment position, abundance, and size-class structure were described, while the relationship between barnacle abundance and turtle health condition and size was explored through generalized linear models. Juvenile green turtles of Bahía Magdalena offered an appropriate habitat for *C. testudinaria* as their frequency of occurrence was high and their abundance was similar to that found in other green turtle populations. Barnacles showed an aggregated distribution that may be facilitating their reproduction during the warm summer months. Barnacle abundance is unaffected by turtle size or seasonality, while their attachment position appears to be influenced by water flow over the turtle carapace and by plastron abrasion by the turtle against the sea floor. Healthier turtles exhibited a decreased barnacle load; therefore we suggest that *C. testudinaria* abundance may be a useful indicator of health for juvenile green turtles.

Key words: Baja California, carapace, *Chelonia*, epibionts, health, plastron.

Resumen. El balano *Chelonibia testudinaria* es un comensal obligado de tortugas marinas que puede presentar variaciones poblacionales de acuerdo a características ambientales y de las tortugas que coloniza; por lo tanto, caracterizamos su distribución y el efecto sobre la salud de tortugas verdes (*Chelonia mydas*) juveniles en bahía Magdalena, México. Se describieron la posición de adherencia, la abundancia y la estructura de tallas de *C. testudinaria*, mientras que la relación entre su abundancia y la salud y el tamaño de las tortugas se exploró a través de modelos lineales generalizados. Las tortugas verdes ofrecieron un hábitat adecuado para *C. testudinaria* ya que su presencia fue frecuente y su abundancia fue similar a la de otras poblaciones. *C. testudinaria* mostró una distribución agregada que puede facilitar su reproducción durante el verano. La abundancia de *C. testudinaria* no estuvo afectada por el tamaño de la tortuga o la temporada del año, mientras que se sugiere que la posición de adherencia estuvo afectada por el flujo del agua sobre el caparazón y la fricción del plastrón contra el fondo del mar. Las tortugas más saludables mostraron una disminución en la abundancia de balanos, por lo tanto sugerimos que *C. testudinaria* puede ser un indicador de la salud de las tortugas verdes juveniles.

Palabras clave: Baja California, caparazón, *Chelonia*, epibiontes, salud, plastrón.

Introduction

The barnacle *Chelonibia testudinaria*, is a prominent and conspicuous member of the sea turtle epibiont community associated with all 7 species of marine turtles worldwide (Zardus and Hadfield, 2004). Moreover, it is an obligate commensal that spends all of its adult life (lifespan

≈ 3 years; Hayashi and Tsuji, 2008) attached to these highly mobile hosts (Rawson et al., 2003). This epibiont-host association, on which sea turtles have provided a mobile substrate for *C. testudinaria* (Bjorndal, 2003), has been found to exist in the fossil record as far back as 5-15 million years ago (Withers, 1953). Most sea turtle barnacle investigations have focused on the community structure associated with different sea turtle species (Hernández-Vázquez and Valadez-González, 1998; Schärer 2001;

Recibido: 24 septiembre 2011; aceptado: 19 abril 2012

Pfaller et al., 2006; Pfaller et al., 2008; Fuller et al., 2010). However, few studies (Hayashi and Tsuji, 2008; Flint et al., 2010) have particularly investigated interactions between *C. testudinaria* and host green turtles (*Chelonia mydas*). For instance, although *C. testudinaria* is considered to be a commensal epibiont, it has been suggested that the number of *C. testudinaria* barnacles may be a health indicator in green sea turtles since it has been observed that the likelihood of a turtle being unhealthy increases with a higher plastron barnacle number (Flint et al., 2010). This negative impact on the turtle's health may be due to barnacles causing a significant amount of hydrodynamic drag, requiring the individual to expend more energy while swimming (Frick and Slay, 2000). Nevertheless, the value of barnacle epibiota estimations for assessing general health of sea turtle populations has not been fully explored and it remains controversial (Stamper et al., 2005; Flint et al., 2010), possibly because other factors such as turtle size may also influence the number of barnacles attached to sea turtles (Devin and Sadeghi, 2010).

Additionally, the distributional patterns of *C. testudinaria* on green sea turtles are partially understood and have been investigated only in a local context. This barnacle species is known to occur on an aggregated distribution on green turtles individuals (Hayashi and Tsuji, 2008); in other words, it is more likely that a turtle either has many barnacles or has none, rather than having a similar amount of barnacles on each turtle of the population or having a random distribution. Furthermore, it is known that *C. testudinaria* is more likely to occur on hard surfaces (e.g., carapace and plastron) over the turtle's body (Hernández-Vázquez and Valadez-González, 1998); especially on the carapace (Green, 1998; Alonso, 2007), on which it seems to prefer the posterior and marginal scutes (Matsuura and Nakamura, 1993; Pereira et al., 2006; Pfaller et al., 2006). However, this is not a generalized pattern (Fuller et al., 2010). Perhaps because the hard surfaces of a green turtle do not represent a surface of uniform quality to barnacles across green turtle populations or seasons. Moreover, recruitment and persistence of barnacles among regions of the turtle's hard surfaces could result from differential water flow patterns, food accessibility, and abrasion from contact with turtle flippers or hard objects (Pfaller et al., 2006). On the other hand, phylogeographic analyses have indicated that the populations of *C. testudinaria* are highly divergent from one another, even within the same ocean basins (Rawson et al., 2003). Thus, *C. testudinaria* barnacles may show inherent population particularities as well as population features influenced by the physical characteristics of the environment and/or properties of turtle hosts (e.g., density, size, carapace region preference).

The numerous estuaries of Bahía Magdalena, Mexico, represent a distinctive habitat type for *C. testudinaria*. These estuaries comprise a unique combination of environmental conditions (see study area) and they are important developmental areas for juvenile green turtles (straight carapace length < 77 cm), some of which utilize estuaries as foraging grounds for up to 20 years (Koch et al., 2007). Green turtles in Bahía Magdalena are recognized as a distinctive genetic subpopulation that is confined to the eastern Pacific Ocean and largely isolated from other Pacific green turtle populations in Asia, the Indo-Pacific region, and Hawaii (Pritchard, 1999). To date there are no studies that characterize the distributional patterns and the potential effects that *C. testudinaria* colonization has on the health of green turtles from this unique subpopulation. This study presents information on *C. testudinaria* attachment position, abundance, and size-class structure from green turtles captured at Bahía Magdalena. Using linear models we examine relationships between the aforementioned data and turtle size and turtle health. Our results are compared to data on green turtles from other areas, and we discuss our findings with respect to information collected from other sea turtle species.

Materials and methods

Study area. The estuaries of Bahía Magdalena (Fig. 1) generally consist of shallow (< 9 m) channels with substrates composed of sand and mud interspersed with patches of algae and sea grass beds. They are surrounded by mangroves (Koch et al., 2007), which, in combination with seasonal upwellings at the primary entrance of the bay, make this a highly productive ecosystem (Maeda-Martínez et al., 1993). Tidal currents within the estuaries are strong (mixed semidiurnal, amplitude: 1-2.3 m), and water temperatures vary between summer (May to October; $25.9^{\circ}\text{C} \pm 2.1$ SD) and winter (November to April; $20.3^{\circ}\text{C} \pm 1.9$ SD). Yearly precipitation is low (< 100 mm/year) and salinity levels are consistently high around 36-40 PSU (Alvarez-Borrego et al., 1975; Koch et al., 2005).

Data collection and analysis. As part of a long term sea turtle monitoring program in Bahía Magdalena, we captured, measured, and tagged green turtles between February 2010 and April 2011, following the procedures of Koch et al. (2007) from the Banderitas, San Buto, and Santo Domingo estuaries within Bahía Magdalena, Baja California Sur (Fig. 1). Turtle straight carapace length (SCL, from notch to tip of distal marginal scute) and straight carapace width (SCW) were measured with metal forester's callipers to the nearest 0.1 cm. Turtles were weighed to the nearest kilogram using a spring scale and a piece of seine netting. The maximum basal diameter



Figure 1. Study area. Locations of estuaries sampled during this investigation are indicated with arrows as well as the town of Puerto San Carlos. *Inset:* depicts location of Bahía Magdalena in the Baja California Peninsula, Mexico.

(MBD) of barnacles attached to turtles was also recorded and barnacle location was indicated from each turtle using a matrix that separates both the turtle's dorsal and ventral regions into 6 sub-regions following an anterior to posterior order (Fig. 2).

Because the sea turtle body represents a restricted, mobile patch of substrate for barnacles to attach, we used an aggregation model: the J index (Sevenster, 1996), after Hayashi and Tsuji (2008), to measure the degree of *C. testudinaria* aggregation. This model quantifies the increase in the average density of barnacles encountered relative to a random distribution, using the following formula:

$$J = \left(\sum \frac{e_i}{N^2} \right) \left\{ \sum \frac{[n_i(n_i - 1)]}{e_i} \right\} - 1$$

where n_i is the number of barnacles found on turtle i , e_i is the size of turtle i , quantified by the square measure of the turtle carapace [straight carapace length (SCL) \times straight carapace width (SCW) in cm^2], and N is the total number

of barnacles. $J=0$ indicates a random distribution, $J>0$ an aggregated distribution, and $J<0$ the tendency to a uniform distribution.

Additionally, we calculated the turtle's body condition index (BCI) with SCL and weight (W) measurements from each turtle, using the following formula (Bjorndal et al., 2000):

$$BCI = \left(\frac{W}{SCL^3} \right) \times 10,000$$

The BCI was then used to evaluate the effect of presence/absence of *C. testudinaria* on green turtle health by comparing (t -test) turtles with and without barnacles. Currently, the BCI is the most cited and most widely used health index in sea turtle health-assessment studies (Labrada-Martagón et al., 2010), as it is intimately related to an animal's health and has been widely claimed to be an important determinant of fitness (Peig and Green, 2010). Additionally, we used a Generalized Linear Model (GLM) to determine if turtle size and turtle BCI had a significant influence on *C. testudinaria* abundance. A major advantage of the GLM is that it can integrate data from different statistical distributions (e.g., normal in multiple regression, binomial for presence/absence data, Poisson or negative binomial for species individual counts; McCullagh and Nelder, 1989) with the appropriate modelling of statistical error. The counts of *C. testudinaria*, recorded for each captured turtle, approximated a Poisson distribution. Therefore, we conducted a Quasi-Poisson multiple regression with a log link function and dispersion parameter of 5.09 to assess the association between turtle size and BCI with barnacle abundance. Correlated explanatory variables may affect the reliability of the regression parameters (e.g., estimate and p values) and make it difficult to accurately interpret the results (Berry and Feldman, 1985; Hutcheson and Sofroniou, 1999). Therefore, we checked if our variables were correlated in order to assess if the multivariate model was reliable. All statistical analyses were performed using R 2.13.1 (<http://www.r-project.org/>).

As the sampling was conducted year-round, the present investigation offered the opportunity to make seasonal comparisons. Thus, data for barnacle size-class structure and abundance were pooled together into summer (May-October) and winter (November-April) seasons. The barnacle abundance and size data were not normally distributed (Shapiro-Wilk's test, $p < 0.05$), and nonparametric statistical tests were therefore applied. The number of barnacles per turtle was compared between seasons with a Mann-Whitney U test for samples with

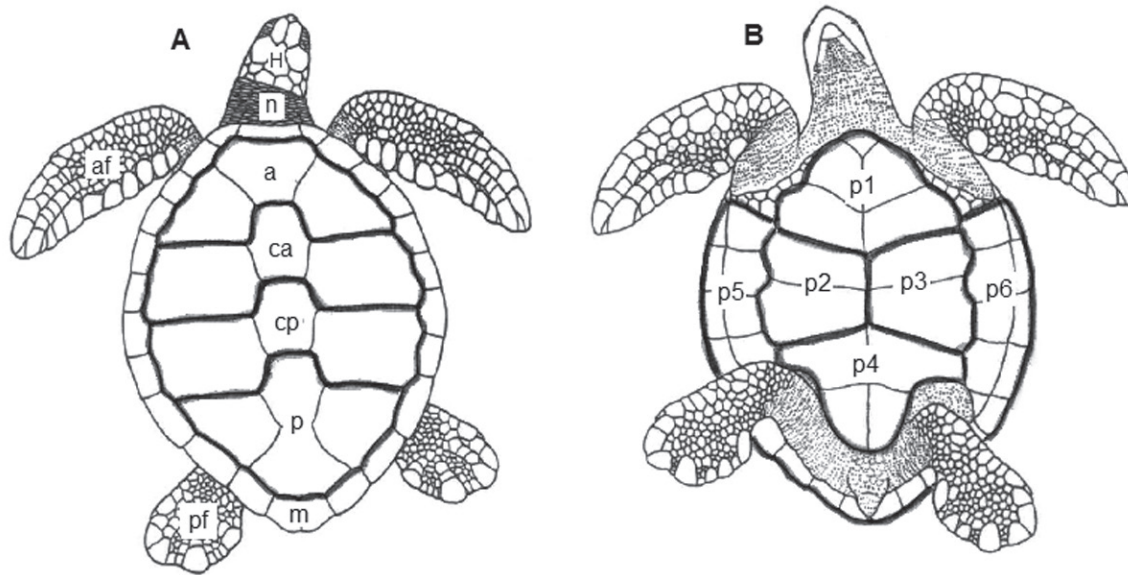


Figure 2. Diagrammatic representation of A), the dorsal view and B), the ventral view of a green turtle (*Chelonia mydas*). Dorsal regions are identified as: A), for anterior scutes; CA), for central anterior scutes; CP), for central posterior scutes; M), for marginal scutes; the soft body parts region grouped the head (H), the neck (N), and the anterior (AF) and posterior flippers (PF). The plastron was divided into regions P1 to P6. Modified illustrations of Tom McFarland in Pritchard and Mortimer (1999).

non-normal distributions, and the barnacle maximum basal diameter was compared through a *t*-test for samples with unequal variances.

Results

A total of 72 green turtles were captured and released. All turtles were juveniles (44.6–65 cm SCL), with the exception of one adult individual (86.2 cm SCL). A total of 49 (68%) turtles hosted *C. testudinaria*, and a total of 169 *C. testudinaria* were measured. Additionally, 7 individuals of the barnacle species *Platylepas hexastylus* were found from 2 turtles that also hosted *C. testudinaria*. Due to the low number of *P. hexastylus* we did not include them in our analyses. Overall barnacle abundance ranged from 1 to 19 individuals per turtle (mean = 4.1 ± 3.9 SD), and MBD ranged from 0.2 to 7.2 cm (mean = $2.88 \text{ cm} \pm 1.57$ SD). Barnacles were more abundant on the carapace region (74%; $n = 125$) than on the plastron region (18.3%; $n = 31$), and only few barnacles were observed on soft regions of the turtle's body (head, neck, and flippers; 7.7%; $n = 13$). In particular, the greater abundance of barnacles was observed on the central scutes (regions CA and CP) of the carapace region (Fig. 3A). Barnacles on the plastron region were more commonly observed along the margins (regions P5 and P6) and on the anterior region (region P1) (Fig. 3B). The distributional pattern of *C. testudinaria* represented by the *J* index showed an aggregated distribution ($J = 5.08$) indicating that turtles either hosted many barnacles or none at all.

The BCI of green turtles varied between 1.03 and 1.74 with an overall mean and standard deviation of 1.44 ± 0.15 . Turtles with barnacles had a lower BCI (mean = 1.43 ± 0.04 SD) than turtles without barnacles (mean = 1.46 ± 0.02 SD); however, this difference was not significant (*t*-test: $p = 0.44$, $\alpha = 0.05$; Fig. 4). Alternatively, since turtle size and BCI were not correlated ($r > 0.01$, $p = 0.94$), the results from the multivariate analysis were considered to be reliable and showed a significant negative association between turtle BCI and barnacle abundance (Table 1; $p = 0.016$), but no significant association between

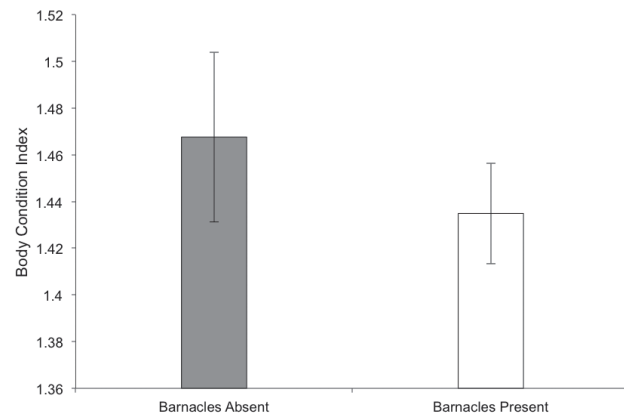


Figure 4. Mean body condition index of green turtles (*Chelonia mydas*) with ($n = 49$) and without ($n = 23$) *C. testudinaria* barnacles in Bahía Magdalena, Baja California Sur Mexico. Error bars denote standard deviation.

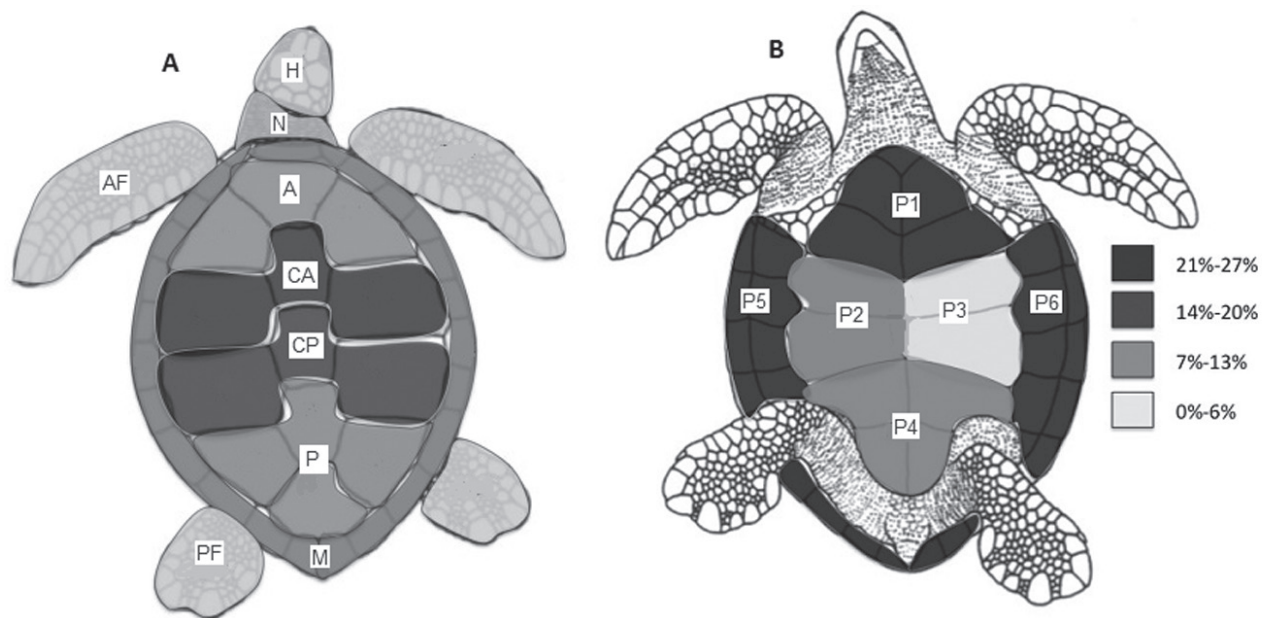


Figure 3. Relative abundance of *Chelonibia testudinaria* in A), 6 regions of the dorso and B), 6 regions of the plastron of juvenile *Chelonia mydas* from estuaries of Bahia Magdalena, Baja California Sur, Mexico.

Table 1. Summary results of the multivariate GLM analysis (Quasi-Poisson family, log link function), considering the influence of the interaction between green turtle (*Chelonia mydas*) size and body condition index (BCI) on *Chelonibia testudinaria* abundance in Bahia Magdalena, Mexico

| | Estimate | SE | T | P |
|-----------------|----------|--------|--------|--------|
| Intercept | 8.63 | 5.19 | 1.663 | 0.101 |
| Turtle size | -0.0021 | 0.0022 | -0.961 | 0.340 |
| Turtle BCI | -4.74 | 3.346 | -1.417 | 0.0161 |
| Turtle size-BCI | 0.0012 | 0.0013 | 0.888 | 0.378 |

turtle size and barnacle abundance (Table 1; $p = 0.34$). Moreover, the multivariate model also indicated a non-significant interaction between turtle size and turtle BCI in determining the number of barnacles on green turtles in Bahia Magdalena (Table 1; $p = 0.38$).

The mean number of barnacles per turtle was similar between seasons (Mann-Whitney U: $p = 0.94$, $\alpha = 0.05$; winter = 4.4 ± 4.8 SD; summer = 3.8 ± 3.1 SD). However, the seasonal comparison of barnacle size-class distribution revealed that during summer smaller size-classes (≤ 3 cm) were more abundant, while during winter larger size-classes (> 3 cm) dominated the population; in fact, barnacles larger than 6 centimetres were only observed during winter (Fig. 5). Likewise, the barnacle MBD was significantly different (t -test: $p < 0.0001$, $\alpha = 0.05$) between seasons, with smaller barnacles in summer (mean = 2.47 cm ± 1.53 SD; $n = 82$) and larger barnacles in winter (mean = 3.39 cm ± 1.48 SD; $n = 87$).

Discussion

The frequency of occurrence of *C. testudinaria* on juvenile green sea turtles in Bahia Magdalena was high (68%), similar to that found in other foraging populations of juvenile green turtles (e.g., 62%; de Loreto and Vigliar Bondioli, 2008). Nevertheless, the frequency of occurrence of this barnacle species may vary widely between or even within green turtle populations (Green, 1998; Bugoni et al., 2001; Pereira et al., 2006; Alonso, 2007; Fuller et al., 2010). For example, the frequency of occurrence of *C. testudinaria* on juvenile green sea turtles from feeding grounds in the southwestern Atlantic ranges from 11 to 100% (Bugoni et al., 2001; Pereira et al., 2006; Alonso, 2007). Because many factors influence sea turtle behavior, such as predation, physical stress, disturbance, and competition, and because turtle behavior certainly influences the occurrence of *C. testudinaria* on sea turtles

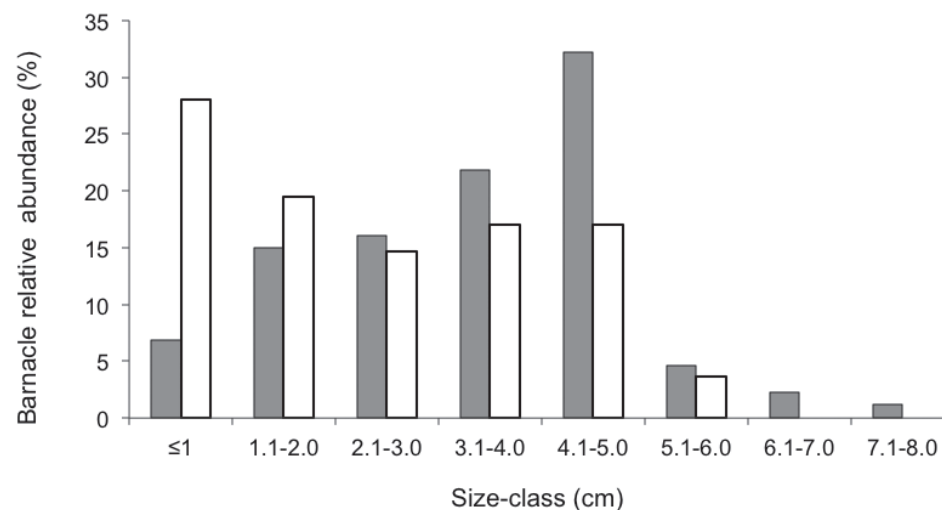


Figure 5. Size-class distribution of *Chelonibia testudinaria* found in *Chelonia mydas* during summer (white columns; n= 82) and winter (grey columns; n= 87) in estuaries of Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico.

(Frick et al., 2000), it is difficult to draw conclusions about which factors may be influencing the frequency of occurrence of *C. testudinaria* in Bahía Magdalena. Nonetheless, Bahía Magdalena estuaries represent a habitat where juvenile green turtles aggregate to feed and, therefore, occur at appreciable densities and for sufficient lengths of time (Koch et al., 2007) to allow barnacle larvae time to emerge, develop in the plankton, and recruit in adequate abundance for reproduction. Such explains, at least in part, the high frequency of occurrence of *C. testudinaria* observed in this investigation. Moreover, it is known that *C. testudinaria* needs receptive neighbors for cross-fertilization during breeding (Zardus and Hadfield, 2004); thus, it is not surprising that barnacles were found to aggregate on green turtles in Bahía Magdalena ($J=5.08$) as it has been observed in green turtles populations on the coasts of Japan ($J=6.87$; Hayashi and Tsuji, 2008). Additionally, barnacle abundance on juvenile green turtles (1 to 19 barnacles/turtle) in Bahía Magdalena was similar to that found from other green turtles in near shore habitats (1 to 33 barnacles/turtle), such as feeding grounds (Bugoni et al., 2001; Pereira et al., 2006; Alonso, 2007) or nesting beaches (Fuller et al., 2010). What is more, although the breeding cycle and reproduction frequency of *C. testudinaria* remains unknown (Zardus and Hadfield, 2004), and barnacle abundance did not vary between seasons, the differential seasonal size-class distribution observed in our results (Fig. 5) may be an indication that *C. testudinaria* in Bahía Magdalena reproduces more actively during summer, when the highest frequency of smaller post-settlement individuals occurs. It is also feasible that the different barnacle seasonal size-class distribution is

a result of the molting of the outer carapace layer that occurs approximately every year in green sea turtles (Monroe, 1981). However, it is unknown if molting occurs simultaneously in all turtles of the population.

The general attachment position of *C. testudinaria* on green turtles of Bahía Magdalena was consistent with the notion that barnacles are more abundant in the carapace followed by the plastron, and just few individuals are found in the soft regions of the body (Green, 1998; Hernández-Vázquez and Valadez-González, 1998; Alonso, 2007). However, barnacles were more abundant in the central scutes of the turtle's carapace (Fig. 3A), in contrast with studies that report *C. testudinaria* predominantly from the posterior portion of the carapace of green turtles examined elsewhere (Pereira et al., 2006; Fuller et al., 2010) and of loggerhead turtles from the northwestern Atlantic (Frick et al., 1998). The dynamics of recruitment and survival of epibionts on sea turtle carapaces are affected by a complex set of interactions, including water flow patterns over the carapace, turtle behavior patterns, interactions among epibionts, and tolerance to desiccation and physical trauma (Pfaller et al., 2006). Water flow patterns appear to be the greatest influence on the settlement and growth of filter feeders like barnacles on sea turtles (Bjorndal, 2003). The posterior scutes of the turtle's carapace have lower flow rates whereas the anterior scutes have a higher rate (Schärer, 2001; Larsson and Jonsson, 2006). As seen in our results, barnacles were more abundant in the central scutes of the carapace, where water flow may be moderate, allowing for maximum foraging potential. Likewise, it has also been suggested that *C. testudinaria* occur in greater densities in the vertebral zones compared to marginal

zones of the carapace (Matsuura and Nakamura, 1993; Pfaller et al., 2006). Moreover, resting turtles often place their front flippers over the marginal scutes, which may impede colonization and contribute to the lower density of barnacles there (Pfaller et al., 2006), as seen in our results. We cannot neglect that interactions among barnacle species (e.g., competition) may play a role on the distribution patterns of *C. testudinaria*. However, since we only found 7 individuals of *P. hexastilos* on 2 turtles, which also had *C. testudinaria*, we cannot assess the effects of this interaction. The distributional pattern of *C. testudinaria* on the plastron surface has not been previously investigated. Nevertheless, physical trauma when the green turtles scrapes against the sea floor while they forage for algae and seagrasses (López-Mendilaharsu et al., 2005) will remove some barnacles; especially those on the central regions of the plastron. The marginal regions of the plastron are in less contact with the sea bottom simply because of their uplifted position. Additionally, it can be assumed that turtles have to lift the base of their necks in order to forage from the bottom, thus the anterior region of the plastron would suffer less friction contributing to the higher abundance of barnacles there (Fig. 3B). Whether the differential distribution of epibionts over the carapace, the plastron surfaces, or both is a result of differential recruitment to regions of the carapace and plastron, differential survival in these regions, or a combination of the 2, is still to be determined (Pfaller et al., 2006).

Our results indicate that in Bahía Magdalena barnacle abundance is not correlated with turtle size (Table 1) as previously observed in other *C. testudinaria*/green turtle populations (Hayashi and Tsuji, 2008). However, it is known that small green turtles spend the first portion of their lives (from hatchling to subadult; 5-30 cm) in oligotrophic oceanic waters (Reich et al., 2007), which may be an unsuitable habitat for this filter-feeding barnacle species (Rawson et al., 2003; Zardus and Hadfield, 2004). Consequently, small turtles are devoid of barnacles and may be considered as outliers for analyses of the influence of turtle size on barnacle abundance. Nevertheless, we did not have these kind of outliers in our sample simply because we did not capture small individuals (< 44.6 cm), which may be arriving to Bahía Magdalena from habitats in which barnacles does not access or adhere easily to them (Nichols, 2003). On the other hand, the effects of *C. testudinaria* on the green turtle's health are poorly understood. It has been suggested that barnacles may have potential negative effects, such as increased drag (Logan and Morreale, 1994), or benefits, such as cryptic protection from predators (Frazier et al., 1991). Although no observable effects on turtle BCI can be identified by the comparison of turtles with and without *C. testudinaria*

barnacles (Fig. 4), our results indicate that *C. testudinaria* loads (abundance) in Bahía Magdalena are related to green turtle BCI as observed in the Quasi-Poisson regression between the turtle's BCI and the number of barnacles per turtle (Table 1; $p = 0.016$). Differences in physical, and/or behavioral properties of healthy turtles vs. unhealthy turtles may account for the variations in the abundance of barnacles. For example, turtles might have a substance that repels barnacles, which might differ in the quality and in the amount produced between individuals (Hayashi and Tsuji, 2008). On the other hand, it can be argued that unaccounted interactions between other variables such as turtle size or season may be producing misleading results about the effects of barnacles on sea turtle health. However, we did not find a significant difference between the abundance of barnacles between summer and winter (Mann-Whitney U: $p = 0.94$, $\alpha = 0.05$) and the multivariate model for assessing the interaction of turtle size and BCI in determining the number of barnacles proved to be not significant (Table 1; $p = 0.38$). Other specialized indicators of general health status such as hematologic parameters or plasma enzyme chemistries may be a practical marker for sea turtle population health (Stamper et al., 2005). Nevertheless, their application remains controversial. For example, based on biochemical and haematological parameters, it has been suggested that an increased load of *C. testudinaria* is indicative of poor health in green sea turtles (Flint et al., 2010). However, no effects have been found using the same health parameters in loggerhead turtles colonized by *C. testudinaria* (Stamper et al., 2005). Given the controversial use of haematological parameters to assess the impact of *C. testudinaria* over sea turtle health, and since BCI is a well-accepted parameter of sea turtle health (Bjørndal et al., 2000; Koch et al., 2007; Labrada-Martagón et al., 2010), we consider barnacle load to be an alternative indicator of green turtle health which is easily quantifiable in the field.

In summary, juvenile green turtles in Bahía Magdalena offer an appropriate habitat for *C. testudinaria* since barnacle frequency of occurrence was high and the number of barnacles per turtle was similar to that found in other green turtle populations. Moreover, barnacles showed and aggregated distribution that may be facilitating their reproduction during the warm summer months. Barnacle abundance seems not to be affected by turtle size or season, while their attachment position seems to be affected mainly by carapace water flow and plastron abrasion against the sea floor. Additionally, turtles within this study exhibited a decreased barnacle load (abundance) in relation with turtle BCI (healthier turtles have less barnacles); therefore we suggest that *C. testudinaria* may be a useful indicator of health condition for green sea turtles in Bahía Magdalena.

Acknowledgements

We would like to thank all School for Field Studies Mexico students and staff who participated in the fieldwork activities; especially our field technicians Alfonso Romero, Felipe Inzunza, and Cipriano Romero, and to the centre director Gustavo Hinojosa. Also we would like to thank to the Dirección de Vida Silvestre of SEMARNAT for the permits granted to conduct this investigation. This work would not have been possible without the support of SFS interns April Hensley and Nicole Brandt.

Literatura cited

- Alonso, L. 2007. Epibiontes asociados a la tortuga verde juvenil (*Chelonia mydas*) en el área de alimentación y desarrollo de Cerro Verde, Uruguay. Bachelors Thesis, Universidad de Buenos Aires, Argentina. 60 p.
- Alvarez-Borrego, S., L. A. Galindo-Bect and A. Chee-Barragan. 1975. "Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B.C.S." *Ciencias Marinas* 2:94-110.
- Berry, W. D. and S. Feldman. 1985. Multiple regression in practice. Sage Publications. Newbury. 96 p.
- Bjorndal, K. A. 2003. Roles of loggerhead sea turtles in marine ecosystems. In *Loggerhead sea turtles*, A. B. Bolten and B. E. Witherington (eds.). Washington, D.C. Smithsonian Books. p. 235-254
- Bjorndal, K. A., A. B. Bolten and M. Y. Chaloupka. 2000. Green turtle somatic growth model: Evidence for density dependence. *Ecological Applications* 10:269-282.
- Bugoni, L., L. Krause, A. O. de Almeida and A. A. de Pádua Bueno. 2001. Commensal barnacles of sea turtles in Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 94:7-9.
- de Loreto, B. O. and A. C. Vigliar-Bondioli. 2008. Epibionts associated with green sea turtles (*Chelonia mydas*) from Cananéia, southeast Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 122:5-8.
- Devin, M. L. and P. Sadeghi. 2010. Barnacles on hawksbill sea turtles, *Eretmochelys imbricate*, in Hormoz Island, Iran (Reptilia: Cheloniidae). *Zoology in the Middle East* 49:45-48.
- Flint, M., J. M. Morton, C. J. Limpus, J. C. Murray, P. J. Patterson-Kane and P. C. Mills. 2010. Development and application of biochemical and haematological reference intervals to identify unhealthy green sea turtles (*Chelonia mydas*). *The Veterinary Journal* 185:299-304.
- Frazier, J., I. Goodbody and C. A. Ruckdeschel. 1991. Epizoan communities on marine turtles. II. Tunicates. *Bulletin of Marine Sciences* 48:763-765.
- Frick, M. G. and C. K. Slay. 2000. *Caretta caretta* (loggerhead sea turtle) epizoans. *Herpetological Review* 31:102-103.
- Frick, M. G., K. L. Williams and M. Robinson. 1998. Epibionts associated with nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, USA. *Herpetological Review* 29:211-214.
- Frick, M. G., K. L. Williams, D. Veljacic, L. Pierrard, J. A. Jackson and S. E. Knight. 2000. Newly documented epibiont species from nesting loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*) in Georgia, USA. *Marine Turtle Newsletter* 88:3-5.
- Fuller, W. J., A. C. Broderick, R. Enever, P. Thorne and B. J. Godley. 2010. Motile homes: a comparison of the spatial distribution of epibiont communities on Mediterranean sea turtles. *Journal of Natural History* 44:1743-1753.
- Green, D. 1998. Epizoites of Galapagos green turtles. *Proceedings of the Sixteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation NOAA-Technical Memorandum NMFS-SEFSC-412*:63.
- Hayashi, R. and K. Tsuji. 2008. Spatial distribution of turtle barnacles on the green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Ecological Research* 23:121-125.
- Hernández-Vázquez, S. and C. Valadez-González. 1998. Observaciones de los epizoarios encontrados sobre la tortuga golfinia *Lepidochelys olivacea* en La Gloria, Jalisco, México. *Ciencias Marinas* 24:119-125.
- Hutcheson, G. and N. Sofroniou. 1999. The multivariate social scientist. Sage Publications. Trowbridge, Wiltshire. 288 p.
- Koch, V., L. B. Brooks and W. J. Nichols. 2007. Population ecology of the green/black turtle (*Chelonia mydas*) in Bahía Magdalena, México. *Marine Biology* 153:35-46.
- Koch, V., S. J. M. Mazón, F. Sinsal, R. M. Mungaray and D. Dunn. 2005. Lion's paw scallop (*Nodipecten subnodosus*, Sowerby 1835) aquaculture in Bahía Magdalena, México: effects of population density and season on juvenile growth and mortality. *Aquaculture Research* 26:505-512.
- Labrada-Martagón, V., L. C. Méndez-Rodríguez, S. C. Gardner, V. H. Cruz-Escalona and T. Zenteno-Savín. 2010. Health indices of the green turtle (*Chelonia mydas*) along the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. II. Body condition index. *Chelonian Conservation and Biology* 9:173-183.
- Larsson, A. I. and P. R. Jonsson. 2006. Barnacle larvae actively select flow environments supporting post-settlement growth and survival. *Ecology* 87:1960-1966.
- Logan, P. and S. J. Morreale. 1994. Hydrodynamic drag characteristics of juvenile *L. kemp*, *C. mydas*, and *C. caretta*. In *Proceedings of the Thirteenth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, B. A. Schroeder and B. E. Witherington (eds.). NOAA-Technical Memorandum NMFS-SEFSC-341:248-252.
- López-Mendilaharsu, M., S. Gardner, J. A. Seminoff and R. Riosmena-Rodríguez. 2005. Identifying critical foraging habitats of the green turtle (*Chelonia mydas*) along the Pacific coasts of the Baja California peninsula, Mexico. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 15:259-269.

- Maeda-Martínez, E. N., T. Reynoso, F. Solís, A. Leija, D. Aureoles, C. Salinas, D. Lluch-Cota and P. Ormat. 1993. A model to explain the formation of catarina scallop *Argopecten circularis* (Sowerby 1835) beds in Magdalena Bay, Mexico. *Aquatic Fisheries Management* 24:323-339.
- Matsuura, I. and K. Nakamura. 1993. Attachment pattern of the turtle barnacle *Chelonibia testudinaria* on carapace of nesting loggerhead turtle, *Caretta caretta*. *Nippon Suisan Gakkai Shi* 59:1803.
- McCullagh, P. and J. A. Nelder. 1989. Generalized linear models. 2nd ed. London, Chapman and Hall. 300 p.
- Monroe, R. 1981. Studies in the Coronulidae (Cirripedia): shell morphology, growth, and function, and their bearing on subfamily classification. *Memoirs of the Queensland Museum* 20:237-251.
- Nichols, W. J. 2003. Biology and conservation of sea turtles in Baja California, Mexico. PhD dissertation. University of Arizona, Tucson, USA. 474 p.
- Peig, J. and A. J. Green. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. *Functional Ecology* 24:1323-1332.
- Pereira, S., E. H. S. M. Lima, L. Ernesto, H. Mathews and A. Ventura. 2006. Epibionts associated with *Chelonia mydas* from northern Brazil. *Marine Turtle Newsletter* 111:17-18.
- Pfaller, J. B., K. A. Bjorndal, K. J. Reich, M. G. Frick and K. L. Williams. 2006. Distribution patterns of epibionts on the carapace of loggerhead turtles, *Caretta caretta*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom Biodiversity Records* [internet] 5381:1-4; <http://www.mba.ac.uk/jmba/jmba2biodiversityrecords.php>; last access: 24.VII.2011.
- Pfaller, J. B., M. G. Frick, K. J. Reich, K. L. Williams and K. A. Bjorndal. 2008. Carapace epibionts of loggerhead turtles (*Caretta caretta*) nesting at commercial National Seashore, Florida. *Journal of Natural History* 42:1095-1102.
- Pritchard, P. C. H. 1999. Status of the black turtle. *Conservation Biology* 13:1000-1003.
- Pritchard, P. C. H. and J. A. Mortimer. 1999. Taxonomy, external morphology, and species identification. *Marine Turtle Specialist Group Publication* 4:21-38.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, <http://www.R-project.org>; last access: 24.VII.2011.
- Rawson, P. D., R. Macnamee, M. G. Frick and K. L. Williams. 2003. Phylogeography of the coromulid barnacle, *Chelonibia testudinaria*, from loggerhead sea turtles, *Caretta caretta*. *Molecular Ecology* 12:2697-2706.
- Reich, K. J., K. A. Bjorndal and A. B. Bolten. 2007. The 'lost years' of green turtles: using stable isotopes to study cryptic life stages. *Biology Letters* 3:712-714.
- Schärer, M. T. 2001. A survey of the epibiota of hawksbill sea turtles (*Eretmochelys imbricata*) of Mona Island, Puerto Rico. Master's Thesis University of Puerto Rico. 82 p.
- Seveneter, J. 1996. Aggregation and coexistence. I. Theory and analysis. *Journal of Animal Ecology* 65:297-307.
- Stamper, M. A., G. Harms, S. D. Epperly, J. Brawn-McNeill, L. Avens and M. K. Stoskopf. 2005. Relationship between barnacle apibiotic loads and hematologic parameters in loggerhead sea turtles (*Caretta caretta*), a comparison between migratory and residential animals in Pamlico Sound, North Carolina. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 36:635-641.
- Withers, T. H. 1953. Catalogue of fossil Cirripedia in the department of geology. London: British Museum of Natural History.
- Zardus, J. D. and M. G. Hadfield. 2004. Larval development and complemental males in *Chelonibia testudinaria*, a barnacle commensal with sea turtles. *Journal of Crustacean Biology* 24:409-421.



Dieta y parasitismo de *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) del nordeste argentino

Diet and parasitism of *Leptodactylus diptyx* (Anura: Leptodactylidae) from Northeastern Argentina

Víctor Hugo Zaracho[✉], José Luis Acosta and Matías Fernando Lamas

Laboratorio de Herpetología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Av. Libertad 5470 (3400) Corrientes, Argentina.

✉ victorzaracho@yahoo.com.ar

Resumen. Diversos aspectos de la historia natural de especies del grupo *Leptodactylus marmoratus* son escasamente conocidos y la poca información existente aborda principalmente los de la biología reproductiva. El objetivo de este trabajo es aportar información acerca de la dieta y del parasitismo de poblaciones de *Leptodactylus diptyx* del nordeste argentino. Para el estudio trófico, se analizó el contenido estomacal e intestinal de 22 individuos adultos, mientras que para el estudio parasitario, se examinó el tubo digestivo de 40 individuos. Se registró un total de 91 presas, clasificadas en 17 categorías, entre las cuales los himenópteros formícidos fueron los más numerosos (45%) y frecuentes (55%). Otras presas importantes fueron colémbolos, coleópteros y arañas. Los valores de diversidad de presas (índice de Shannon) y amplitud del nicho (índice de Levins) fueron 2.06 y 4.29, respectivamente. El 57.5% de los individuos examinados resultó positivo al examen de endoparásitos, entre los que se incluyen nematodos y acantocefalos. *Leptodactylus diptyx* representa un nuevo hospedador para los nematodos *Cosmocerca* sp. y *Aplectana* sp.

Palabras clave: Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus*, grupo *marmoratus*, alimentación, parásitos, historia natural.

Abstract. The natural history of the *Leptodactylus marmoratus* species group is poorly known, and there is scarce available information mainly referred to aspects of the reproductive biology. The objective of this study was to contribute to the knowledge of the trophic biology and of the parasitism of *Leptodactylus diptyx* populations from Northeastern Argentina. The stomach and intestine contents of 22 adult individuals were analyzed for the trophic study, while the alimentary canal and body cavity of 40 individuals were examined for parasites. The diet consisted of 17 different prey items, including mainly Formicidae hymenopterans, collembolans, coleopterans, and spiders. The values of prey diversity calculated by Shannon's index (H') and niche amplitude by Levins's index were 2.06 and 4.29, respectively. The 57.5% of the examined individuals were parasitized by nematodes and acanthocephalans. *Leptodactylus diptyx* is a new host for *Cosmocerca* sp. and *Aplectana* sp. nematodes.

Key words: Anura, Leptodactylidae, *Leptodactylus*, *marmoratus* group, feeding, parasites, natural history.

Introducción

En tiempos donde la conservación de especies de anuros es un tema relevante, debido a los numerosos reportes de la declinación y extinción de especies, el conocimiento de distintos aspectos de su historia natural, representa una importante herramienta para enfrentar estos problemas. Por otra parte, la existencia de especies crípticas, como ocurre dentro del grupo *Leptodactylus marmoratus*, en el que se incluye *Leptodactylus diptyx* (Boettger, 1885), puede alterar significativamente nuestra visión de la biodiversidad y conservación; muchas especies no descritas podrían estar en riesgo de extinción, y por lo

tanto, son ignorados datos valiosos, como distribuciones, estado de sus poblaciones, historias de vida, asociaciones al hábitat y amenazas (Angulo e Icochea, 2010).

Los primeros aportes sobre la historia natural para integrantes del grupo *Leptodactylus marmoratus* son los de A. Lutz (1931) y B. Lutz (1947), quienes describieron características de la puesta y del desarrollo larval de *L. marmoratus* (publicados como *Leptodactylus nanus*).

La mayoría de los estudios sobre aspectos de la historia natural del grupo se refieren a sus características reproductivas (De la Riva, 1995; Kokubum y Giaretta, 2005; Prado y Haddad, 2005; Kokubum y Souza, 2008; Menin et al., 2009). Otros temas, como dieta o parasitismo han sido pobremente abordados, o bien, la información disponible, corresponde a datos anecdóticos (De Fabio,

Recibido: 01 noviembre 2011; aceptado: 25 abril 2012

1982; Vicente et al., 1990; Bursey et al., 2001; Araújo et al., 2007; Almeida-Gomes et al., 2007; Goldberg et al., 2007; Zaracho y Lamas, 2008).

Leptodactylus diptyx se distribuye en Bolivia, Paraguay, Brasil y Argentina. Las poblaciones argentinas fueron asignadas a esta especie por De la Riva (1996), pero su estado taxonómico es confuso y posiblemente representa un complejo de especies (Zaracho, 2011).

El objetivo de este trabajo es describir la dieta y la fauna de endoparásitos de poblaciones de *L. diptyx* del nordeste argentino, con el fin de contribuir al conocimiento de la historia natural de las especies del grupo *Leptodactylus marmoratus*.

Materiales y métodos

Los ejemplares de *Leptodactylus diptyx*, identificados de acuerdo con Zaracho (2011), fueron capturados manualmente entre abril de 2005 y noviembre de 2009 en 5 localidades del nordeste argentino: Corrientes (27°28' S, 58°46' O) y Paso de la Patria (27°19' S, 58°46' O), en la provincia de Corrientes; Comandante Fontana (25°20' S, 59°41' O) y Laguna Naick Neck (25°10' S, 58°07' O), en la provincia de Formosa; y Paraje Las Tablas (26°11' S, 59°38' O), en la provincia de Chaco.

Los individuos fueron sacrificados según protocolos estandarizados (Beaupre et al., 2004) y posteriormente fijados con formol al 10% y conservados en alcohol al 70%. Para cada uno se registró el sexo, la longitud hocico-cloaca y el ancho máximo de la boca. Las medidas fueron obtenidas con un calibre digital de 0.01 mm de precisión.

Para el estudio trófico, se examinó el contenido estomacal e intestinal de 22 individuos (15 machos, 5 hembras y 2 juveniles) bajo microscopio estereoscópico. Cada presa se identificó hasta nivel de orden o familia según Morrone y Coscarón (1998), Brewer y Arguello (1980) y Ruppert y Barnes (1996). Se registró la numerosidad, la frecuencia de presencia (porcentaje de estómagos donde cada individuo presa estuvo presente) y el volumen de cada presa. El volumen de cada presa alimenticia se estimó usando la fórmula del esferoide: $V = \frac{4}{3} \pi (a/2) (b/2)$, donde a = largo y b = ancho (Dunham, 1983).

Se determinó además la importancia relativa de cada una de las presas utilizando el índice IRI (índice de importancia relativa): $IRI = 100 \times AL / \sum AL$, donde AL = % de frecuencia de presencia + % de numerosidad por categoría + % de volumen por categoría (George y Hadley, 1979).

Para establecer la jerarquía de la dieta se aplicó al IRI un criterio de categorización, que toma el valor más alto del índice y a partir de éste calcula el porcentaje de todos

los demás valores. Los individuos presa se consideraron fundamentales cuando su porcentaje fue entre 100% y 75%; secundario, entre 75% y 50%; accesorio, entre 50% y 25% y accidental cuando fue menor a 25% (Montori, 1991).

Para evaluar la diversidad de la dieta se empleó el índice de diversidad de Shannon H' (Shannon y Weaver, 1949), calculado con el logaritmo natural. La amplitud del nicho trófico se obtuvo mediante el índice propuesto por Levins (1968). A partir de este índice se calculó la amplitud estandarizada del nicho (Hurlbert, 1978), con el fin de comparar los resultados de este estudio con los de otras investigaciones.

Para analizar la relación entre el tamaño de los individuos y el de los individuos presa, se realizó un análisis de regresión considerando la presa de mayor volumen de cada estómago (variable dependiente) y el ancho de cabeza (variable independiente).

Para el estudio parasitológico se examinó el tubo digestivo de 40 ejemplares (31 machos, 8 hembras y un juvenil). Los parásitos se estudiaron *in vivo* y se cuantificaron *in situ*; posteriormente, se fijaron con formol al 5% y se procesaron según el grupo al que pertenecieran. Para nematodos y acantocefalos se hicieron preparaciones temporales con lactofenol de Amman y alcohol glicerinado. Los digeneos fueron comprimidos entre portaobjeto y cubreobjeto, se tiñeron con carmín clorhídrico diluido en alcohol de 96° (1:6), se deshidrataron en la serie alcohólica tradicional y fueron montados en bálsamo de Canadá. La determinación taxonómica de los helmintos se realizó siguiendo los criterios de Golvan (1956) y Vicente et al. (1990). La prevalencia e intensidad media de infección se calculó de acuerdo con Bush et al. (1997).

Las ranas examinadas se depositaron en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes, Argentina (UNNEC 8293-8295, 8354, 8367, 8505, 8531, 8800, 8974, 8994, 9000, 9002-9003, 9075-9076, 9551, 9704, 9718-9719, 9725-9727, 9856-9859, 9861, 9863, 9865, 9868, 9870 y VZ 174-176, 310-311, 315-318) y los parásitos fueron incorporados a la Colección Helmintológica del Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina (MLP 6528-6533).

Resultados

Dieta. El 68.18% ($n = 15$) de los individuos analizados presentaron contenido estomacal o intestinal. Se registró un total de 91 presas, pertenecientes a 17 presas diferentes, entre las cuales los himenópteros formícidos fueron los más numerosos y frecuentes, seguidos por colémbolos, coleópteros y arañas (Cuadro 1). En cuanto a la

Cuadro 1. Composición de la dieta de *Leptodactylus diptyx* en el nordeste argentino

| | <i>N</i> | <i>N %</i> | <i>F</i> | <i>F %</i> | <i>V(mm³)</i> | <i>V%</i> | <i>IRI</i> | <i>JD</i> |
|---------------------------|----------|------------|----------|------------|--------------------------|-----------|------------|-----------|
| INSECTA | | | | | | | | |
| Hymenoptera Formicidae | 41 | 45.05 | 12 | 55 | 23.48 | 12.60 | 27.51 | 100 |
| Collembola | 8 | 8.79 | 4 | 18 | 2.57 | 1.38 | 6.82 | 25 |
| Coleoptera | 7 | 7.69 | 5 | 23 | 18.27 | 9.81 | 9.77 | 35 |
| Hemiptera | 5 | 5.49 | 4 | 18 | 25.40 | 13.63 | 9.15 | 33 |
| Hymenoptera no Formicidae | 2 | 2.20 | 2 | 9 | 0.30 | 0.16 | 2.70 | 10 |
| Mantodea | 1 | 1.10 | 1 | 5 | 4.94 | 2.65 | 2.02 | 7 |
| Larvas de insectos | 3 | 3.30 | 3 | 14 | 14.35 | 7.70 | 5.99 | 22 |
| Diptera | 2 | 2.20 | 1 | 5 | 1.07 | 0.57 | 1.76 | 6 |
| Ooteca | 1 | 1.10 | 1 | 5 | 3.02 | 1.62 | 1.75 | 6 |
| MYRIAPODA | | | | | | | | |
| Chilopoda | 3 | 3.30 | 2 | 9 | 4.16 | 2.23 | 3.52 | 13 |
| CRUSTACEA | | | | | | | | |
| Isopoda | 3 | 3.30 | 2 | 9 | 13.74 | 7.38 | 4.86 | 18 |
| PLATYHELMINTHES | | | | | | | | |
| Turbellaria | 1 | 1.10 | 1 | 5 | 2.44 | 1.31 | 1.67 | 24 |
| MOLLUSCA | | | | | | | | |
| Gastropoda pulmonata | 2 | 2.20 | 1 | 5 | 18.85 | 10.12 | 4.25 | 15 |
| ANNELIDA | | | | | | | | |
| Oligochaeta | 2 | 2.20 | 1 | 5 | 46.29 | 24.85 | 8.09 | 29 |
| Hirudinea | 1 | 1.10 | 1 | 5 | 0.73 | 0.39 | 1.43 | 15 |
| ARACHNIDA | | | | | | | | |
| Araneae | 8 | 8.79 | 4 | 18 | 6.32 | 3.39 | 7.34 | 27 |
| Acari | 1 | 1.10 | 1 | 5 | 0.36 | 0.19 | 1.38 | 5 |
| TOTAL | 91 | 100 | | | 186.28 | 100 | 100 | |

N, valores de numerosidad absoluta; N%, valores de numerosidad relativa; F, frecuencia absoluta; F%, frecuencia relativa; V, volumen absoluto; V%, volumen porcentual; IRI, índice de importancia relativa; JD, jerarquización de la dieta.

jerarquización de la dieta, los himenópteros (Formicidae) se identificaron como fundamentales; los colémbolos, coleópteros (Elateridae, Staphilinidae), hemípteros (Auchenorrhyncha), lombrices y arañas, como accesorios y el resto como accidentales. Por último, 6 estómagos presentaron restos vegetales.

Leptodactylus diptyx presentó un índice de diversidad igual a 2.06 y un nicho trófico de 4.29, que estandarizado es de 0.23. No se observó correlación significativa entre el ancho de la boca y el volumen de las presas ($R^2 = 0.204$; $p = 0.091$).

Endoparásitos. El 57.5% ($n = 23$) de los individuos que se examinaron estaban parasitados. El porcentaje de infección de machos y hembras fue de 58.06% y 62%, respectivamente.

Se hallaron 18 ejemplares parasitados por larvas de acantocefalos (cistacanto) del género *Centrorhynchus* y 9 por nematodos, incluyendo adultos de los géneros *Cosmocerca* sp. y *Aplectana* sp. y larvas no determinadas (Cuadro 2). Con respecto a los nematodos *Cosmocerca* y *Aplectana*, no pudo lograrse una determinación específica debido a la ausencia de ejemplares machos, los cuales

resultan imprescindibles para clasificarlos, mientras que los estadios larvales no permitieron una mayor aproximación taxonómica. La prevalencia e intensidad media, estadio y localización de los parásitos se presentan en el Cuadro 2. En relación con la prevalencia por sexo, los resultados mostraron que para los acantocefalos fue de 45.16% en machos y 50% en hembras y para los nematodos de 21.43% en machos y 25% en hembras, respectivamente.

Discusión

Desde el punto de vista trófico, *L. diptyx* puede considerarse un taxón generalista, con tendencia a la mirmecofagia. La presencia de restos vegetales en algunos contenidos estomacales posiblemente se deba a una ingestión accidental.

Los escasos datos disponibles sobre la dieta de especies que integran el grupo *L. marmoratus* corresponden a los brindados para una población de *Leptodactylus* sp. de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil (Araújo et al., 2007) y para una población de *Leptodactylus marmoratus* de Ilha Grande, Río de Janeiro, Brasil (Almeida-Gomes et al., 2007).

Cuadro 2. Prevalencia, intensidad media (intervalo), estadio y localización de los helmintos parásitos de *Leptodactylus diptyx* registrados en diferentes localidades del nordeste argentino

| <i>Helmintos</i> | <i>Prevalencia (%)</i> | <i>Intensidad media(intervalo)</i> | <i>Estadio</i> | <i>Localización</i> |
|---------------------------|------------------------|------------------------------------|----------------|---------------------------|
| NEMATODA | | | | |
| <i>Cosmocerca</i> sp. | 2.50 | 6 | Adulto | Intestino grueso |
| <i>Aplectana</i> sp. | 15 | 2.83 (1-6) | Adulto | Intestino grueso |
| Nematoda indeterminado | 2.50 | 6 | Larva | Mesenterio |
| Pharyngodonidae gen. sp. | 2.50 | 2 | Larva | Estómago-intestino grueso |
| ACANTHOCEPHALA | | | | |
| <i>Centrorhynchus</i> sp. | 45 | 3.88 (1-19) | Cistacanto | Mesenterio |

En la comparación de la dieta de las 3 especies (considerando los ejemplares presa en el nivel de orden), la amplitud estandarizada del nicho trófico varió entre 0.23 para las poblaciones argentinas y 0.35 para la población de Uberlândia. Para la población de Ilha Grande el valor fue igual a 0.26.

La composición de la dieta fue numéricamente similar en los 3 taxones. En la dieta de la población de Uberlândia, los formícidos también ocuparon el primer lugar (24.8%), seguidos por coleópteros (10.5%), arácnidos (10.5%), larvas de insectos (10.7%) y hemípteros (9.98%). Además se registraron isópteros (9.5%) y blatoideos (7.3%) no encontrados en la dieta de *L. diptyx*.

En la dieta de *Leptodactylus marmoratus* de Ilha Grande, las presas más numerosas fueron formícidos (33.3%) e isópodos (33.3%), aunque estos últimos fueron los dominantes en términos de volumen (50.1%). En la dieta de esta especie, también estuvieron presentes colémbolos, coleópteros, dípteros, quilópodos, arañas, ácaros y gastrópodos, de manera similar a lo observado en *L. diptyx*.

De acuerdo con los datos disponibles, la dieta de los representantes del grupo *L. marmoratus* está compuesta principalmente de pequeños artrópodos, con una marcada preferencia por los himenópteros formícidos.

La presencia de parásitos infectando especies del grupo *Leptodactylus marmoratus* ha sido escasamente investigada; únicamente se conocen algunas citas aisladas para *L. andreae*, *L. diptyx*, *L. hylaedactylus*, *L. marmoratus* y *L. martinezi* (Cuadro 3). *Leptodactylus diptyx*, representa un nuevo hospedador para *Aplectana* sp. y *Cosmocerca* sp. Los cosmocercidos, son parásitos comunes del intestino de anfibios y reptiles, presentan ciclos de vida directos (monoxeno) y las larvas infectantes ingresan al hospedador por vía oral (*Aplectana*) o a través de la piel (*Cosmocerca*) (Anderson, 2000). Previamente han sido hallados cosmocercidos de estos géneros en numerosas especies de anuros neotropicales, incluyendo varias del nordeste argentino, entre ellos *Pseudopaludicola falcipes*, *Rhinella major*, *R. fernandezae*, *R. bergi*, *R. schneideri*, *Leptodactylus bufonius*, *L. chaquensis*, *L. latinasus*, *Physalaemus santafecinus*, *Scinax nasicus*, *S. acuminatus*,

Odontophrynus americanus, *Dendropsophus nanus*, *D. sanborni* e *Hypsiboas raniceps* (Mordeglia y Digiani, 1998; González y Hamann, 2004; González y Hamann, 2006a, 2006b; Hamann et al., 2006a, 2006b; González y Hamann, 2007; González y Hamann, 2008; González y Hamann, 2009a, 2009b; Hamann et al., 2009; González y Hamann, 2010; González y Hamann, 2011).

Todos los nematodos adultos registrados en *L. diptyx* fueron hembras, probablemente debido a que el examen parasitológico estuvo focalizado principalmente al tubo digestivo. González y Hamann (2004) en *Pseudopaludicola falcipes* registraron que los machos de *Cosmocerca podicipinus* se hallaron más frecuentemente en el pulmón (98%), mientras que las hembras infectaron exclusivamente el intestino grueso. Anderson (2000), menciona que en algunas especies de este género, los parásitos pasan un periodo de desarrollo en los pulmones antes de establecerse en el intestino, donde desarrollan a adultos. Las larvas del acantocefalo *Centrorhynchus* sp. se han encontrado previamente en varios anfibios sudamericanos (Smales, 2007a, 2007b), incluyendo *L. diptyx* (Zaracho y Lamas, 2008) y en otras especies del nordeste argentino como *Leptodactylus latinasus* (Hamann et al., 2006b) y *L. bufonius* (González y Hamann, 2006b). Los hospedadores definitivos de estos acantocefalos son aves rapaces diurnas y nocturnas (Falconiformes o Strigiformes) y sus hospedadores intermediarios incluyen isópodos o insectos (ortópteros o coleópteros). También se han registrado varios hospedadores paraténicos, entre ellos anfibios, reptiles y mamíferos, los cuales desempeñan un papel fundamental en su transmisión a las aves (Buron y Golvan, 1986). *Leptodactylus diptyx*, entonces, puede considerarse un hospedador paraténico, teniendo en cuenta además, que en su dieta se han encontrado algunos de los hospedadores intermediarios (Cuadro 1).

Los estudios sobre dieta y parasitismo en anfibios contribuyen al conocimiento de la historia natural de las especies. Además, parámetros ecológicos, como la dieta, han sido utilizados para determinar el estado de conservación en tetrápodos (Recca et al., 1994), ya que los taxones especialistas son más vulnerables que los generalistas

Cuadro 3. Registro de parásitos en diferentes especies de *Leptodactylus* del grupo *marmoratus*

| Especies | Parásitos | Localidades | Sitios de infección | Referencias |
|-------------------------|---------------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------------------------------|---------------------------|
| <i>L. marmoratus</i> | <i>Physaloptera</i> sp. | Itaguaí. RJ. Brasil | Pared estomacal/ peritoneo visceral | Vicente et al. (1990) |
| | <i>Aplectana</i> sp. | Itaguaí. RJ. Brasil | Intestino grueso | Vicente et al. (1990) |
| | <i>Cosmocerca parva</i> | Itaguaí. RJ. Brasil | Intestino | Vicente et al. (1990) |
| | <i>Physaloptera</i> sp. | Itaguaí. RJ. Brasil | Pared estomacal/ peritoneo visceral | De Fabio (1982) |
| <i>L. andreae</i> | <i>Cosmocerca brasiliense</i> | Madre de Dios, Perú | Intestino grueso | Bursey et al. (2001) |
| <i>L. hylaedactylus</i> | <i>Cosmocerca brasiliense</i> | Madre de Dios, Perú | Intestino grueso | Bursey et al. (2001) |
| <i>L. martinezi</i> | <i>Brachycoelium salamandrae</i> | Novo Progresso. Pará. Brazil | Intestino delgado | Goldberg et al. 2007 |
| <i>L. diptyx</i> | <i>Catadiscus</i> sp. <i>Centrorhynchus</i> sp. (cistacantos) | Corrientes. Argentina | Intestino grueso Mesenterio | Zaracho y Lamas (2008) |
| <i>L. diptyx</i> | <i>Cosmocerca</i> sp. | Paso de la Patria. Corrientes. Argentina | Intestino grueso | Presente estudio |
| <i>L. diptyx</i> | <i>Aplectana</i> sp. | Corrientes. Corrientes. Argentina Lag. Naick Neck. Formosa. Argentina | Intestino grueso | Presente estudio |
| <i>L. diptyx</i> | <i>Centrorhynchus</i> sp. (cistacantos) | Paso de la Patria, Corrientes. Argentina Corrientes, Corrientes. Argentina Lag. Naick Neck, Formosa. Argentina | Mesenterio | Presente estudio |

(Bunnell, 1978). Por otra parte, los parásitos son buenos indicadores de la biología de sus hospedadores, en particular si se tiene en cuenta su ciclo de vida (González y Hamann, 2006a).

Agradecimientos

A L. Lunaschi (División Zoología, Invertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Argentina), por su colaboración con la identificación de algunos parásitos. A la Dirección de Fauna y Parques de la provincia de Formosa; a la Dirección de Fauna y Áreas Naturales Protegidas de la provincia de Chaco y a la Dirección de Recursos Naturales de la provincia de Corrientes, por los permisos correspondientes para la colección de ejemplares en sus respectivas áreas. A la Secretaría General de Ciencia y Técnica (UNNE) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por financiar parcialmente los trabajos de investigación.

Literatura citada

Almeida-Gomes, M., M. Van Sluys y C. F. Duarte Rocha. 2007. Ecological observations on the leaf-litter frog *Adenomera*

marmorata in an Atlantic rainforest area of southeastern Brazil. *Herpetological Journal* 17:81-87.

Anderson, R. C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission, segunda edición. CABI, Wallingford. 650 p.

Angulo, A. y J. Icochea. 2010. Cryptic species complexes, widespread species and conservation: Lessons from Amazonian frogs of the *Leptodactylus marmoratus* group (Anura, Leptodactylidae). *Systematics and Biodiversity* 8:357-370.

Araújo, M., S. F. Dos Reis, A. A. Giaretta, G. Machado y D. I. Bolnick. 2007. Intrapopulation diet variation in four frogs (Leptodactylidae) of the Brazilian Savannah. *Copeia* 4:855-865.

Beaupre, S. B., E. R. Jacobson, H. B. Lillywhite y K. Zamudio. 2004. Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research. 2nd Edition. Revised by the Herpetological Animal Care and Use Committee (HACC) of the American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Lawrence, Kansas. 42 p.

Brewer, M. y N. Arguello. 1980. Guía ilustrada de insectos comunes de la Argentina. Miscelánea 67. Fundación Miguel Lillo, Tucumán. 131 p.

Bunnell, F. L. 1978. Constraints of small population. *In* Proceedings of a Working Meeting of the Deer Specialist

- Group of the Survival Service Comission. Threatened deer. IUCN/SSC, Gland, Suiza. p. 265-287.
- Buron, I. y Y. Golvan. 1986. Les hôtes des Acanthocéphales: I. Les hôtes intermédiaires. Annales de Parasitologie Humaine et Comparée 61:581-592.
- Bursey, C. R., S. R. Goldberg y J. R. Parmelee. 2001. Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. Comparative Parasitology 68:21-35.
- Bush, A. O., K. D. Lafferty, J. M. Lotz y A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. Journal of Parasitology 83:575-583.
- De Fabio, S. P. 1982. Helminths de populações simpátricas de algumas espécies de anfíbios anuros da família Leptodactylidae. Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro 5:69-83.
- De la Riva, I. 1995. A new reproductive mode for the genus *Adenomera* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae): Taxonomic implications for certain Bolivian and Paraguayan populations. Studies on Neotropical Fauna and Environment 30:15-29.
- De la Riva, I. 1996. The specific name of *Adenomera* (Anura: Leptodactylidae) in the Paraguay River basin. Journal of Herpetology 30:556-558.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. In Lizards Ecology, R. D. Huey, E. R. Pianka y T. W. Schoener (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. p. 261-280.
- George, E. L. y W. F. Hadley. 1979. Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. Transaction of American Fisheries Society 108:253-257.
- Goldberg, S. R., C. R. Bursey, J. P. Caldwell, L. J. Vitt y G. C. Costa. 2007. Gastrointestinal helminths from six species of frogs and three species of lizards, sympatric in Pará State, Brazil. Comparative Parasitology 74:327-342.
- Golvan, Y. 1956. Le genre *Centrorhynchus* Lühe, 1911 (Acanthocephala-Polymorphidae). Révision des espèces européennes et description d'une nouvelle espèce africaine parasite de Rapace diurne. Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire 18:732-785.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2004. Primer registro de *Cosmocerca podicipinus* Baker y Vaucher, 1984 (Nematoda: Cosmocercidae) en *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel, 1867) (Amphibia: Leptodactylidae) en Corrientes, Argentina. Facena 20:65-72.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2006a. Nematodes parásitos de *Chaunus granulosus major* (Müller y Hellmich, 1936) (Anura: Bufonidae) en Corrientes, Argentina. Cuadernos de Herpetología 20:43-49.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2006b. Helminths parásitos de *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 (Anura: Leptodactylidae) de Corrientes, Argentina. Revista Española de Herpetología 20:39-46.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2007. Nematode parasites of two species of *Chaunus* (Anura: Bufonidae) from Corrientes, Argentina. Zootaxa 1393:27-34.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2008. Nematode parasites of two anurans species, *Rhinella schneideri* (Bufonidae) and *Scinax acuminatus* (Hylidae), from Corrientes, Argentina. Revista de Biología Tropical 56:2147-2161.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2009a. First report of nematodes in the common lesser escuerzo *Odontophrynus americanus* (Duméril and Bibron, 1841) (Amphibia: Cycloramphidae) from Corrientes, Argentina. Comparative Parasitology 76:122-126.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2009b. Seasonal occurrence of *Cosmocerca podicipinus* (Nematoda: Cosmocercidae) in *Pseudopaludicola falcipes* (Anura: Leiuperidae) from the agricultural area in Corrientes, Argentina. Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología 68:173-179.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2010. First report of nematode parasites of *Physalaemus santafecinus* (Anura: Leiuperidae) from Corrientes, Argentina. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:677-687.
- González, C. E. y M. I. Hamann. 2011. Cosmocercid nematodes of three species of frogs (Anura: Hylidae) from Corrientes, Argentina. Comparative Parasitology 78:212-216.
- Hamann, M. I., A. I. Kehr y C. E. González. 2006a. Species affinity and infracommunity ordination of helminths of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in two contrasting environments from Northeastern Argentina. Journal of Parasitology 92:1171-1179.
- Hamann, M. I., A. I. Kehr, C. E. González, M. I. Duré y E. F. Schaefer. 2009. Parasite and reproductive features of *Scinax nasicus* (Anura: Hylidae) from a South American subtropical area. Interciencia 34:214-218.
- Hurlbert, S. H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59:67-77.
- Kokubum, M. N. C. y A. A. Giarretta. 2005. Reproductive ecology and behaviour of a species of *Adenomera* (Anura, Leptodactylinae) with endotrophic tadpoles: Systematic implications. Journal of Natural History 39:1745-1758.
- Kokubum, M. N. C. y M. B. Sousa. 2008. Reproductive ecology of *Leptodactylus* aff. *hylaedactylus* (Anura, Leptodactylidae) from an open area in Northern Brazil. South American Journal of Herpetology 3:15-21.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, New Jersey. 132 p.
- Lutz, A. 1931. Sur la biologie des batraciens du Brésil (*L. nanus*). Compte Rendus des séances de la Société de Biologie, Paris 109:755-756.
- Lutz, B. 1947. Trends towards non-aquatic and direct development in frogs. Copeia 1947:242-252.

- Menin, M., A. P. Almeida y M. N. Kokubum. 2009. Reproductive aspects of *Leptodactylus hylaedactylus* (Anura: Leptodactylidae), a member of the *Leptodactylus marmoratus* species group, with a description of tadpoles and calls. *Journal of Natural History* 43:2257-2270.
- Montori, A. 1991. Alimentación de los adultos de *Euproctus asper* (Duges 1852) en la montaña media del Prepirineo catalán (España). *Revista Española de Herpetología* 5:23-36.
- Mordegliá, C. y M. C. Digiani. 1998. *Cosmocerca parva* Travassos, 1925 (Nematoda: Cosmocercidae) in toads from Argentina. *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 93:737-738.
- Morrone, J. J. y S. Coscarón. 1998. Biodiversidad de artrópodos argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Sur, La Plata. 599 p.
- Prado, C. P. A. y C. F. B. Haddad. 2005. Size-fecundity relationships and reproductive investment in female frogs in the Pantanal, South-Western Brazil. *Herpetological Journal* 15:181-189.
- Reca, A., C. Úbeda y D. Grigera. 1994. Conservación de la fauna de tetrápodos. I. Un índice para su evaluación. *Mastozoología Neotropical* 1:17-28.
- Ruppert, E. E. y R. D. Barnes. 1996. *Zoología de los Invertebrados*. 6^{ta} Edición. McGraw-Hill Interamericana Editores, S.A. México. 1114 p.
- Shannon, C. E. y W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communications*. University of Illinois Press, Urbana. 144 p.
- Smales, L. R. 2007a. Acanthocephala in amphibians (Anura) and reptiles (Squamata) from Brazil and Paraguay with description of a new species. *Journal of Parasitology* 93:392-398.
- Smales, L. R. 2007b. Acanthocephalans of Amphibians and Reptiles (Anura and Squamata) from Ecuador, with the description of *Pandosentis napoensis* n. sp. (Neoechinorhynchidae) from *Hyla fasciata*. *Zootaxa* 1445:49-56.
- Vicente, J. J., H. Oliveira Rodrigues, D. Correa Gomes y R. Magalhaes Pinto. 1990. Nematoides do Brasil. 2^a Parte: Nematoides de Anfíbios. *Revista Brasileira de Zoologia* 7:549-626.
- Zaracho, V. H. 2011. El género *Adenomera* Steindachner, 1867 (Anura: Leptodactylidae) en Argentina. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste. Corrientes, Argentina. 197 p.
- Zaracho, V. y M. Lamas. 2008. *Leptodactylus diptyx* (Tropical bullfrog). Endoparasites. *Herpetological Review* 39:461.



Variación interpoblacional y ontogenética en la dieta de la rana llorona *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leiuperidae)

Interpopulation and ontogenetic variation in the diet of the menwig frog *Physalaemus albonotatus* (Anura: Leiuperidae)

Diego Alejandro Falico^{1,2✉}, Javier Alejandro López^{1,3}, Carolina Elizabet Antoniazzi^{1,3} y Adolfo Héctor Beltzer^{1,2}

¹Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL). Ciudad Universitaria. Paraje el Pozo (3000) Santa Fe, Argentina.

²Universidad Autónoma de Entre Ríos, Facultad de Ciencia y Tecnología. Andrés Pazos y Corrientes (3100) Paraná, Argentina.

³Universidad Nacional del Litoral, Facultad de Humanidades y Ciencias, Departamento de Ciencias Naturales. Ciudad Universitaria. Paraje el Pozo (3000) Santa Fe, Argentina.

✉ dialefalico@gmail.com

Resumen. Se analizó y comparó el espectro trófico de 2 poblaciones de *Physalaemus albonotatus* que habitan en ecosistemas diferentes: a) un terreno baldío urbano y b) un área protegida del valle aluvial del río Paraná Medio. La dieta de *Physalaemus albonotatus* está compuesta fundamentalmente de hormigas, coleópteros, colémbolos e isópodos, pero con numerosas presas secundarias. Al comparar 3 grupos etarios de los individuos en cada población (adultos, subadultos y jóvenes) se encontró una variación ontogenética relacionada con el volumen, cantidad y tipo de presa ingerida. Los anfibios adultos consumieron mayor cantidad de presas y más voluminosas, pero el nicho trófico de los jóvenes fue más amplio. Entre los adultos, la similitud de la dieta entre sexos fue muy elevada, aunque las hembras consumieron más hormigas que los machos. Si bien el solapamiento trófico entre las poblaciones fue elevado, la amplitud trófica resultó mayor en la población del humedal fluvial. Las diferencias en la alimentación encontradas entre las 2 poblaciones y lo registrado en otros trabajos realizados en diferentes ambientes reflejan la plasticidad trófica de este anuro, característica que le permite prosperar en hábitats diversos, incluso en los muy antropizados.

Palabras clave: anuros, hábitats de forrajeo, ambiente urbano, humedal fluvial, plasticidad trófica, solapamiento trófico.

Abstract. We analyzed and compared the feeding of 2 populations of *Physalaemus albonotatus* inhabiting different ecosystems: a) an urban vacant lot, and b) a protected area of Middle Paraná River floodplain. The diet of *Physalaemus albonotatus* is mainly composed by ants, beetles, springtails and woodlouses, but also included several secondary preys. While comparing adults, subadults and juveniles diet on each population, we found an ontogenetic diet variation related to changes in prey type and volume as well as in number of prey items per gut. Bigger frogs consumed a greater amount of prey and more voluminous arthropods, while juveniles had a larger trophic niche breadth. Despite the great similarity in diet between sexes, adult females consumed a larger amount of ants than males did. Although trophic niche overlap between both populations was high, trophic niche breadth was wider for Paraná River floodplain population. Feeding differences found between studied populations and populations inhabiting other environments as described on literature reflects the trophic plasticity of this species and its capacity to thrive at different habitats, including markedly anthropogenically impacted environments.

Key words: anurans, foraging habitat, urban environment, floodplain wetland, trophic plasticity, trophic overlap.

Introducción

Los humedales de Sudamérica sustentan altos valores de biodiversidad (Neiff, 1996), pero durante los últimos 100 años han sido gradualmente destruidos y utilizados para la agricultura y/o considerados como impedimento para el progreso y reservorio potencial de enfermedades (Brinson y Malvárez, 2002). Una de las principales causas de la pérdida de biodiversidad y particularmente de la

declinación de anfibios, es la degradación y destrucción de ecosistemas naturales (Alford y Richards, 1999). Este fenómeno mundial también ha sido reconocido en los ambientes del río Paraná medio (Peltzer y Lajmanovich, 2001). En este marco, la capacidad de las especies para prosperar en diferentes ambientes podría resultar útil para mejorar su posibilidad de supervivencia en un ambiente cambiante.

La alimentación, el tiempo y el lugar donde esta actividad se realiza componen una de las principales dimensiones del nicho ecológico (Schoener, 1974). La

Recibido: 20 octubre 2011; aceptado: 04 mayo 2012

información sobre la ecología alimentaria es crucial para entender el impacto de las modificaciones de los hábitats sobre los anfibios (Anderson et al., 1999), así como para evaluar si las distintas especies de anuros ajustan sus dietas a los distintos hábitats que ocupan, de acuerdo con la variación en la disponibilidad de las diferentes presas (Peltzer et al., 2010). Existe evidencia de que la alimentación de los anfibios depende del microhábitat de forrajeo (Duré y Kehr, 2004) y que puede variar entre poblaciones que habitan ambientes diferentes (e.g., López et al., 2005a; Peltzer et al., 2010). Sin embargo, los estudios sobre alimentación generalmente se enfocan en un determinado ambiente dentro de la diversidad de hábitats que utiliza cada especie (e.g., Lajmanovich, 1996; Hirai y Matsui, 1999; 2002; López et al., 2007; 2009). Además, son pocos los estudios donde se analiza la variación ontogénica de la dieta (e.g., Lajmanovich, 1996; Hirai, 2002; López et al., 2007; Quiroga et al., 2009). Esta situación motivó la presente investigación para determinar la variación interpoblacional y ontogenética de la alimentación de *Physalaemus albonotatus*, que permitirá comprender mejor la relación de este anuro con el ambiente donde habita, su respuesta a la disponibilidad de presas en cada tipo de ambiente y las posibilidades de prosperar en sitios con diferente grado de perturbación antrópica.

Materiales y métodos

Área de estudio. Los muestreos se realizaron entre octubre de 2004 y marzo de 2005 en 2 ecosistemas diferentes de la Provincia de Santa Fe, Argentina: a) la Reserva de la Universidad Nacional del Litoral de la ciudad de Santa Fe (R-UNL; 31°38'12.34" S, 60°40'22.32" O) y b) un terreno baldío de la ciudad de Santo Tomé denominado "Cancha Don Sebastián" (ST; 31°40'17.50" S, 60°46'17.66" O) (Fig. 1).

La R-UNL es una fracción de aproximadamente 6 ha de los hidrosistemas que componen el valle aluvial del río Paraná (Gagneten et al., 2000), que corresponde a la ecorregión Delta e Islas del Paraná (Brown et al., 2006). La R-UNL posee una laguna permanente en su parte central, charcas temporales, un albardón perimetral discontinuo y algunos albardones interiores aislados dominados por un bosque en galería. Durante los muestreos, las condiciones climáticas oscilaron entre 19-27°C de temperatura (T), 62-75% de humedad relativa (HR) y 66-353 mm de precipitación mensual acumulada (P). Este ambiente se encuentra protegido, pero no se halla exento de perturbaciones antrópicas, principalmente vinculadas con la dinámica de sus cuerpos de agua. Por otro lado, ST es un descampado urbano en la ciudad de Santo Tomé que, si bien se encuentra cercano a la R-UNL (10.5 km en línea recta;

Fig. 1), corresponde a la ecorregión del Espinal (Brown et al., 2006). Este predio abarca un área aproximada de 2.5 ha, sin un cuerpo de agua permanente, pero con zonas bajas que se anegan frecuentemente tras las lluvias y donde se registró la presencia de vegetación palustre. Las condiciones climáticas para este sitio oscilaron entre T: 18°-26° C, HR: 69-73%, P: 53-403 milímetros.

Captura de los ejemplares y análisis de los contenidos gastrointestinales. Los anfibios se capturaron con trampas de caída (Heyer et al., 1994) y se ingresaron a la colección herpetológica de referencia del Laboratorio de Herpetología del Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL). Se registró la longitud hocico-cloaca (LHC) de cada ejemplar con un calibre digital milimétrico de precisión 0.01mm. El peso de cada individuo (P) fue estimado con una balanza digital de precisión 0.01gr. Se extrajeron los tractos gastrointestinales y los contenidos se determinaron taxonómicamente hasta el nivel de orden o familia en la mayoría de los casos. El volumen de las presas (V) se estimó mediante la fórmula del esferoide ensanchado (Dunham, 1983): $V = 4/3 \pi (L/2) (A/2)^2$ en mm³; donde L= largo de la presa y A= ancho máximo de la presa.

Análisis numérico y estadístico. Para relacionar el tamaño (LHC) y peso (P) de los ejemplares con el número (N) y volumen (V) de las presas ingeridas se utilizaron correlaciones de Spearman, debido al incumplimiento del requisito de normalidad requerido para la utilización de análisis paramétricos. Para calcular la diversidad trófica se usó el método propuesto por Pielou (1969): $1 - D = 1 - [(\sum_{i=1}^S n_i (n_i - 1)) / (N (N - 1))]$; donde S es el número de especies (i.e., presa), N es el total de organismos presentes y n es el número de ejemplares por especie (i.e., presa). Se calculó la diversidad media (H) y la diversidad trófica acumulada (Hk) que permite determinar la muestra mínima,



Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo. A, Reserva de la Universidad Nacional del Litoral dentro del valle aluvial del río Paraná, y B, terreno baldío dentro del ejido urbano de la ciudad de Santo Tomé.

según la siguiente fórmula (Hurtubia, 1973): $H_k = (N_k * H_k - N_{k-1} * H_{k-1}) / (N_k - H_{k-1})$; donde H_k y H_{k-1} son las diversidades tróficas acumuladas en k y $k-1$ tractos gastro-intestinales y N_k y N_{k-1} son el número total de individuos de todas las especies presa en k y $k-1$ tracto digestivo. La amplitud del nicho trófico se obtuvo mediante el índice de Levins (1968): $Nb = (\sum P_{ij}^2)^{-1}$; donde P_{ij} es la probabilidad de la proporción de la presa i en la muestra j .

Para ponderar la contribución de cada categoría de alimento a la dieta se calculó el índice de importancia relativa jerarquizado (IRI%) (George y Hadley, 1979): $IRI\% = (100 * AL) / \sum AL$; donde AL = frecuencia porcentual de la presencia de la presa (proporción de la numerosidad representada por la presa + proporción del volumen representado por la misma). No se analizaron las diferencias entre sexos en la población de ST debido a que sólo se contó con 2 ejemplares adultos. Para el análisis del solapamiento del nicho trófico entre las poblaciones y grupos etarios se usó el índice simétrico propuesto por Pianka (1974), que responde a la fórmula: $O_{jk} = \sum P_{ij} * P_{ik} / \sqrt{(\sum P_{ij}^2 * \sum P_{ik}^2)}$; donde P_{ij} y P_{ik} representan las proporciones del recurso i utilizado por las especies j y k respectivamente. Este índice genera valores entre 0 (sin solapamiento) y 1 (máximo solapamiento).

Resultados

Se analizaron 128 tractos digestivos de *P. albonotatus* (R-UNL: $n = 82$; ST: $n = 46$). Se contabilizaron 1 020 presas, 733 en los estómagos (71.85%) (R-UNL $n = 445$; ST $n = 288$) y 287 en los intestinos (28.15%) (R-UNL $n = 184$; ST $n = 103$). Estas presas fueron clasificadas en 21 categorías taxonómicas.

Las correlaciones estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre el peso (P) y tamaño (LHC) de los ejemplares y el número (N) y volumen (V) de las presas ingeridas para la población de R-UNL fueron: P vs. N ($r = 0.3174$, $p = 0.0074$), P vs. V ($r = 0.4618$, $p < 0.0001$), LHC vs. N ($r = 0.3251$, $p = 0.006$) y LHC vs. V ($r = 0.4778$, $p < 0.0001$). Mientras que para ST sólo resultó significativa la correlación entre P vs. V , $r = 0.3569$, $p = 0.0238$; en tanto LHC vs. V ($r = 0.2981$, $p = 0.0617$) fue marginalmente no significativa y no significativa para P vs. N ($r = 0.2086$, $p = 0.1964$).

Los valores de diversidad trófica para la población de R-UNL fueron: $H_{total} = 0.74$, $H_{adultos} = 0.72$, $H_{subadultos} = 0.72$ y $H_{jóvenes} = 0.81$. La estabilización de las curvas de la diversidad trófica acumulada se obtuvo en los tractos digestivos 17, 12, 5 y 14 para el total de la población, los adultos, los subadultos y los jóvenes, respectivamente. Para los adultos, la diversidad trófica de los machos fue mayor que la de las hembras ($H_{\sigma} = 0.81$ y $H_{\phi} = 0.74$). Las

muestras mínimas estimadas para estos 2 grupos fueron 10 y 8 tractos digestivos respectivamente. Los valores de diversidad trófica en ST fueron: $H_{total} = 0.86$; $H_{subadultos} = 0.92$ y $H_{jóvenes} = 0.84$. Las curvas de diversidad trófica acumulada del total de la población y para los subadultos se estabilizan en los tractos digestivos 14 y 3, respectivamente; mientras que para jóvenes la curva no alcanzó una estabilización que indique que se haya alcanzado la muestra mínima.

La amplitud de nicho trófico en R-UNL sin discriminar, por grupo etario, fue: $Nb_{R-UNL} = 1.06$. Este valor fue mayor mientras más jóvenes resultaban los ejemplares ($Nb_{adultos} = 0.69$; $Nb_{subadultos} = 0.71$; $Nb_{jóvenes} = 1.66$). Las hembras adultas tuvieron una amplitud de nicho trófico menor que los machos adultos ($Nb_{\phi} = 0.6$ y $Nb_{\sigma} = 0.77$). La amplitud de nicho trófico en ST sin discriminar por grupo etario resultó más baja que la de la población de R-UNL ($Nb_{ST} = 0.78$). Para adultos se registró el valor más bajo ($Nb = 0.2$), pero este valor puede deberse a que el cálculo se realizó para los únicos 2 ejemplares capturados de este grupo etario en ST. Al igual que en la población de R-UNL, la amplitud de nicho de los subadultos fue menor que la de los jóvenes ($Nb_{subadultos} = 0.63$ y $Nb_{jóvenes} = 1.18$).

La frecuencia y el número de hormigas resultaron elevados en la dieta de las ranas de R-UNL. Asimismo, los coleópteros resultaron frecuentes y numerosos en la alimentación de las ranas de la población ST (Cuadro 1).

Según el índice jerarquizado de importancia relativa de las presas (IRI%), las hormigas resultaron el grupo más importante para la dieta de los ejemplares de la población de R-UNL: $IRI\%_{total} = 59.5$; $IRI\%_{adultos\sigma} = 44.95$; $IRI\%_{adultos\phi} = 59.54$; $IRI\%_{subadultos} = 65.68$; $IRI\%_{jóvenes} = 59.22$; seguido por isópodos: $IRI\%_{total} = 23.25$; $IRI\%_{adultos\sigma} = 28.43$; $IRI\%_{adultos\phi} = 15.53$; $IRI\%_{subadultos} = 27.78$; $IRI\%_{jóvenes} = 21.14$. Los organismos que ocupan el tercer y cuarto lugar de importancia variaron entre grupos etarios; en el tercero, los coleópteros para: $IRI\%_{total} = 8.13$; $IRI\%_{adultos\sigma} = 14$; $IRI\%_{adultos\phi} = 15.67$; $IRI\%_{subadultos} = 2.53$ y los colémbolos: $IRI\%_{jóvenes} = 5.63$, y en el cuarto, las arañas: $IRI\%_{total} = 4.05$; $IRI\%_{adultos\sigma} = 10.03$; $IRI\%_{adultos\phi} = 6.48$; los colémbolos: $IRI\%_{subadultos} = 2.04$ y los coleópteros: $IRI\%_{jóvenes} = 4.36$ (Fig. 2).

En la población de ST, el primer y segundo lugar en el orden de importancia relativa de las presas en la dieta de los diferentes grupos etarios se repartió entre coleópteros y colémbolos. El primer lugar de importancia fue ocupado por coleópteros para: $IRI\%_{total} = 47.18$; $IRI\%_{subadultos} = 60.71$ y por colémbolos para: $IRI\%_{jóvenes} = 47.1$. Los colémbolos se ubicaron en segundo lugar en: $IRI\%_{total} = 22.14$; $IRI\%_{subadultos} = 11.09$ y los coleópteros en: $IRI\%_{jóvenes} = 32.88$. El tercer lugar de importancia estuvo ocupado por dípteros: $IRI\%_{total} = 14.10$; $IRI\%_{jóvenes} = 9.94$

Cuadro 1. Frecuencia de la presencia de las presas (*F*) y número de las consumidas (*N*) por las ranas de la Reserva Universitaria (R-UNL) y del descampado urbano de la ciudad de Santo Tomé (ST) *

| | <i>R-UNL</i> | | | | | | | | | | | | <i>ST</i> | | | | | | | |
|--------------------|--------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|
| | <i>F</i> | | | | | | <i>N</i> | | | | | | <i>F</i> | | | | <i>N</i> | | | |
| | <i>T</i> | <i>A</i> | <i>S</i> | <i>J</i> | <i>H</i> | <i>M</i> | <i>T</i> | <i>A</i> | <i>S</i> | <i>J</i> | <i>H</i> | <i>M</i> | <i>T</i> | <i>A</i> | <i>S</i> | <i>J</i> | <i>T</i> | <i>A</i> | <i>S</i> | <i>J</i> |
| INSECTA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Collembola | 18 | 4 | 4 | 10 | 2 | 2 | 52 | 11 | 15 | 26 | 7 | 4 | 20 | 0 | 12 | 8 | 110 | 0 | 26 | 88 |
| Thysanoptera | 4 | 1 | 0 | 3 | 1 | 0 | 6 | 1 | 0 | 5 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Ephemeroptera | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Homoptera | 4 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 10 | 0 | 1 | 9 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Hemiptera | 4 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 4 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 8 | 0 | 6 | 2 | 11 | 0 | 7 | 4 |
| Larv. Hemiptero | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 |
| Lepidoptera | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Larv. Lepidoptera | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 2 | 0 |
| Coleoptera | 28 | 14 | 4 | 10 | 7 | 7 | 66 | 48 | 5 | 13 | 30 | 18 | 29 | 2 | 18 | 9 | 83 | 4 | 56 | 23 |
| Larv. Coleoptero | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 3 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 4 | 0 | 2 | 2 |
| Hymenoptera | 12 | 4 | 3 | 5 | 3 | 1 | 22 | 7 | 3 | 12 | 4 | 3 | 5 | 0 | 3 | 2 | 77 | 6 | 56 | 15 |
| Larv. Hymenoptera | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Formicidae | 59 | 23 | 13 | 23 | 12 | 11 | 320 | 143 | 88 | 89 | 100 | 43 | 23 | 2 | 16 | 5 | 10 | 4 | 3 | 3 |
| Diptera | 4 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 4 | 2 | 1 | 1 | 2 | 0 | 20 | 2 | 10 | 8 | 26 | 5 | 11 | 10 |
| Larv. Diptera | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 |
| Blattodea | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| ARACHNIDA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Araneae | 20 | 11 | 3 | 6 | 5 | 6 | 26 | 14 | 3 | 9 | 7 | 7 | 7 | 2 | 2 | 3 | 11 | 5 | 3 | 3 |
| Acari | 10 | 2 | 2 | 6 | 2 | 0 | 14 | 3 | 4 | 7 | 3 | 0 | 13 | 2 | 8 | 3 | 19 | 2 | 9 | 8 |
| Pseudoscorpionidae | 13 | 4 | 1 | 8 | 2 | 2 | 15 | 4 | 1 | 10 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Opilionidae | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 13 | 0 | 10 | 3 | 20 | 0 | 15 | 5 |
| CRUSTACEA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Isopoda | 29 | 12 | 7 | 10 | 6 | 6 | 79 | 25 | 29 | 25 | 10 | 15 | 7 | 0 | 5 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| MIRIAPODA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Diplopoda | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

*Abreviaturas de las columnas: T, toda la población; A, adultos; S, subadultos; J, jóvenes; H, hembras adultas; M, machos adultos; Larv., larvas.

e himenópteros no formícidos: $IRI\%_{\text{subadultos}} = 7.61$. En cuarto lugar se encontraron himenópteros no formícidos: $IRI\%_{\text{total}} = 5.28$; $IRI\%_{\text{jóvenes}} = 2.91$ y dípteros $IRI\%_{\text{subadultos}} = 7.08$ (Fig. 2).

El solapamiento trófico entre las 2 poblaciones sin discriminar por grupo etario fue: $O_{jk} = 0.69$. Los subadultos presentaron un solapamiento mayor ($O_{jk} = 0.73$), mientras que en los jóvenes fue menor: $O_{jk} = 0.46$. El análisis de solapamiento entre adultos de las 2 poblaciones no fue posible debido al escaso número de ejemplares

adultos analizados para ST. Entre machos y hembras de R-UNL el solapamiento fue elevado: $O_{jk} = 0.97$.

Discusión

El análisis de solapamiento trófico en este estudio mostró que las 2 poblaciones de *P. albonotatus* tienen diferencias en la importancia de las presas que consumen según el ambiente donde habitan; esta diferencia resultó sustancialmente mayor entre los ejemplares de menor

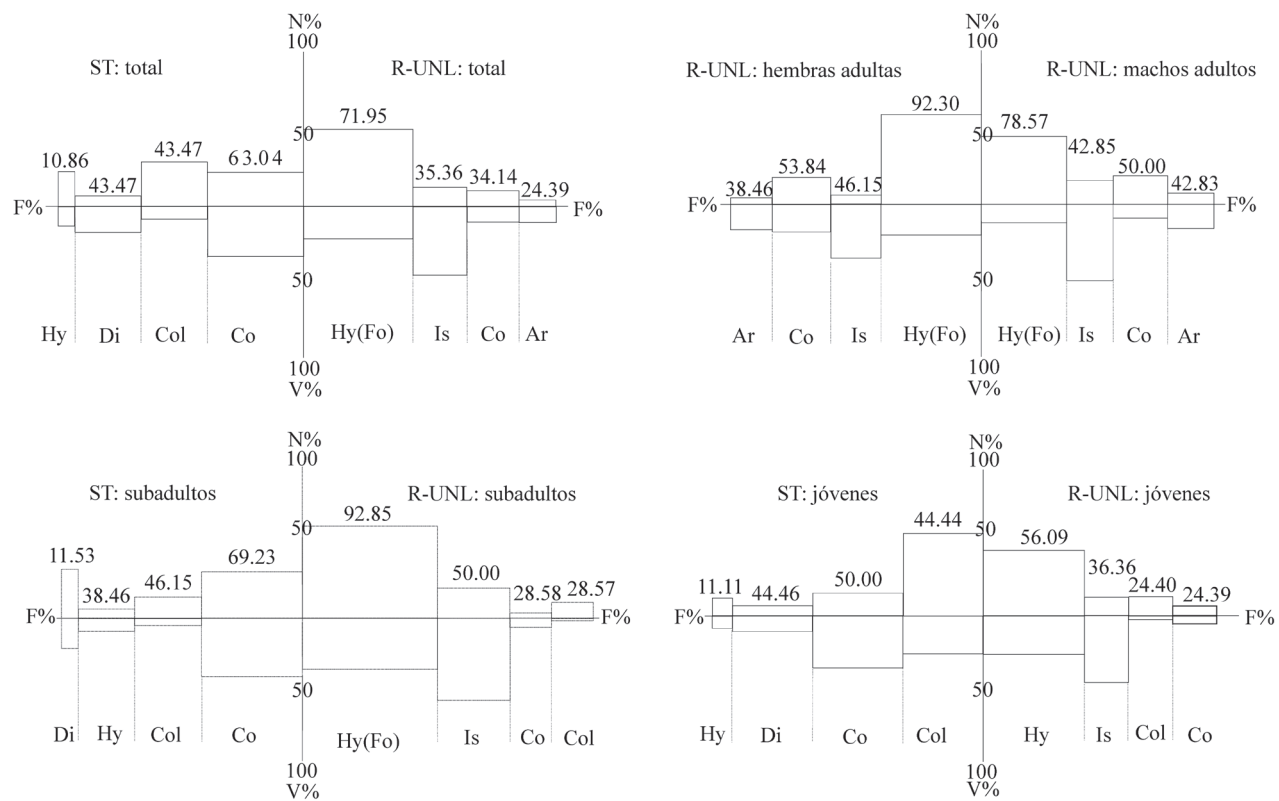


Figura 2. Índice de Importancia Relativa de las presas consumidas por las ranas del descampado urbano de la ciudad de Santo Tomé (ST) y de la Reserva Universitaria (R-UNL), representado para el total de la población sin discriminar por grupo etario, para los machos y hembras adultas de la R-UNL y para los subadultos y jóvenes de cada población. F%, frecuencia de la presencia porcentual de la presa; N%, proporción de la abundancia (cantidad de ejemplares) representada por la misma y V%, proporción de su volumen. Ar, Araneae; Co, Coleoptera; Col, Collembola; Di, Diptera; Hy(Fo), Hymenoptera, Formicidae; Hy, Hymenoptera no Formicidae; Is, Isopoda.

tamaño. Se ha demostrado que la disponibilidad de presas es uno de los factores más importantes en la determinación de la dieta de los anfibios (Hirai y Matsui, 1999; 2002; López et al., 2009), por lo que las diferencias encontradas entre las 2 poblaciones probablemente se relacionan con diferencias en la presencia y abundancia de los tipos de presas consumidas (Levings, 1983).

En la dieta de *P. albonotatus* puede observarse una variación según sus poblaciones se encuentren habitando ambientes tan disímiles como campos cultivados, bosques nativos conservados o degradados, bosques fluviales o pastizales y pajonales (este estudio; López et al., 2005b; Peltzer et al., 2010). Un patrón que se repite, tanto en las 2 poblaciones estudiadas como en poblaciones analizadas en trabajos anteriores (López et al., 2005b; Peltzer et al., 2010), es que más allá del cambio en la composición de la dieta de *P. albonotatus* siempre existen 1 o 2 grupos alimenticios dominantes (e.g., formicidos e isópodos en R-UNL y coleópteros y colémbolos en ST) sobre un

número elevado de presas secundarias, marcadamente más accesorias. Además, los organismos más importantes en la alimentación de estos leiuperidos resultan ser casi siempre pequeños artrópodos terrestres caminadores y en la mayoría de los casos son insectos gregarios que se encuentran en parches de alta densidad dentro de la heterogeneidad del microhábitat de forrajeo (este estudio; López et al., 2005b; Peltzer et al., 2010). Es probable que la incorporación de una u otra presa ecomorfológicamente similar (e.g., insectos marchadores terrestres y quitinosos; por ejemplo, hormigas vs. termitas o pequeños coleópteros) responda en principio a su disponibilidad y abundancia relativa en el ambiente (López et al., 2007).

La mayor amplitud del nicho trófico en hembras puede estar relacionada con una variación en la estrategia de forrajeo debida a los requerimientos energéticos y nutricionales propios de la gran inversión para el desarrollo y maduración gonadal (Duellman y Trueb, 1986; Wells, 2007). En tanto, los cambios ontogenéticos encontrados

sugieren que las poblaciones de anfibios deben ser abordadas como un conjunto de subpoblaciones definidas por grupos etarios (según la talla), ya que el cambio estacional de la estructura de tamaños de la población debido a la incorporación y crecimiento de las nuevas cohortes (López et al., 2011) hace que su impacto como depredadores (y probablemente como presas) en los ecosistemas varíe estacionalmente. En este sentido, la menor similitud en la dieta de los jóvenes de las 2 poblaciones estudiadas y su mayor amplitud dietaria respecto a los subadultos y adultos indican un elevado oportunismo depredador por parte de los ejemplares recién metamorfoseados y la asociada alimentación generalista (Feder y Burggren, 1992). Por otro lado, las correlaciones entre el tamaño de las presas y los anuros muestran que existen restricciones inherentes al grupo etario al momento de seleccionar las presas (Feder y Burggren, 1992; López et al., 2007). Si bien este patrón de variación ontogenética en la amplitud trófica se comparte con otras especies de anfibios (Lajmanovich, 1996; Hirai, 2002), no resulta universal (López et al., 2007), por lo que es necesario incrementar los estudios de variación ontogenética de la dieta en diferentes especies para poder realizar generalizaciones fundadas al respecto.

Refiriéndose a las estrategias tróficas, Williams et al. (2006) señalaron que las especies generalistas deben ser menos susceptibles a las fluctuaciones en cualquier tipo de alimento particular que las especies que se alimentan de manera más especializada. En tanto, la teoría del forrajeo óptimo sugiere que la especialización en la dieta puede ocurrir cuando la abundancia de ciertos recursos tróficos se encuentra constantemente elevada (Pyke, 1984). Al menos en la reserva universitaria (R-UNL), las hormigas representan el segundo grupo de presas más abundantes, sólo superado por la disponibilidad de colémbolos (López et al., 2007) y fueron las principales presas en la alimentación de la población de *P. albonotatus* de R-UNL. Una dieta diversa e incluso más amplia en el caso de los jóvenes, pero con cierta tendencia al consumo de los artrópodos abundantes en la oferta trófica, podría permitir a *P. albonotatus* sortear los cambios producidos en la disponibilidad ambiental de presas producto de la alteración ambiental. Esta plasticidad trófica sería una de las claves que permite a *P. albonotatus* prosperar en ecosistemas marcadamente diferentes e incluso con distintos grados de antropización.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Romina Ghirardi y Pablo A. Scarabotti por su colaboración en los muestreos y distintas etapas de la realización del presente trabajo. A José Paez por su colaboración en la elaboración de la figura del área de estudio. A los revisores anónimos que contribuyeron a

mejorar el contenido del manuscrito. El presente trabajo forma parte de la tesis de licenciatura de Diego A. Falico (FCyT, UADER).

Literatura citada

- Alford, R. A. y S. J. Richards. 1999. Global amphibian declines: a problem in applied ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 30:133-165.
- Anderson, A. M., D. A. Haukos y J. T. Anderson. 1999. Diet composition of three anurans from the Playa wetlands of northwest Texas. *Copeia* 2:515-520.
- Brinson, M. M. y A. I. Malvárez. 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environmental Conservation* 29:115-133.
- Brown, A. D., U. Martínez-Ortiz, M. Acerbi y J. Corchera. (eds.). 2006. La situación ambiental de la Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. 587 p.
- Duellman, W. E y L. Trueb. 1986. *Biology of Amphibians*. The Johns Hopkins University Press. Baltimore. 670 p.
- Dunham, A. E. 1983. Realized niche overlap, resource abundance and intensity of interspecific competition. In *Lizard Ecology*, R. B. Huey, E. R. Pianka y T. W. Shoener (eds.). Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. p. 261-280.
- Duré, M. I. y A. I. Kehr. 2004. Influence of microhabitat on the trophic ecology of two leptodactylids from northeastern Argentina. *Herpetologica* 60:295-303.
- Feder, M. E. y W. W. Burggren. 1992. *Environmental physiology of the amphibians* University of Chicago Press, Chicago. 646 p.
- Gagneten, A. M., A. L. Ronchi, F. Rojas-Molina y R. Sobrero. 2000. Aportes al conocimiento del ambiente acuático de la Reserva Ecológica de la Ciudad Universitaria "El Pozo" y de su diversidad zooplanctónica. *Revista FABICIB* 4:111-122.
- George, E. L. y W. F. Hadley. 1979. Food and habitat partitioning between rock bass (*Ambloplites rupestris*) and smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) young of the year. *Transactions of the American Fisheries Society* 108:253-261.
- Heyer, W., M. Donnelly, R. McDiarmind, L. C. Hayek y M. Foster. 1994. *Measuring and monitoring biological diversity. Standard methods for amphibians*. Smithsonian Institution, Washington, D.C. 364 p.
- Hirai, T. 2002. Ontogenetic change in the diet of the pond frog, *Rana nigromaculata*. *Ecological Research* 17:639-634.
- Hirai, T. y M. Matsui. 1999. Feeding habits of the pond frog, *Rana nigromaculata*, inhabiting rice fields in Kyoto, Japan. *Copeia* 4:940-947.
- Hirai, T. y M. Matsui. 2002. Feeding relationships between *Hyla japonica* and *Rana nigromaculata* in rice fields of Japan. *Journal of Herpetology* 36:662-667.
- Hurtubia, J. 1973. Trophic diversity measurement in sympatric predatory species. *Ecology* 54:991-999.
- Lajmanovich, R. C. 1996. Dinámica trófica de juveniles de

- Leptodactylus ocellatus* (Amphibia: Anura), en una isla del Paraná, Argentina. Cuadernos de Herpetología 10:11-23.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments. Princeton University Press, New Jersey 122 p.
- Levings, S. C. 1983. Seasonal, annual and among site variation in the floor ant community of a tropical deciduous forest: some causes of patchy species distributions. Ecological Monographs 53:435-455.
- López, J. A., M. M. Arias, P. Peltzer y R. C. Lajmanovich. 2005a. Dieta y variación morfométrica de *Leptodactylus ocellatus* (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en tres localidades del centro este de Argentina. Boletín de la Asociación Herpetológica Española 16:32-38.
- López, J. A., P. M. Peltzer y R. C. Lajmanovich. 2005b. Dieta y solapamiento del subnicho trófico de nueve especies de leptodactílidos en el Parque General San Martín (Argentina). Boletín de la Asociación Herpetológica Española 19:19-31.
- López, J. A., R. Ghirardi, P. A. Scarabotti y M. C. Medrano. 2007. Feeding ecology of *Elachistocleis bicolor* in a riparian locality of the middle Paraná River. Herpetological Journal 17:48-53.
- López, J. A., P. A. Scarabotti, M. C. Medrano y R. Ghirardi. 2009. Is red spotted green frog (*Hypsiboas punctatus*, Anura: Hylidae) selecting its preys? The importance of prey availability. International Journal of Tropical Biology 57:847-857.
- López, J. A., P. A. Scarabotti y R. Ghirardi. 2011. Seasonal patterns of abundance and recruitment in an amphibian assemblage from the Middle Paraná River floodplain. Interciencia 36:538-544.
- Neiff, J. J. 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 26:167-180.
- Peltzer, P. M. y R. C. Lajmanovich. 2001. Habitat fragmentation and amphibian species richness in riparian areas of the Paraná River, Argentina. Froglog 46:5.
- Peltzer, P. M., A. M. Attademo, R. C. Lajmanovich, C. M. Junges, A. H. Beltzer y L. C. Sánchez. 2010. Trophic dynamics of three sympatric anuran species in a soybean agroecosystem from Santa Fe Province, Argentina. Herpetological Journal 20:261-269.
- Pianka, E. R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. Proceedings of the National Academy of Sciences 71:2141-2145.
- Pielou, E. C. 1969. An introduction to mathematical ecology. Wiley, Hoboken, New Jersey 286 p.
- Pyke, G. H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. Annual Review of Ecology and Systematics 15:523-575.
- Quiroga, L. B., E. A. Sanabria y J. C. Acosta. 2009. Size- and sex-dependent variation in diet of *Rhinella arenarum* (Anura: Bufonidae) in a wetland of San Juan, Argentina. Journal of Herpetology 43:311-317.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. Science 189:27-39.
- Wells, K. D. 2007. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press, Chicago. 1148 p.
- Williams, Y., S. E. Williams, R. A. Alford, M. Waycott y C. N. Johnson. 2006. Niche breath and geographical range: ecological compensation for geographical rarity in rainforest frogs. Biological letters 2:532-535.



Perturbación post-huracán Dean en el hábitat y la abundancia relativa de vertebrados mayores de la Selva Maya, Quintana Roo, México

Post-hurricane Dean impact on habitat and its influence on the relative abundance of large vertebrates in the Selva Maya, Quintana Roo, Mexico

Pablo Jesús Ramírez-Barajas¹✉, Gerald A. Islebe² y Nuria Torrescano-Valle²

¹Red Biología y conservación de vertebrados, Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

²El Colegio de la Frontera Sur. Avenida Centenario Km. 5.5, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México.

✉ pab_rb@yahoo.com.mx

Resumen. Se evaluó la intensidad de daño en el hábitat después del huracán Dean y su influencia en la abundancia de fauna, en la selva del centro sur del estado de Quintana Roo, México. Se situaron 20 sitios de muestreo ordenados de mayor a menor afectación. En cada sitio se realizó un muestreo de vegetación para determinar las características del hábitat y el impacto de huracán. Para la fauna, cada sitio fue muestreado para obtener índices de abundancia relativa de rastros (rastros/km). Se realizaron entrevistas con informantes clave para determinar las especies arbóreas consumidas por la fauna. El porcentaje de daño disminuyó gradualmente hasta menos de 4% a una distancia de 120 km perpendiculares al huracán. El hábitat fue relativamente homogéneo y no se encontraron diferencias entre los parámetros y atributos medidos en la vegetación, la única variable que resultó diferente fue el porcentaje de daño en los árboles. El 65% de las especies arbóreas, fueron registradas como alimento para frugívoros, herbívoros y omnívoros. En sitios de alto impacto, la abundancia de herbívoros fue menor mientras que la abundancia de omnívoros fue mayor. El daño en los árboles fue la única variable que se correlacionó negativamente con la abundancia de los herbívoros, lo cual no fue evidente con los omnívoros.

Palabras clave: disturbio natural, grupos funcionales, herbívoros, omnívoros, selva mediana subperennifolia, sureste de México.

Abstract. We assessed the damage on the habitat after Hurricane Dean and its influence on the abundance of wildlife. We used 20 sampling sites along an area of high to low impact. At each site, vegetation sampling was conducted to determine the characteristics of habitat and the impact of hurricane Dean. For fauna, each site was sampled to obtain indices of relative tracks abundance (tracks/km). Interviews were conducted with key informants to determine which tree species were consumed by the local fauna. Damage gradually declined to less than 4% at a distance of 120 km perpendicular to the hurricane. The habitat was relatively homogeneous and no differences were found between the parameters and attributes measured in the vegetation, the only variable that differed was the percentage of trees damage. Of tree species, 65% were reported as food for frugivorous, herbivorous and omnivorous species. At high-impact sites the abundance of herbivores was lower while abundance of omnivores was higher. Damage to trees species was the only variable that negatively correlated with the abundance of herbivorous species, which was not evident with omnivorous species.

Key words: functional groups, herbivorous, omnivorous, natural disturbance, tropical medium-statured forest, Southeast Mexico.

Introducción

La pérdida, fragmentación y degradación de hábitat son los 3 principales procesos que contribuyen a los cambios en el paisaje y suelen ser las mayores amenazas para la biodiversidad (Fischer y Lindenmayer, 2007). Aunque los 3 procesos pueden presentarse simultáneamente, la degradación puede suceder independientemente dentro de un paisaje continuo (Fischer y Lindenmayer, 2007; Mortelliti

et al., 2010). El proceso de degradación implica el deterioro gradual de la calidad de hábitat (Mortelliti et al., 2010) y en el caso de disturbios naturales como los huracanes, el hábitat experimenta una degradación temporal y espacial. Se entiende por disturbio cualquier evento repentino en el tiempo que altera la estructura de los ecosistemas, comunidades y poblaciones, y que cambia la disponibilidad de los recursos, sustrato o medio físico, mientras que una perturbación es el cambio de un estado, conducta o trayectoria de un sistema ecológico (Pickett y White, 1985). En este sentido, un disturbio es el evento o agente de cambio (e.g.,

Recibido: 11 octubre 2011; aceptado: 21 mayo 2012

huracanes, incendios) y una perturbación es la condición dejada por este evento.

Los huracanes se consideran los eventos de perturbación natural más comunes para los ecosistemas del Caribe (Tanner et al., 1991); por lo cual, forman parte de la dinámica natural del clima y contribuyen a la reorganización de la estructura de la comunidad, así como a los procesos ecosistémicos. Estos fenómenos permiten comprender diversos procesos ecológicos, ya que representan verdaderos laboratorios naturales donde excepcionalmente se pueden observar y medir las reacciones y procesos de los ecosistemas con un punto de partida bien definido en espacio y tiempo. A pesar de esto, es relativamente reciente la documentación sobre los efectos en los ecosistemas, poblaciones y especies (Zimmerman et al., 1996).

En un hábitat degradado, una especie puede declinar, permanecer con baja abundancia o ser incapaz de reproducirse (Felton et al., 2003; Hazell et al., 2004). Por lo cual, el monitoreo de especies de vertebrados mediante su presencia-ausencia o abundancia y densidad aporta información relevante sobre el estado de conservación de las poblaciones y su hábitat (Chiarello, 2000). Sin embargo, a pesar de que la abundancia de fauna puede ser un indicador de la calidad de hábitat, también puede ser respuesta a diversos factores tanto climáticos, estacionales y espaciales, así como a interacciones sociales, capacidad reproductiva y características ecológicas de las especies (van Horne, 1983; Kreuzer y Huntly, 2003). Por lo tanto, es necesario complementar las evaluaciones de fauna con evaluaciones del hábitat y las condiciones paisajísticas del área para tener una interpretación más completa del complejo ecosistema-especies.

Cabe destacar que el efecto de perturbaciones naturales en el hábitat y las consecuencias en la fauna, en general, ha sido escasamente abordado, a pesar de la íntima relación del hábitat como herramienta potencial de interpretación de las abundancias (Worman y Chapman, 2006). Mientras que una gran proporción de los vertebrados tropicales son frugívoros, de manera recíproca, gran variedad de especies arbóreas producen frutos y atraen a estos frugívoros como una estrategia para la dispersión de semillas (Fleming et al., 1987; Chapman et al., 1994; Milton, 2008). Por lo tanto, el hábitat puede ser evaluado en función de la disponibilidad de alimento para la fauna y de las condiciones de conservación de la vegetación predominante en el área de estudio. La composición numérica de este amplio gremio de consumidores primarios pone en relieve la importancia de investigar su ecología y la evaluación del hábitat. De esta forma, el efecto de perturbaciones naturales en los ecosistemas representa una oportunidad para medir los diferentes patrones de respuesta tanto del hábitat como de la fauna residente.

El presente trabajo evaluó la calidad de hábitat en función de los atributos ecológicos de la vegetación y el disturbio del huracán Dean, de acuerdo con la intensidad del daño, así como la influencia de estas variables de hábitat en la abundancia de 9 especies de vertebrados de talla mediana y grande. Se espera que a mayor daño en la vegetación se tenga una menor calidad de hábitat, así como un efecto negativo en la abundancia relativa de vertebrados de acuerdo con sus requerimientos ecológicos.

Materiales y métodos

Área de estudio. El área de estudio se localiza en las zonas de influencia oeste de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an y en los ejidos forestales del centro-sur del estado de Quintana Roo entre las coordenadas 19°07'55" N, 88°01'03" O y 19°13'23" N, 88°24'18" O. El clima es templado subhúmedo, con temperatura media anual de 26° C y precipitación promedio de 1 200 mm anuales, con lluvias máximas entre junio y septiembre (Orellana et al., 2009). A esta región se le han asignado altos valores de integridad ecológica funcional y alta importancia en su función en el Corredor Biológico Mesoamericano que enlaza las reservas de la biosfera Sian Ka'an y Calakmul (Arriaga et al., 2000; Fig. 1).

El huracán Dean recorrió de este a oeste la península de Yucatán. Arribó cerca del poblado de Mahahual con la máxima categoría (escala 5 Saffir-Simpson) el 21 de agosto de 2007, con vientos de hasta 280 km/h y una precipitación de 81 mm (CONAGUA, 2007). Al momento del impacto, este fenómeno estuvo acompañado de precipitación particularmente baja, en comparación con el huracán Gilberto (1988) que presentó una precipitación de 350 mm (CONAGUA, 2007; NOAA, 2011), por lo que su capacidad de afectación radicó principalmente en la fuerza de sus vientos.

Se situaron 20 sitios de muestreo en toda el área de estudio, el arreglo espacial de los sitios se realizó considerando la afectación a partir de 35 km hasta 120 km perpendicularmente a la ruta del ojo del huracán (Figs. 1, 2), de tal forma que correspondieran con un mayor a menor grado de afectación del hábitat. Cada sitio consistió de 3 transectos de 3 km de longitud (9 km por sitio). La disposición espacial de los mismos dentro de cada sitio permitió que cada transecto fuera independiente de los otros. En cada sitio, la separación entre transectos fue al menos de 700 m, mientras que los sitios estuvieron separados más de 2 km, bajo un esquema que permitiera independencia espacial entre sitios (Fig. 1).

Muestreo de fauna. Las especies focales para el registro de rastros en este estudio fueron 9 vertebrados de talla mediana (2.5-10 kg) y grande (>10 kg). Una alternativa

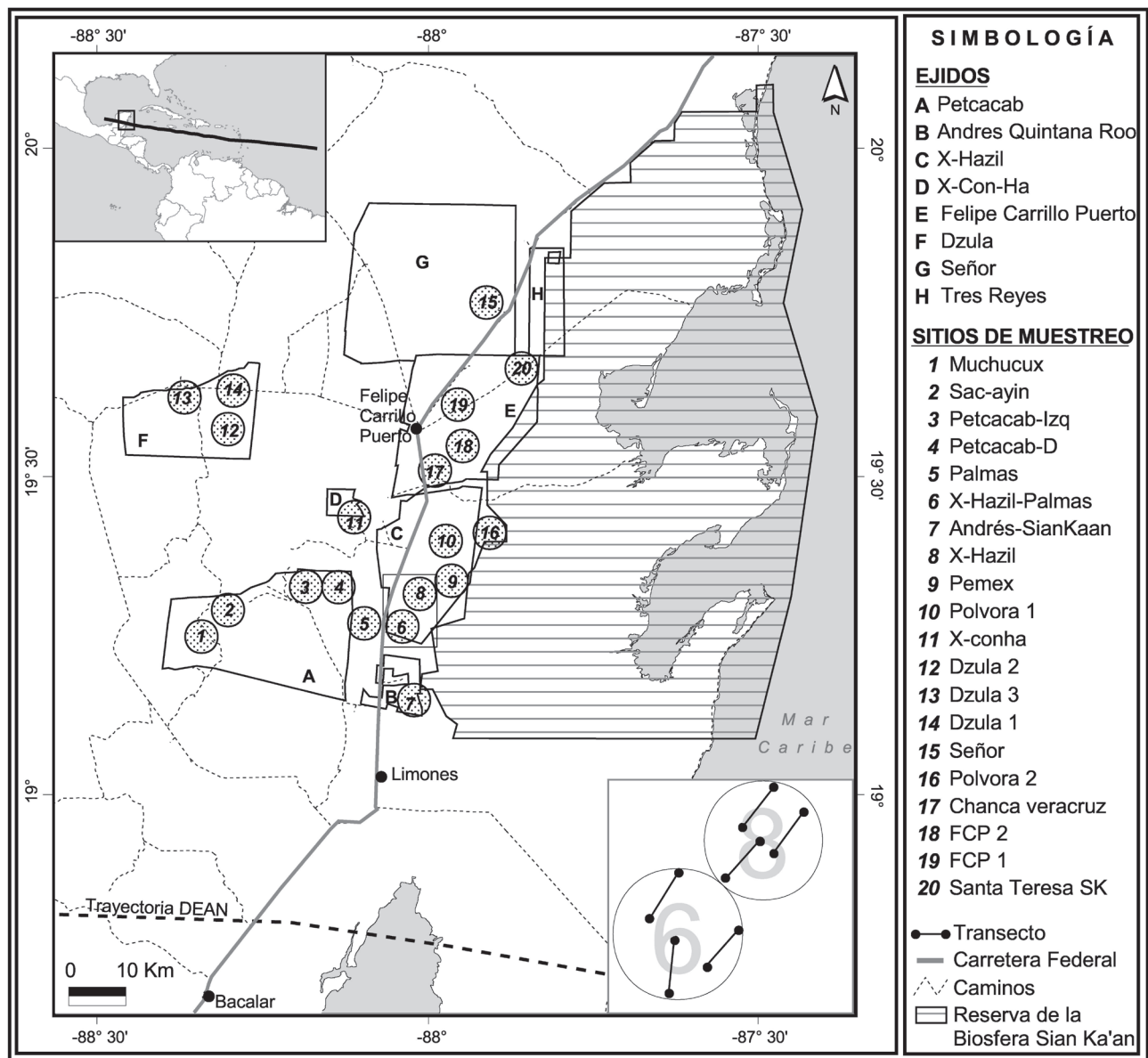


Figura 1. Arreglo espacial de los sitios de muestreo tanto de vegetación como de fauna. El recuadro inferior derecho muestra la disposición de los transectos.

en el caso de baja detectabilidad de fauna en las regiones tropicales es el muestreo de rastros como un método no invasivo (Carrillo et al., 2000; Silveira et al., 2003). Para analizar cuáles características hacen a las poblaciones de estos vertebrados más o menos sensibles al daño por el huracán y a los parámetros y atributos del hábitat, se asignaron grupos funcionales basados en la literatura sobre su dieta (desde los frugívoros estrictos hasta el más omnívoro), de acuerdo con Ramírez-Barajas et al. (2012). Estos grupos incluyen a frugívoros como el cereque (*Dasyprocta punctata*) y tepezcuintle (*Cuniculus paca*); a frugívoro-

ramoneadores como el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*) y el temazate (*Mazama americana*/*Mazama pandora*); a los frugívoro-omnívoros como el hocofaisán (*Crax rubra*) y pavo ocelado (*Meleagris ocellata*); a los omnívoro-frugívoros como el coati (*Nasua narica*) y pecarí de collar (*Pecari tajacu*); y al omnívoro menos dependiente de las plantas como alimento, el armadillo (*Dasypus novemcinctus*). Debido a que estas especies son principalmente de hábitos terrestres, es posible encontrar indicios de sus actividades (e.g., desplazamientos, refugios), los cuales permiten un registro sistemático a través

de huellas y señales de actividad sobre el sustrato. La identificación de huellas y rastros se realizó con la ayuda de expertos de campo y guías ilustradas de campo (Aranda, 2000; Murie y Elbroch, 2005; Urquiza-Haas et al., 2011).

La abundancia relativa por especie y por grupo funcional se obtuvo con el índice de abundancia relativa de rastros (IAR), el cual deriva del número de rastros de cada especie por kilómetro caminado (# rastros/km). Este índice permite realizar comparaciones de abundancias relativas bajo las diferentes circunstancias espaciales y para diferentes grupos de fauna, desde ungulados, roedores mayores y otras especies de vertebrados capaces de dejar huella (Carrillo et al., 2000; Wilson y Delahay, 2001; Krebs, 2006).

El muestreo de rastros es ampliamente utilizado por su fácil ejecución y versatilidad, su bajo costo económico y no requiere la detección de individuos en el momento preciso del muestreo (Wilson y Delahay, 2001; Lyra-Jorge et al., 2008; Roberts, 2011). Aunque este método puede emplearse para el registro de presencia-ausencia de especies (detección- no detección) en condiciones restringidas de presupuesto y tiempo, en el presente estudio se usó para determinar la abundancia relativa de rastros (expresado como un índice de abundancia relativa) por grupos funcionales de las especies focales.

El muestreo de rastros se inició en abril de 2008 (8 meses después del paso del huracán Dean) y finalizó en marzo de 2010 (31 meses después del huracán). Para incluir la variación anual, los muestreos tuvieron lugar durante la estación seca y lluviosa de cada año. El muestreo de rastros se realizó mediante caminatas diurnas (0600-1000 h) a una velocidad promedio de 1 km/h (Burnham et al., 1980). Los transectos se marcaron cada 50-100 m para controlar la velocidad y obtener posiciones precisas de los rastros. Los datos de rastros fueron recolectados a lo largo de los transectos lineales. Todos los transectos se localizaron en selva mediana subperennifolia, debido a que es la vegetación predominante y presenta las mejores condiciones de sustrato (suelo y hojarasca) para la identificación de rastros, lo cual permite la observación de actividad de la fauna en cualquier periodo del año (Ramírez-Barajas et al., 2012). Durante el periodo post-huracán, cada sitio fue muestreado 7 veces, lo cual hizo un total de 1 260 km en toda el área de estudio.

Muestreo de vegetación. El periodo de muestreo de vegetación se realizó entre 15 y 21 meses post-huracán, desde noviembre de 2008 hasta mayo de 2009 (la estación seca del año). Con el fin de caracterizar las condiciones de la vegetación en el área de estudio, se utilizó el protocolo de muestreo de vegetación de Gentry (1982). Se eligió al azar un transecto en cada uno de los 20 sitios de muestreo. A lo largo de cada transecto se establecieron 10 parcelas de

50 × 2 m, separadas cada 50 m y alternadas a cada lado del transecto, lo cual cubre un total 1 000 m² por sitio (20 000 m² en toda el área de estudio). Se realizaron algunas modificaciones al método para la evaluación de los parámetros y atributos del hábitat, cuantificación de árboles de importancia alimenticia para la fauna y evaluación de daños provocados por el huracán (Sánchez e Islebe, 1999; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2007).

Se registraron todos los árboles con diámetro mayor de 5 cm a la altura del pecho (DAP, 1.3 m), medida de uso generalizado, de alta correlación con la disponibilidad y abundancia de frutos y estado de madurez de los árboles (Chapman et al., 1992). Además, se anotó el nombre común, la especie, diámetro de copa (cobertura), altura, fenofases (floración-fructificación) y tipo de daño. Se obtuvo el área basal (mediante DAP y altura), la cobertura (con el diámetro de la copa), la densidad total (individuos/ha) y la riqueza de especies para cada sitio en toda el área de estudio. Estos atributos fueron seleccionados para tener una valoración de las características del hábitat (Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2007). Se obtuvo también el índice de valor de importancia de cada especie arbórea (IVI), el cual es un buen descriptor ecológico de las especies. Este índice es adimensional y se estima con la suma de la densidad relativa (árboles/m²), frecuencia (número de veces donde aparece la especie en cada sitio o parcela) y dominancia (área basal total de cada especie; Kent y Coker, 1994).

La cuantificación y descripción de los daños provocados por el huracán Dean en los árboles se realizó, de acuerdo con Sánchez e Islebe (1999) e Islebe et al. (2009). Los daños se clasificaron como ruptura de troncos (rotos a la mitad del tronco y rotos en la base del tronco), derribados, descopados (pérdida de ramas primarias y secundarias), inclinados (con y sin raíz expuesta), doblados y secos. El nivel de daño en cada sitio se designó como alto, medio o bajo; sin embargo, para toda el área y en concordancia con los demás análisis se usaron sólo las categorías de alto y bajo impacto. Adicionalmente, se anotó la producción de flores, frutos, hojas y semillas en el momento del muestreo, tomándose como referencia los sitios de bajo daño.

Relación hábitat-fauna. Con el listado de plantas obtenidas en el muestreo de vegetación se realizó una búsqueda en la literatura de las plantas que consumen los principales vertebrados neotropicales. Con el fin de asignar a las especies su importancia como fuente de alimento para los vertebrados del presente estudio, se realizaron 15 entrevistas informales y a profundidad a cazadores y conocedores de la fauna local del área de estudio. En las entrevistas se preguntó si la planta era consumida por la fauna, qué animales la consumen y qué parte de la planta aprovechan.

Con estos datos se elaboró una lista de especies de importancia alimenticia y se determinó la calidad de hábitat en función del alimento potencial.

Análisis estadísticos. Se agruparon los sitios por intensidad de daño, para lo cual se separaron en alto y bajo impacto. Para verificar el ajuste normal de los datos se usó la prueba de Kolmogorov con el *p*-valor de Lilliefors corregido (Zar, 1996). Puesto que no se encontró distribución normal de los datos y homogeneidad de varianzas, aun con transformaciones, se procedió con análisis no paramétricos. Con los parámetros estructurales de la vegetación, los atributos del hábitat y las abundancias de fauna, se realizaron comparaciones en cada intensidad de daño utilizando pruebas de Mann-Whitney (Zar, 1996), para definir si existen diferencias en el hábitat que expliquen o ayuden a interpretar la calidad de hábitat y las abundancias de fauna.

Se calculó el índice de diversidad de Shannon (H') para determinar la diversidad basada en la proporción de abundancia de las especies vegetales y con la prueba *t* de Hutcheson se comprobó la hipótesis de similitud o diferencia de la diversidad-abundancia en la condición de alto y bajo impacto (Magurran, 1988). Además, se estimó el índice de Simpson (D) y se realizaron comparaciones para determinar diferencias en la dominancia de las especies en condiciones de alto y bajo impacto (prueba *U* de Mann-Whitney; Magurran, 1988; Zar, 1996). Para diferenciar la composición de especies en los sitios de alto y bajo impacto, se determinaron los índices de Sorensen (I_s), basado en datos cualitativos (presencia-ausencia) y el de Morisita-Horn (I_{MH}), basado en datos cuantitativos de las especies (Magurran, 1988). Con éstos se comprobó la hipótesis de homogeneidad del hábitat en términos de la abundancia y composición de especies de árboles del área de estudio.

Se realizaron regresiones lineales entre la abundancia relativa de rastros de fauna y las posibles variables explicativas (e.g., porcentaje de daño en la vegetación, IVI), lo cual se usa regularmente para evaluar el grado de asociación debido a la influencia potencial del hábitat en la abundancia de fauna (Galetti et al., 2001; Arroyo-Rodríguez y Mandujano, 2006; Arroyo-Rodríguez et al., 2007). De igual manera se examinó la misma relación de las abundancias de fauna con el IVI, área basal y cobertura de las especies arbóreas registradas como fuente de alimento.

Resultados

Evaluación del hábitat. De acuerdo con el muestreo de vegetación, se registraron 3 253 árboles y se identificaron 100 especies leñosas pertenecientes a 43 familias en un área de 20 000 m² (Apéndice). Las familias con la mayor densidad de individuos y que concentran casi el 50% de

las especies presentes fueron Euphorbiaceae (17.3%), Sapotaceae (15.2%), y Fabaceae (13.2%). En términos de diversidad arbórea no se encontró diferencia significativa entre los sitios de alto ($H' = 2.86 \pm 0.36$) y bajo impacto ($H' = 2.68 \pm 0.27$; $t = 0.21$; $g.l. = 1541.5$; $p > 0.05$). De la misma forma, en términos de dominancia de las especies medido con el índice de Simpson, no se observaron diferencias ($p > 0.05$) en los sitios de alto impacto (14.28 ± 6.9) con respecto a los de bajo impacto (12.98 ± 7.7 ; Cuadro 1). Asimismo, se encontró gran similitud en las condiciones de alto y bajo impacto tanto en la presencia-ausencia de especies ($I_s = 84\%$) como en la abundancia de especies ($I_{MH} = 83\%$). En cuanto a los parámetros del hábitat (cobertura, área basal, volumen y densidad total) no se encontraron diferencias de acuerdo con la intensidad de daño del huracán; tampoco se observó diferencia en estos parámetros con las especies de uso alimenticio (Cuadro 1).

Evaluación del daño. El daño en la vegetación fue la única variable que presentó diferencias en el hábitat cuando se evaluó la intensidad de impacto. La zona de alto impacto presentó mayor porcentaje de árboles dañados que la de bajo impacto ($U = 154$; $p = 0.0002$; Cuadro 1). El mayor daño en la vegetación se observó entre 35 y 60 km de distancia perpendicular al ojo del huracán y los efectos disminuyeron gradualmente hasta 120 km de distancia (de 1 a 15% de individuos arbóreos dañados; Fig. 2). Entre las categorías de daño se encontraron árboles con ruptura a nivel del tronco (40%), descopados (32%), inclinados (11%), doblados (7%), secos (6%) y derribados (3%).

De un total de 1 560 árboles medidos en el área de alto impacto, el 98% de los individuos presentaba hojas nuevas; sin embargo, solamente el 3% de los árboles se encontró con flor, fruto y semilla. En el área de bajo impacto, el 83% de los árboles ($n = 1\ 392$) presentaba hojas y sólo se encontró el 3% de individuos con fruto y el 1% con flor.

Especies de importancia alimenticia. Del total de especies arbóreas registradas en el área de estudio, alrededor del 65% fueron reconocidas, por informantes clave, con alguna importancia como alimento para herbívoros (frugívoros, ramoneadores y folívoros) y para varios omnívoros que incluyen en su dieta plantas o partes de ellas (hojas, flores o frutos). Asimismo, en toda el área de muestreo, el porcentaje promedio de especies de árboles que la fauna consume como alimento fue del 77% de los individuos presentes. En su conjunto, estas mismas especies reúnen el 74% del valor de importancia de los árboles presentes, el 70% de la densidad y el 76% de la cobertura, área basal y volumen total. Cuando se realizaron las comparaciones de estos porcentajes entre los sitios de alto y bajo impacto por el huracán no se encontraron diferencias significativas (Cuadro 1).

Las especies arbóreas con uso alimenticio para la fauna que presentaron el mayor valor de importancia (IVI, entre

Cuadro 1. Valores promedio de los atributos y parámetros del hábitat (\pm DS) del área de estudio (n= 20 parcelas) de acuerdo con la intensidad de daño

| | <i>Alto impacto</i> | <i>Bajo impacto</i> | <i>p</i> |
|-----------------------------------|---------------------|---------------------|---------------|
| <i>Atributos del hábitat</i> | | | |
| Riqueza (número de sp.) | 28.8 (4.92) | 27.1 (2.42) | 0.22 |
| H' | 2.86 (0.36) | 2.68 (0.27) | 0.36* |
| E | 0.85 (0.08) | 0.81 (0.07) | 0.28 |
| D | 14.28 (6.98) | 12.98 (7.74) | 0.65 |
| <i>Parámetros del hábitat</i> | | | |
| Cobertura (m2) | 2023.97 (306.89) | 1959.66 (196.93) | 0.7 |
| Área basal (m2) | 321.37 (69.98) | 305.3 (55.76) | 0.87 |
| Volumen (m2) | 221.6 (39.22) | 199.64 (21.06) | 0.15 |
| Densidad (ind/ha) | 167.3 (41.97) | 157.9 (23.88) | 0.76 |
| % Árboles dañados | 37.32 (14.29) | 5.54 (6.07) | 0.0002 |
| <i>Especies arbóreas/alimento</i> | | | |
| % IVI | 78.63 (6.18) | 72.46 (10.08) | 0.08 |
| % Cobertura | 79.01 (7.62) | 73.77 (11.14) | 0.25 |
| % Área basal | 76.18 (9.45) | 75.35 (14.21) | 0.82 |
| % Densidad | 80.27 (5.88) | 73.96 (9.74) | 0.11 |

H', índice de diversidad de Shannon; E, equitabilidad; D, diversidad de Simpson. Significancia $p < 0.05$ (prueba t de Hutcheson* y U de Mann-Whitney).

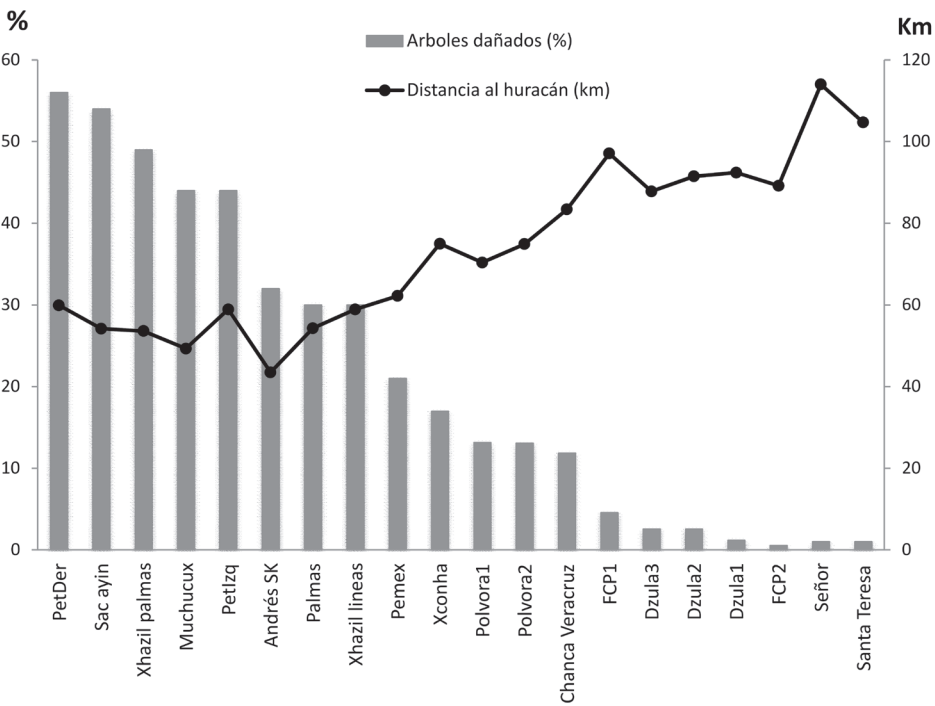


Figura 2. Sitios de muestreo con su respectivo porcentaje de daño y distancia al ojo del huracán en kilómetros.

Cuadro 2. Abundancia relativa promedio de fauna (\pm DS) en los sitios con alto y bajo impacto del huracán (# rastros/km)

| Grupo funcional* | Alto | Bajo | U | p |
|------------------------|-------------|-------------|-------|---------|
| Herbívoros (Total) | 0.72 (0.46) | 1.06 (0.5) | -6.4 | <0.0001 |
| Frugívoros | 0.26 (0.26) | 0.45 (0.34) | -6.08 | <0.0001 |
| Frugívoro-ramoneadores | 0.45 (0.34) | 0.58 (0.36) | -3.97 | 0.0001 |
| Frugívoro-omnívoros | 0.22 (0.23) | 0.24 (0.24) | -0.5 | 0.6161 |
| Omnívoro-frugívoros | 0.58 (0.29) | 0.46 (0.26) | 4.3 | <0.0001 |
| Omnívoro | 1.26 (0.58) | 1.09 (0.49) | 3.12 | 0.0018 |

* En función de la dieta. U, prueba de Mann-Whitney. Significancia $p < 0.05$.

Cuadro 3. Relación lineal entre el porcentaje de daño en el hábitat y la abundancia relativa de rastros (rastros/km) por grupos de fauna. R^2 = variabilidad explicada por el modelo en %; r = correlación de Pearson que indica la dirección y fuerza de la relación entre la variable dependiente y la explicativa. $p < 0.05$

| Variable dependiente vs. Daño | F | p | R^2 (%) | r | p |
|-------------------------------|--------|---------------|-------------|--------------|------------------|
| Herbívoros (Total) | 24.7 | 0.0001 | 57.9 | -0.76 | < 0.05 |
| Frugívoros | 6.7 | 0.0186 | 27.1 | -0.52 | < 0.05 |
| Frugívoro-ramoneadores | 8.5 | 0.0091 | 32.2 | -0.57 | < 0.05 |
| Frugívoro-omnívoros | 0.65 | 0.43 | 3.5 | -0.19 | 0.43 |
| Omnívoro- frugívoros | 1.2678 | 0.27 | 6.6 | 0.25 | 0.27 |
| Omnívoro | 1.3951 | 0.2529 | 7.19 | 0.2682 | 0.2529 |

paréntesis) fueron: yaiti *Gymnanthes lucida* (26.46), chackya *Pouteria reticulata* (17.91), chicozapote *Manilkara zapota* (15.16), chaca roja *Bursera simaruba* (13.48), boob *Coccoloba spicata* (8.71), tadzi *Neea choriophylla* (8.19), guayabillo *Eugenia laevis* (7.95), tzilil *Diospyros cuneata* (7.45) ramón *Brosimum alicastrum* (6.62), yaaxnik *Vitex gaumeri* (6.09), chechem *Metopium brownei* (5.55), eku-lub *Drypetes lateriflora* (5.54), sac chaca *Dendropanax arboreus* (5.25), tastab *Guettarda combsii* (4.94), amapola *Pseudobombax ellipticum* (4.86) y chichboob *Coccoloba cozumelensis* (4.53), entre otras (Apéndice).

Abundancia de fauna por grupos funcionales. En general, los herbívoros (e.g., frugívoros y frugívoro-ramoneadores) presentaron significativamente menores abundancias relativas promedio en los sitios con alto impacto del huracán ($U = -6.4$; $p < 0.05$); por el contrario, las especies frugívoro-omnívoros no presentaron cambio de abundancia, y los omnívoro-frugívoros y el más omnívoro presentaron significativamente mayores abundancias en los sitios con alto impacto ($U = 4.3$; $p < 0.05$ y $U = 3.12$; $p < 0.05$, respectivamente; Cuadro 2).

Relación hábitat-abundancias de fauna. En general, el daño en la vegetación presentó un efecto negativo en la abundancia relativa de herbívoros ($F = 24.72$; $r = -0.76$; $p < 0.0001$). Dentro de este grupo, tanto los frugívoros (i.e., cereque, tepezcuintle; $F = 6.7$; $r = -0.52$; $p < 0.01$) como los frugívoro-ramoneadores (i.e., venado cola blanca y

temazate; $F = 8.5$; $r = -0.57$; $p < 0.009$) mostraron significativamente menores abundancias relativas en relación con el daño en la vegetación. Por su parte, el grupo de especies que posee algún grado de omnivoría en su dieta (i.e., hoco-faisán, pavo ocelado, coatí, pecarí de collar y armadillo) no presentó una respuesta significativa en relación con el daño a los árboles del área de estudio (Cuadro 3).

Discusión

Evaluación del hábitat. En términos generales, a un año de evaluación del huracán, se encontró homogeneidad en la riqueza, equitabilidad y proporción de abundancia de las especies arbóreas en la condición de alto y bajo impacto, aspecto importante para la evaluación de la abundancia relativa de fauna en un hábitat considerablemente continuo, donde la principal variación en el hábitat estuvo determinada por los daños cualitativos en la vegetación arbórea. Sin embargo, esto no implica que no existan cambios en árboles de diámetros menores o en otras formas de vida (herbáceas y arbustos), lo cual no fue evaluado en el presente estudio.

El área basal, cobertura, volumen y densidad de especies no mostraron diferencias en la condición de alto y bajo impacto. Sánchez e Islebe (1999) registraron disminución en la densidad, área basal, cobertura y diversidad de árboles después del huracán Gilberto (1988); la diferencia radicó

en que estos autores contaban con evaluaciones previas al disturbio y lograron evaluar el cambio inmediatamente después del huracán en sus parcelas de estudio. Lo anterior evidencia la importancia de contar con una referencia del sitio antes de la perturbación y con registros en los primeros meses post-disturbio. No obstante, a pesar de que no se detectaron los efectos negativos en la estructura de la vegetación de manera cuantitativa, se identificó el proceso de recuperación estructural a un año del paso del huracán; lo cual muestra que el crecimiento de ramas, rebrotes y producción de hojas corresponde con una alta resiliencia del sistema ante perturbaciones naturales. Calderón-Aguilera et al. (2011) citaron una severidad mediana y una tasa de recuperación rápida de la selva ante los huracanes, en comparación con los incendios naturales con severidad mayor y lenta recuperación. Por ejemplo, Islebe et al. (2009) registraron defoliación total en parcelas de selva mediana subperennifolia después del huracán Dean y un mes más tarde, la recuperación del 80% del follaje. De hecho, tanto los atributos como los parámetros estructurales del hábitat, fueron ligeramente mayores en el área de alto impacto, debido al proceso de recuperación del hábitat.

Evaluación del daño. La evaluación del daño en el hábitat se realizó a partir de 40 km perpendiculares a la ruta del ojo del huracán, donde la afectación máxima mostró daños en el 56% de los árboles medidos. En una evaluación rápida, Matyas et al. (2007) encontraron que los mayores daños en la vegetación ocurrieron en una franja de aproximadamente 50 km (25 km a cada lado de la ruta del ojo del huracán Dean), con 40 a 70% de daño en los árboles, lo cual coincide con los daños encontrados por Islebe et al. (2009) y en el presente estudio. Desde el presente enfoque de estudio, el efecto del huracán en el hábitat, en términos cualitativos, fue más evidente en los daños a los árboles. Entre las categorías de daño, las que representan mayores efectos sobre la productividad de los árboles, son la condición de ruptura de troncos y la pérdida excesiva de ramas, principalmente por el elevado porcentaje de individuos y por la dificultad que representa la recuperación de ramas nuevas, así como la sincronización fenológica de hojas, flores y frutos.

El periodo de muestreo en la vegetación corresponde con la fase caducifolia de la selva mediana subperennifolia y teóricamente con la mayor producción de flores y parte de la producción de frutos (Miranda, 1958; Porter-Bolland et al., 2009; Niembro et al., 2010); no obstante, no se encontró este patrón caducifolio ni fenológico, lo cual expresa la resiliencia de la vegetación ante el estrés producido por el disturbio. La escasa producción de flores y frutos observada durante el periodo de estudio (2 años y medio después del huracán) muestra que el efecto de estrés post-huracán en la fenología puede cubrir una escala temporal y espacial mayor a la estudiada.

La elevada producción de hojas de manera anómala en el periodo caducifolio de la selva en toda el área de estudio, pero en particular en la zona de mayor daño, puede ser una respuesta para compensar las condiciones de estrés provocadas por el daño estructural. Por otra parte, la mayor cantidad de árboles sin hojas en los sitios con bajo impacto muestra un patrón fenológico más común, de acuerdo con el aspecto caducifolio de la vegetación (Miranda, 1958). Es posible que persista un efecto negativo de mayor escala no detectado en la fenología de las especies, a pesar de ser evidente la disminución del daño físico en los árboles de esta área. Para el caso de una selva tropical seca, Imbert y Portecop (2008) mencionan que la recuperación después de un huracán puede ocurrir en el transcurso de 2 a 6 años, lo cual incluye producción de hojarasca, crecimiento de ramas, reclutamiento de individuos e inicio de la sincronización fenológica de los árboles. Sin embargo, la recuperación total de las fenofases, así como de la estructura, composición, densidad y área basal de los árboles al estado pre-disturbio, puede tomar un periodo de tiempo de 10 a 30 años (Weaver, 1986; Crow, 1980; Imbert y Portecop, 2008).

Relación entre el daño del hábitat con las abundancias relativas de fauna. Existen predicciones generales que establecen que la omnivoría, comparada con la herbivoría, es una característica que permite a las especies soportar mejor una perturbación (McKinney y Lockwood, 1999; Vázquez y Simberloff, 2002; Tejeda-Cruz y Sutherland, 2004). Aunque el estado de estrés se presenta para todas las especies animales, sólo fue significativa para fauna con algún grado de herbivoría (frugívoros y frugívoros-folívoros). Esta misma respuesta fue confirmada mediante un enfoque pre y post-huracán Dean en un ejido forestal de la zona maya, donde se encontró una fuerte disminución de abundancias de especies frugívoras y ramoneadoras después del disturbio (Ramírez-Barajas et al., 2012). Esto significa que el daño en el hábitat tiene una fuerte repercusión en la disminución significativa de la abundancia de especies cuya dieta se basa en frutos y hojas. Por lo tanto, el daño en el hábitat resultó ser una variable que en buena medida explica el comportamiento de las abundancias relativas de estas especies en el área de estudio. El grado de frugivoría o herbivoría es una característica altamente sensible a la perturbación, debido a la alta probabilidad de escasez de frutos, hojas y flores en un hábitat fragmentado o alterado después de un disturbio (Gray et al., 2007; Kikira et al., 2008; Vetter et al., 2011; Bonnell et al., 2011). Los eventos de disturbio, en particular los huracanes, son identificados porque sus efectos negativos sobre especies frugívoras son mayores que en insectívoras y omnívoras (Lynch, 1991; Waide, 1991; Will, 1991; Wunderle et al., 1992; Pavelka et al., 2003; Tejeda-Cruz y Sutherland, 2004).

La relación del daño en el hábitat no fue tan clara para los frugívoro-omnívoros (pavo ocelado y hocofaisán). Sin embargo, los omnívoros-frugívoros (pecarí de collar, coatí) y el omnívoro (armadillo) presentaron una tendencia a incrementar sus abundancias en las zonas de mayor daño, lo cual puede interpretarse como una mayor resistencia al estrés, al recurrir a otros alimentos diferentes de las plantas. Esta misma respuesta pudo registrarse con datos pre y post-huracán en el ejido Petcacab, donde se observa una ventaja relativa del carácter omnívoro y generalista de estas mismas especies (Ramírez-Barajas et al. 2012). Un mayor grado de omnivoría (en el sentido de una menor dependencia de las plantas), introduce un mecanismo de amortiguamiento potencial, el cual puede disminuir la severidad y duración de los cambios inducidos por la perturbación. Además, es una estrategia de vida oportunista para especies adaptadas a soportar condiciones limitadas de alimento en las selvas (Bodmer, 1989; Fagan, 1997). En efecto, los omnívoros tienden a ser oportunistas e incluyen en sus dietas raíces, insectos y otros invertebrados del suelo que pueden compensar la carencia de frutos, flores y hojas.

El daño en el hábitat fue la variable con mayor influencia en la abundancia relativa de fauna en el área de estudio. Otras variables como la diversidad y los atributos de la vegetación no presentaron una relación significativa con las abundancias de fauna. Esto puede estar relacionado con el efecto del diseño de muestreo en la vegetación, ya que éste cubrió una fase del proceso de recuperación post-huracán de la vegetación y no se obtuvieron datos comparativos como referencia pre-disturbio. Sin embargo, se encontró una respuesta diferencial por grupos funcionales de fauna, donde los herbívoros presentaron un efecto negativo en sus abundancias relativas de rastros en relación con el daño en la vegetación, mientras que la característica omnívora de los grupos permitió soportar el estrés post-huracán e incluso aprovechar las condiciones de la perturbación. Los resultados obtenidos revelan la necesidad de contar con estudios a largo plazo para evaluar tanto el impacto inmediato de los huracanes sobre la fauna silvestre y la vegetación como el proceso de recuperación del hábitat y especies. Comprender la resiliencia de los ecosistemas y especies es sin duda un tema prioritario ante los actuales escenarios de cambio global, para los que se prevén disturbios naturales con mayor frecuencia y de gran magnitud.

Agradecimientos

A la población y autoridades de los ejidos Petcacab, Andrés Quintana Roo, Kopchen, Dzula, X-Hazil, X-Conha, Felipe Carrillo Puerto e X-Maben (Señor), y a las autoridades de la Reserva de la Biosfera Sian Ka'an,

por permitir el trabajo de investigación. A Sophie Calmé, por todo su apoyo en innumerables partes del proyecto; a Héctor Hernández y Salvador Mandujano, por las ideas y recomendaciones; a los revisores anónimos por sus recomendaciones para el mejoramiento del manuscrito. De manera especial, a Alejandro Tuz y a Margarito, quienes apoyaron durante todo el trabajo de campo y monitoreo. A doña Mila, Carmen, Rigoberto Váldez y Ángela Chan, por recibirnos en sus hogares. A Malú, por su gran ayuda en la captura de datos. A Holger Weissenberger, por la elaboración de diversos mapas. A Julio Moure, por su apoyo para el financiamiento PDUD-COMPACT a través de SEYBA. El presente proyecto no hubiera sido posible sin los fondos económicos de SPFEQROO, CONACYT, CONAFOR-PROCYMAF II, GEF COMPACT-Sian Ka'an, ECOSUR y COQCYT, junto con la beca de doctorado para Pablo Jesús Ramírez Barajas, CONACYT-103627.

Literatura citada

- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa. 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1: 1 000 000. rtp_149(1).pdf. CONABIO, México, D. F. <http://www.conabio.gob.mx/conocimiento/regionalizacion/doctos/Tsureste.html>; última consulta: 8.XII.2012.
- Aranda, M. 2000. Huellas y otros rastros de los mamíferos grandes y medianos de México. CONABIO/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 212 p.
- Arroyo-Rodríguez, V. y S. Mandujano. 2006. Forest fragmentation modifies habitat quality for *Alouatta palliata*. *International Journal of Primatology* 27:1079-1096.
- Arroyo-Rodríguez, V., S. Mandujano, J. Benítez-Malvido y C. Cuende-Fanton. 2007. The influence of large tree density on howler monkey (*Alouatta palliata mexicana*) presence in very small rainforest fragments. *Biotropica* 39:760-766.
- Bodmer, R. E. 1989. Ungulate biomass in relation to feeding strategy within Amazonian forests. *Oecologia* 81:547-50.
- Bonnell, T. R., R. Reyna-Hurtado y C. A. Chapman. 2011. Post-logging recovery time is longer than expected in an East African tropical forest. *Forest Ecology and Management* 261:855-864.
- Burnham, K. P., D. R. Anderson y J. L. Laake. 1980. Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildlife Monographs* 72:1-202.
- Calderón-Aguilera, L. E., V. H. Rivera-Monroy, L. Porter-Bolland, A. Martínez-Yrizar, L. B. Ladah, M. Martínez-Ramos, J. Alcocer, A. L. Santiago-Pérez, H. A. Hernández-Arana, V. M. Reyes-Gómez, D. R. Pérez-Salicip, V. Díaz-Núñez, J. Sosa-Ramírez, J. Herrera-Silveira y A. Búrquez. 2011. An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps.

- Biodiversity and Conservation DOI: 10.1007/s10531-011-0218-6.
- Carrillo, E., G. Wong y A. D. Cuarón. 2000. Monitoring mammal populations in Costa Rican protected areas under different hunting restrictions. *Conservation Biology* 14:1580-1591.
- Chapman, C. A., L. J. Chapman, R. Wingham, K. Hunt, D. Gebo y L. Gardner. 1992. Estimators of fruit abundance of tropical trees. *Biotropica* 24:527-531.
- Chapman, C. A., R. Wingham y L. J. Chapman. 1994. Indices of habitat-wide fruit abundance in tropical forest. *Biotropica* 26:160-171.
- Chiarello, A. G. 2000. Density population size of mammals in remnants of Brazilian Atlantic forest. *Conservation Biology* 14:1649-1657.
- CONAGUA. 2007. Reseña del huracán Dean del océano Atlántico. <http://smn.cna.gob.mx/ciclones/tempo2007/atlantico/dean.pdf>; última consulta: 13.III.2012
- Crow, T. R. 1980. A rainforest chronicle: a 30-year record of change in structure and composition at El Verde, Puerto Rico. *Biotropica* 12:42-55.
- Fagan, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist* 150:554-567.
- Felton, A. M., L. M. Engstrom, A. Felton y C. D. Knott. 2003. Orangutan population density, forest structure and fruit availability in handlogged and unlogged peat swamp forests in West Kalimantan, Indonesia. *Biological Conservation* 114:91-101.
- Fischer, J y D. B. Lindenmayer. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16:265-280.
- Fleming, T. H., R. Breitwisch y G. H. Whitesides. 1987. Patterns of tropical vertebrate frugivore diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:91-109.
- Galetti, M., A. Keuroghlian, L. Hanada y M. Inez-Morato. 2001. Frugivory and Seed Dispersal by the Lowland Tapir (*Tapirus terrestris*) in Southeast Brazil. *Biotropica* 33:723-726.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-85.
- Gray, M. A., S. L. Baldauf, P. J. Mayhew y J. K. Hill. 2007. The response of avian feeding guilds to tropical forest disturbance. *Conservation Biology* 21:133-141.
- Hazell, D., J. M. Hero, D. Lindenmayer y R. Cunningham. 2004. A comparison of constructed and natural habitat for frog conservation in an Australian agricultural landscape. *Biological Conservation* 119:61-71.
- Imbert, D. y J. Portecop. 2008. Hurricane disturbance and forest resilience: assessing structural vs. functional changes in a Caribbean dry forest. *Forest Ecology and Management* 255:3494-3501.
- Islebe, G. A., N. Torrecano-Valle, M. Valdez-Hernández, M. Tuz-Novelo y H. Weissenberger. 2009. Efectos del impacto del huracán Dean en la vegetación del sureste de Quintana Roo, México. *Foresta Veracruzana* 11:1405-7247.
- Kent, M. y P. Coker. 1994. Vegetation description and analysis: a practical approach. John Wiley and Sons. Chichester. 363 p.
- Kikira, J. M., N. Farwing y K. Böhning-Gaese. 2008. Effects of local disturbance of tropical forests on frugivores and seed removal of a small-seeded Afrotropical tree. *Conservation Biology* 22:318-328.
- Krebs, C. J. 2006. Mammals. *In Ecological census techniques: a handbook*. W. J. Sutherland. (ed.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 351-410.
- Kreuzer, M. P. y N. J. Huntly. 2003. Habitat-specific demography: evidence for source-sink population structure in a mammal, the pika. *Oecologia* 134:343-349.
- Lynch, F. J. 1991. Effects of hurricane Gilbert on a dry tropical forest in the Yucatán Peninsula. *Biotropica* 23:488-496.
- Lyra-Jorge, M. C., G. Ciocheti, V. R. Pivello y S. T. Meirelles. 2008. Comparing methods for sampling large-and medium-sized mammals: camera traps and track plots. *European Journal of Wildlife Research* 54:739-744.
- McKinney, M. L. y 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.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Matyas, C. J., L. Fernández-Salvador y S. Calmé. 2007. Tree damage in Quintana Roo, Mexico caused by hurricane Dean (2007). 28th Conference on Hurricanes and Tropical Meteorology. University of Florida, Gainesville. http://ams.confex.com/ams/28Hurricanes/techprogram/paper_137940.htm; última consulta: 20.V.2009.
- Milton, K. 2008. Macronutrient patterns of 19 species of Panamanian fruits from Barro Colorado Island. *Neotropical Primates* 15:1-7.
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. *In Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, tomo II, E. Beltrán (ed.). Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables México, México, D. F. p. 215-271.
- Mortelliti, A., G. Amori y L. Boitani. 2010. The role of habitat quality in fragmented landscapes: a conceptual overview and prospectus for future research. *Oecologia* 163:535-547.
- Murie, O. J. y M. Elbroch. 2005. A field guide of animal tracks. Peterson Field Guide Series. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts. 391 p.
- National Ocean and Atmosphere Administration (NOAA). 2011. Hurricane Gilbert - September 14-21, 1988. <http://www.hpc.ncep.noaa.gov/tropical/rain/gilbert1988.html>; última consulta: 13.III.2012.
- Niembro, R. A., M. Vázquez-Torres y O. Sánchez-Sánchez. 2010. Árboles de Veracruz. Cien especies para la reforestación estratégica. Gobierno del Estado de Veracruz/CEVCBINCRM/ Universidad Veracruzana, Xalapa. 253 p.
- Orellana, L. R., C. Espadas, C. Conde y C. García. 2009. Atlas.

- Escenarios de cambio climático en la península de Yucatán. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, 111 p.
- Pavelka, M. S., O. T. Brusselers, D. Nowak y A. M. Behie. 2003. Population reduction and social disorganisation in *Alouatta pigra* following a hurricane. *International Journal of Primatology* 24:1037-55.
- Pickett, S. T. A. y P. S. White. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic, San Diego, California. 472 p.
- Porter-Bolland, L., M. E. Medina-Abreo, J. Montoy-Koh, P. Montoy-Koh, G. Martín-Ek y G. May-Pacheco. 2009. Flora melífera de la montaña, Campeche: su importancia para la apicultura y la vida diaria. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. 322 p.
- Ramírez-Barajas, P. J., G. A. Islebe y S. Calmé. 2012. Impact of Hurricane Dean (2007) on game species of the Selva Maya. *Biotropica* 44:402-411.
- Roberts, N. J. 2011. Investigation into survey techniques of large mammals: surveyor competence and camera-trapping vs. transect-sampling. *Bioscience Horizons* 4:40-49.
- Sánchez, S. O. y G. Islebe. 1999. Hurricane Gilbert and structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico. *Global Ecology and Biogeography* 8:29-38.
- Silveira, L., A. T. A. Jácomo y J. A. F. Diniz-Filho. 2003. Camera trap, line transect census and track surveys: a comparative evaluation. *Biological Conservation* 114:351-355.
- Tanner, E. V. J., V. Kapos y J. R. Healey. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the Caribbean. *Biotropica* 23:513-521.
- Tejeda-Cruz, C. y W. J. Sutherland. 2004. Bird responses to shade coffee production. *Animal Conservation* 7:169-179.
- Urquiza-Haas, T., C. A. Peres y P. M. Dolman. 2011. Large vertebrate responses to forest cover and hunting pressure in communal landholdings and protected areas of the Yucatan, Peninsula, Mexico. *Animal Conservation* 14:271-282.
- van Horne, B. 1983. Density as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893-901.
- Vázquez, D. P. y D. Simberloff. 2002. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. *The American Naturalist* 159:606-623.
- Vetter, D., M. M. Hansbauer, Z. Végvári y I. Storch. 2011. Predictors of forest fragmentation sensitivity in Neotropical vertebrates: a quantitative review. *Ecography* 34:1-8.
- Waide, R. B. 1991. The effect of hurricane Hugo on bird populations in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23:475-480.
- Weaver, P. L. 1986. Hurricane damage and recovery in the montane forests of the Luquillo Mountains of Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science* 22:53-70.
- Will, T. 1991. Birds of a severely hurricane-damaged Atlantic coast rain forest in Nicaragua. *Biotropica* 23:497-507.
- Wilson, G. J. y R. J. Delahay. 2001. A review of methods to estimate the abundance of terrestrial carnivores using field signs and observation. *Wildlife Research* 28:151-164.
- Worman, C. O. y C. A. Chapman. 2006. Densities of two frugivorous primates with respect to forest and fragment tree species composition and fruit availability. *International Journal of Primatology* 27:203-225.
- Wunderle, M. Jr., D. J. Lodge y R. B. Waide. 1992. Short-term effects of hurricane Gilbert on terrestrial bird populations on Jamaica. *The Auk* 109:48-166.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey. 960 p.
- Zimmerman, J. K., M. R. Willig, L. R. Walker y W. L. Silver. 1996. Introduction: disturbance and Caribbean ecosystems. *Biotropica* 28:414-423.

Apéndice. Especies arbóreas en el área de estudio. *N*, número de individuos totales; *IVI*, índice de valor de importancia, ordenadas de mayor a menor valor; las 4 primeras representan aproximadamente el 73% del total de especies. *Alimento*, especies registradas como alimento para la fauna.

| # | Nombre común | Especie | Familia | N | IVI | Alimento |
|----|--------------|----------------------------|---------------|-----|-------|----------|
| 1 | Yaiti | <i>Gymnanthes lucida</i> | Euphorbiaceae | 414 | 26.46 | Sí |
| 2 | Chackya | <i>Pouteria reticulata</i> | Sapotaceae | 234 | 17.91 | Sí |
| 3 | Zapote | <i>Manilkara zapota</i> | Sapotaceae | 185 | 15.16 | Sí |
| 4 | Chaca roja | <i>Bursera simaruba</i> | Burseraceae | 190 | 13.48 | Sí |
| 5 | Boob | <i>Coccoloba spicata</i> | Polygonaceae | 114 | 8.71 | Sí |
| 6 | Tadzi | <i>Neea choriophylla</i> | Nyctaginaceae | 102 | 8.19 | Sí |
| 7 | Guayabillo | <i>Eugenia laevis</i> | Myrtaceae | 88 | 7.95 | Sí |
| 8 | Tzilil | <i>Diospyros cuneata</i> | Ebenaceae | 85 | 7.45 | Sí |
| 9 | Xul | <i>Lonchocarpus xuul</i> | Fabaceae | 90 | 6.99 | No |
| 10 | Jabin | <i>Piscidia piscipula</i> | Fabaceae | 75 | 6.83 | No |

Apéndice. Continúa.

| # | Nombre común | Especie | Familia | N | IVI | Alimento |
|----|--------------|----------------------------------|----------------|----|------|----------|
| 11 | Tabaquillo | <i>Alseis yucatanensis</i> | Rubiaceae | 76 | 6.63 | No |
| 12 | Ramón | <i>Brosimum alicastrum</i> | Moraceae | 59 | 6.62 | Sí |
| 13 | Kitamche | <i>Caesalpinia gaumeri</i> | Fabaceae | 60 | 6.20 | No |
| 14 | Yaaxnik | <i>Vitex gaumeri</i> | Verbenaceae | 55 | 6.09 | Sí |
| 15 | Canchunub | <i>Thouinia paucidentata</i> | Sapindaceae | 72 | 6.05 | No |
| 16 | Tzalam | <i>Lysiloma latisiliquum</i> | Fabaceae | 54 | 5.71 | No |
| 17 | Chechem | <i>Metopium brownei</i> | Anacardiaceae | 58 | 5.55 | Sí |
| 18 | Ekulub | <i>Drypetes lateriflora</i> | Euphorbiaceae | 60 | 5.54 | Sí |
| 19 | Sac chaca | <i>Dendropanax arboreus</i> | Araliaceae | 74 | 5.25 | Sí |
| 20 | Tastab | <i>Guettarda combsii</i> | Rubiaceae | 61 | 4.94 | Sí |
| 21 | Amapola | <i>Pseudobombax ellipticum</i> | Bombacaceae | 44 | 4.86 | Sí |
| 22 | Chichboob | <i>Coccoloba cozumelensis</i> | Polygonaceae | 40 | 4.53 | Sí |
| 23 | Perezcutz | <i>Croton reflexifolius</i> | Euphorbiaceae | 49 | 4.42 | Sí |
| 24 | Elemuy | <i>Malmea depressa</i> | Annonaceae | 48 | 4.40 | Sí |
| 25 | Tzol | <i>Exothea paniculata</i> | Sapindaceae | 41 | 4.35 | Sí |
| 26 | Isinche | <i>Casearia corymbosa</i> | Euphorbiaceae | 40 | 4.32 | Sí |
| 27 | Kaniste | <i>Pouteria campechiana</i> | Sapotaceae | 33 | 4.04 | Sí |
| 28 | Kanasin | <i>Lonchocarpus rugosus</i> | Fabaceae | 34 | 4.01 | No |
| 29 | Limonaria | <i>Murraya paniculata</i> | Rutaceae | 32 | 3.71 | No |
| 30 | Laurelillo | <i>Nectandra coriacea</i> | Lauraceae | 38 | 3.54 | Sí |
| 31 | Katalox | <i>Swartzia cubensis</i> | Fabaceae | 27 | 3.46 | Sí |
| 32 | Huayuncox | <i>Exothea diphylla</i> | Sapindaceae | 26 | 3.10 | No |
| 33 | Tzizilche | <i>Gymnopodium floribundum</i> | Polygonaceae | 23 | 2.93 | No |
| 34 | Kaskat | <i>Luehea speciosa o candida</i> | Tiliaceae | 28 | 2.90 | Sí |
| 35 | Chaclolche | <i>Erythrina standleyana</i> | Fabaceae | 29 | 2.85 | No |
| 36 | Pata vaca | <i>Bauhinia divaricata</i> | Fabaceae | 26 | 2.83 | No |
| 37 | Chintok | <i>Krugiodendron ferreum</i> | Rhamnaceae | 25 | 2.68 | No |
| 38 | Tres marías | <i>Forchhammeria trifoliata</i> | Capparidaceae | 22 | 2.63 | Sí |
| 39 | Huano botan | <i>Sabal mexicana</i> | Araceae | 19 | 2.60 | Sí |
| 40 | Sacyabin | <i>Gliricidia sepium</i> | Fabaceae | 22 | 2.58 | No |
| 41 | Palo de rosa | <i>Simira salvadorensis</i> | Rubiaceae | 24 | 2.54 | Sí |
| 42 | Tziziya | <i>Sideroxylon salicifolium</i> | Sapotaceae | 21 | 2.17 | Sí |
| 43 | Huaya | <i>Talisia olivaeformis</i> | Sapindaceae | 15 | 2.06 | Sí |
| 44 | Tamay | <i>Zuelania guidonia</i> | Flacourtiaceae | 19 | 2.06 | No |
| 45 | Negrito | <i>Simarouba glauca</i> | Simaroubaceae | 15 | 2.06 | Sí |
| 46 | Sacpa | <i>Byrsonima bucidaefolia</i> | Malpighiaceae | 14 | 2.02 | Sí |
| 47 | Cayumito | <i>Chrysophyllum mexicanum</i> | Sapotaceae | 18 | 1.85 | Sí |
| 48 | Copal | <i>Protium copal</i> | Burseraceae | 14 | 1.82 | Sí |
| 49 | Kekenche | <i>Hyperbaena mexicana</i> | Menispermaceae | 12 | 1.75 | Sí |
| 50 | Majahua | <i>Hampea trilobata</i> | Malvaceae | 15 | 1.73 | No |
| 51 | Guayacan | <i>Guaiaicum sanctum</i> | Zygophyllaceae | 12 | 1.40 | No |

Apéndice. Continúa.

| # | Nombre común | Especie | Familia | N | IVI | Alimento |
|----|-----------------------|-------------------------------------|------------------|----|------|----------|
| 52 | Kaax | <i>Randia longiloba</i> | Rubiaceae | 10 | 1.39 | Si |
| 53 | Kishtel | <i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> | Hernandiaceae | 10 | 1.37 | Si |
| 54 | Hopchejon | <i>Annona reticulata primigenia</i> | Annonaceae | 13 | 1.31 | Si |
| 55 | Tojyub | <i>Coccoloba cardiophylla</i> | Polygonaceae | 11 | 1.31 | Si |
| 56 | Tankasche | <i>Pilocarpus racemosus</i> | Rutaceae | 19 | 1.24 | No |
| 57 | Choy | <i>Cochlospermum vitifolium</i> | Cochlospermaceae | 8 | 1.18 | Si |
| 58 | Chiit | <i>Thrinax radiata</i> | Arecaceae | 11 | 1.11 | Si |
| 59 | Despeinada | <i>Beaucarnea pliabilis</i> | Nolinaceae | 8 | 1.06 | No |
| 60 | Tusikche | sp. 1 | | 6 | 1.04 | No |
| 61 | Belsiniche | <i>Alvaradoa amorphoides</i> | Simaroubaceae | 6 | 1.02 | No |
| 62 | Caoba | <i>Swietenia macrophylla</i> | Meliaceae | 5 | 1.01 | Si |
| 63 | Caracolillo | <i>Sideroxylon foetidissimum</i> | Sapotaceae | 5 | 1.00 | Si |
| 64 | Ceiba | <i>Ceiba pentandra</i> | Bombacaceae | 8 | 1.00 | Si |
| 65 | Chilillo | <i>Rourea glabra</i> | Connaraceae | 6 | 0.97 | Si |
| 66 | Napche | <i>Ximenia americana</i> | Olacaceae | 5 | 0.91 | Si |
| 67 | Huano blanco | <i>Sabal japa</i> | Araceae | 10 | 0.85 | Si |
| 68 | Uvillo | <i>Coccoloba acapulcensis</i> | Polygonaceae | 5 | 0.82 | Si |
| 69 | Yaax ek | verde lucero | | 5 | 0.81 | No |
| 70 | Siricote | <i>Cordia dodecandra</i> | Boraginaceae | 4 | 0.75 | Si |
| 71 | Palo ruda | <i>Diphyssa carthagenensis</i> | Fabaceae | 4 | 0.74 | Si |
| 72 | Hupich | sp. 2 | | 4 | 0.73 | No |
| 73 | Kulinche | <i>Astronium graveolens</i> | Anacardiaceae | 4 | 0.65 | No |
| 74 | Higo | <i>Ficus</i> sp 1 | Moraceae | 4 | 0.59 | Si |
| 75 | Akitz | <i>Thevetia gaumeri</i> | Apocynaceae | 3 | 0.45 | Si |
| 76 | Chacte | <i>Lonchocarpus guatemalensis</i> | Fabaceae | 3 | 0.44 | No |
| 77 | Kum | <i>Crysophila argentea</i> | Araceae | 6 | 0.41 | Si |
| 78 | Flor de mayo | <i>Plumeria obtusa</i> | Apocynaceae | 2 | 0.40 | No |
| 79 | Limoncillo | <i>Jacquinia macrocarpa</i> | Theophrastaceae | 3 | 0.39 | Si |
| 80 | Ichbach | <i>Allophylus cominia</i> | Sapindaceae | 3 | 0.39 | Si |
| 81 | Bojom | <i>Cordia gerascanthus</i> | Boraginaceae | 2 | 0.36 | Si |
| 82 | Guayabillo hoja ancha | <i>Eugenia</i> sp. | Myrtaceae | 4 | 0.35 | Si |
| 83 | Sacahua | <i>Ficus</i> sp. 2 | Moraceae | 2 | 0.34 | Si |
| 84 | Jobillo | <i>Spondias purpurea</i> | Anacardiaceae | 2 | 0.34 | Si |
| 85 | Piim | <i>Ceiba schottii</i> | Bombacaceae | 3 | 0.30 | No |
| 86 | Yuy | <i>Casimiroa tetrameria</i> | Rutaceae | 3 | 0.29 | Si |
| 87 | Granadillo | <i>Platymiscium yucatanum</i> | Fabaceae | 1 | 0.25 | No |
| 88 | Jaboncillo | <i>Sapindus saponaria</i> | Sapindaceae | 2 | 0.21 | No |
| 89 | Cacaoche | <i>Zygia stevensonii</i> | Fabaceae | 1 | 0.21 | Si |
| 90 | Canela de cuyo | <i>Canella winterana</i> | Canellaceae | 1 | 0.21 | Si |
| 91 | Puckte | <i>Bucida buceras</i> | Combretaceae | 1 | 0.21 | No |
| 92 | Pomolche | <i>Jatropha gaumeri</i> | Euphorbiaceae | 1 | 0.21 | Si |

Apéndice. Continúa.

| # | Nombre común | Especie | Familia | N | IVI | Alimento |
|-----|--------------|------------------------------|---------------|---|------|----------|
| 93 | Pacalche | <i>Esenbeckia berlanderi</i> | Rutaceae | 1 | 0.19 | Si |
| 94 | Pimientillo | sp. 3 | | 1 | 0.19 | No |
| 95 | Jobo | <i>Spondias mombin</i> | Anacardiaceae | 1 | 0.18 | Si |
| 96 | Mora | <i>Guazuma ulmifolia</i> | Malvaceae | 1 | 0.18 | Si |
| 97 | Payche | <i>Achyranthes aspera</i> | Amaranthaceae | 1 | 0.18 | No |
| 98 | Chimay | <i>Acacia milleriana</i> | Fabaceae | 1 | 0.18 | No |
| 99 | Chacteviga | <i>Caesalpinia mollis</i> | Fabaceae | 1 | 0.18 | No |
| 100 | Katsim | <i>Acacia riparia</i> | Fabaceae | 1 | 0.17 | No |



Composición y diversidad de la regeneración natural en comunidades de *Pinus-Quercus* sometidas a una alta recurrencia de incendios en el noreste de México

Composition and diversity of natural regeneration in *Pinus-Quercus* communities under high fire recurrence in northeastern Mexico

Eduardo Alanís-Rodríguez^{1✉}, Javier Jiménez-Pérez¹, Alejandro Valdecantos-Dema², Marco A. González-Tagle¹, Óscar A. Aguirre-Calderón¹ y Eduardo J. Treviño-Garza¹

¹Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León. Carretera Linares-Cd. Victoria Km. 145. Apartado postal 41, 67700 Linares, Nuevo León, México.

²Fundación de la Comunidad Valenciana. Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo (CEAM), Unidad Mixta CEAM-UA. Parque Tecnológico, c/ Charles R. Darwin 14, Valencia, España.

✉ eduardo.alnisd@uanl.edu.mx

Resumen. Se estudió la regeneración natural a medio plazo de especies leñosas en un bosque mixto de *Pinus-Quercus* sometido a alta recurrencia de incendios (1972, 1984 y 1998) de mediana-alta intensidad en el noreste de México. El objetivo fue determinar la capacidad de recuperación de la vegetación frente a incendios recurrentes, y si ésta se puede ver modificada por una variable fisiográfica como es la exposición de la ladera (NE vs. NO). Los resultados mostraron que el 93% de las especies arbóreas son rebrotadoras obligadas que ya estaban antes del fuego. Esta capacidad de rebrote permite la reconstitución de la parte aérea de individuos ya existentes. El género clave por su abundancia es *Quercus*, siendo *Q. rysophylla* la especie más abundante después del fuego. Si bien la especie *Pinus pseudostrobus* está adaptada al fuego mediante una corteza gruesa y la longevidad de su banco de semillas, los incendios de mediana-alta intensidad de manera frecuente implican la pérdida local de la especie. Las exposiciones evaluadas no presentan diferencias significativas en su densidad (N/ha) y dominancia (m²/ha) pero sí en su diversidad y composición, siendo la exposición NO la más diversa. Estos resultados proporcionan una herramienta a considerar en la elaboración de planes de gestión de áreas protegidas del NE de México.

Palabras clave: diversidad, exposición de ladera, *Pinus pseudostrobus*, *Quercus* spp., riqueza específica.

Abstract. We evaluated the natural regeneration of woody species at the mid-term in a *Pinus-Quercus* mixed forest affected by frequent medium-to-high intensity wildfires (1972, 1984 and 1998) in northeastern Mexico. The objective was to determine the recovery of vegetation from recurrent fires, and whether it depends on slope exposure (NE vs. NW). The results indicated that 93% of the species are obligated resprouters already present in the site before the fires. This capability enables the reconstitution of aerial part of existing individuals. According to abundance records, the key genus was *Quercus*, and *Q. rysophylla* was the most abundant species after the fires. While the specie *Pinus pseudostrobus* is adapted to fire due to a thick bark and the long life span of its seed bank, frequent medium-to-high intensity fires implied the local extinction of the species. We did not find significant differences in density (N/ha) and dominance (m²/ha) in relation to the exposures assessed, but in terms of diversity and composition there were significant differences, being the NW the most diverse exposure. These results provide useful information to be considered for the development and design of management plans of protected areas in NE Mexico.

Key words: diversity, exposure, *Pinus pseudostrobus*, *Quercus* spp., species richness.

Introducción

El fuego es un factor natural en muchos ecosistemas y tiene una influencia importante en la productividad biológica y composición de la vegetación (Iniguez et al., 2008). Después de los incendios se crean espacios abiertos por la eliminación de la vegetación, los cuales favorecen la ger-

minación y rebrote de individuos de especies pre-existentes o presentes en el banco de semillas del suelo (Calvo et al., 2008; Weiguo et al., 2008; Vidal y Reif, 2011). En muchos ecosistemas boscosos los incendios forestales son vitales para la renovación y rejuvenecimiento de sus elementos vegetales (Rodríguez, 2008). Además de estos efectos directos del fuego sobre la vegetación de un ecosistema, existen otras consecuencias de los incendios forestales sobre diferentes componentes y procesos ecológicos de los

Recibido: 31 enero 2012; aceptado: 24 mayo 2012

misimos. Por una parte, el suelo queda desprotegido por la pérdida de la vegetación y junto con un aumento de la hidrofobicidad y del sellado del suelo, pueden producirse procesos erosivos que lleven a la pérdida y exportación de suelo y sedimentos (Woods et al., 2007), y por la otra, pueden producirse cambios transitorios en la disponibilidad de nutrientes y en el pH del suelo debidos a la volatilización y a la deposición de cenizas (Certini, 2005). Es factible que estos efectos determinen los procesos sucesionales post-incendio y en consecuencia, condicionen la estructura vegetal de las comunidades resultantes.

Las tormentas eléctricas y erupciones volcánicas son las causas naturales más frecuentes de los incendios forestales en el mundo (Villarreal y Yool, 2008). Sin embargo, la recurrencia de los incendios ha sido crecientemente modificada por la acción humana, a través de la intervención cada vez más agresiva sobre los recursos naturales (González et al., 2005; Jiménez y Alanís, 2011). En áreas donde los incendios se producían por mecanismos naturales, el ser humano ha intervenido los ecosistemas y ha excluido el fuego y alterado el proceso, lo que ha provocado cambios considerables en la estructura y composición de especies (Fulé y Covington, 1999; Fulé et al., 2005) así como en la acumulación de combustible y en el riesgo de incendios de alta intensidad cuando éstos finalmente se producen (Scott y Reinhardt, 2001).

En los ecosistemas boscosos del noreste de México los incendios forestales se distribuyen ampliamente (Yocom et al., 2010; Jiménez y Alanís, 2011). No obstante, los estudios ecológicos sobre cómo el fuego afecta las especies vegetales son pocos (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003; Martínez y Rodríguez, 2008; Rodríguez-Trejo y Myers, 2010). Debido a la escasa información sobre la ecología de las especies presentes en los ecosistemas mencionados, resulta importante estudiar cómo se produce la regeneración de la vegetación afectada por incendios recurrentes y cómo son los ecosistemas resultantes desde el punto de vista de su composición (Alanís et al., 2011). Las especies vegetales pueden clasificarse por su respuesta regenerativa post-incendio en especies rebrotadoras y especies germinadoras, según tengan o no la capacidad de rebrotar y germinar después de ser quemadas por completo (Pausas, 2004). Los ecosistemas de *Pinus-Quercus* del NE de México se caracterizan por estar expuestos a condiciones climáticas extremas, donde la disponibilidad de agua es un factor limitante (Himmelsbach et al., 2010). Por esta razón, la orientación de las laderas dominantes tiene una importancia notable en las condiciones microclimáticas, modificando la evapotranspiración potencial y la humedad edáfica (van de Water et al., 2002). En este sentido, Konstantinidis et al. (2006) observaron cómo el vigor y el desarrollo de los rebrotes tras incendio forestal en el

Mediterráneo era significativamente mayor en laderas con orientación norte y este que en orientaciones sur y oeste. González et al. (2008) evaluaron la regeneración de la vegetación post-incendio en un ecosistema del noreste de México, donde determinaron que la exposición norte presentaba mayor densidad y área basal.

Por otro lado, tiene especial interés conocer el efecto de la variación ambiental en dicha regeneración, especialmente el efecto de la variación microclimática, lo que permitiría determinar áreas con mayor o menor potencial de regeneración y, por tanto, con mayor o menor requerimientos de manejo. Por lo anterior, el conocimiento de la autoecología y de las estrategias regenerativas de las especies vegetales presentes en un ecosistema es fundamental para entender los procesos de recuperación del ecosistema ante incendios recurrentes y prever sus posibles consecuencias. El empleo de este tipo de información se ha incrementado entre los científicos, técnicos y gestores de sistemas naturales, ya que es el punto de partida para la correcta toma de decisiones dentro de los programas de rehabilitación y restauración ecológica (Alanís et al., 2010).

Con este planteamiento, los objetivos generales de la presente investigación fueron: 1) catalogar las especies arbóreas (≥ 1 cm de diámetro) por su respuesta regenerativa en un bosque mixto de *Pinus-Quercus* sometido a alta recurrencia de incendios forestales; 2) estimar los parámetros ecológicos de abundancia (AR_i), dominancia (DR_i), frecuencia (FR_i) e índice de valor de importancia (IVI), 3) caracterizar el estrato arbóreo mediante la determinación de la densidad de individuos y el área de copa; 4) cuantificar la diversidad α y β y 5) analizar si estas variables pueden ser modificadas por una variable fisiográfica, como es la exposición de la ladera (NE vs. NO). La hipótesis de partida es que la vegetación arbórea presentará mayor abundancia y dominancia en la exposición noreste. La información generada profundizará en el conocimiento ecológico de las especies frente al fuego y proporcionará importantes elementos a considerar en la toma de decisiones sobre la gestión de estos ambientes.

Materiales y métodos

El área de estudio se localiza en el Parque Ecológico Chipinque (municipios de San Pedro Garza García y Monterrey, Nuevo León, México (Fig. 1), el cual forma parte del Área Natural Protegida Parque Nacional Cumbres de Monterrey. La altitud de la zona de estudio varía de los 1 100 a los 1 150 m snm, situándose entre las coordenadas geográficas 25°33'-25°35' N, 100°18'-100°24' O. La vegetación de un ecosistema maduro de la zona corresponde a un bosque mixto conformado por especies de los géneros

Pinus y *Quercus*, entre las que destacan *Pinus pseudostrobus* Lindl. (especie clave por su alta densidad y cobertura en ecosistemas maduros de referencia), *Quercus rysophylla* Weath, *Q. laeta* Liemb, *Q. polymorpha* Schltdl. y Cham., *Q. laceyi* Small y *Q. canbyi* Trel. (Jiménez et al., 2001).

La zona de estudio ha sufrido una alta recurrencia de incendios de intensidad media-alta en los últimos 40 años, con fuegos en los años 1972, 1984 y 1998 (González et al., 2007). En julio de 2008, 10 años después del último incendio forestal, se establecieron 2 áreas de estudio en las que se caracterizó la comunidad vegetal regenerada tras el fuego. Ambas áreas presentaban similitud de características geográficas (Cuadro 1), partían de un ecosistema similar antes del primer episodio de fuego y se presentan sobre suelo litosol, pero difieren en exposición (NE vs. NO), aspecto que fue objeto de evaluación.

En cada zona se establecieron 4 parcelas de muestreo cuadradas de 100 m², con una equidistancia de 20 m en las que se evaluaron las especies leñosas. En las parcelas de muestreo se realizó un inventario de las especies presentes y se midió el diámetro basal ($d_{0.10}$) y el área de copa de los individuos de las especies del estrato arbóreo con un diámetro ≥ 1 cm. La medición del diámetro se efectuó a 0.10 m sobre la base del suelo debido a las múltiples bifurcaciones que presentaron los individuos a mayor altura.

A partir de los datos de los sitios de muestreo, se derivó información fitosociológica y dasométrica. Para cada especie se determinó su abundancia, de acuerdo con el número de árboles, su dominancia, en función del área basal, y su frecuencia con base en su existencia en los sitios de muestreo. Los resultados se utilizaron para obtener un valor ponderado de taxón denominado Índice de Valor de Importancia (IVI), que adquiere valores porcentuales en una escala del 0 al 100 (Müller y Ellemberg, 1974). Para estimar la riqueza de especies se utilizó el índice de Margalef (D_{Mg}) (Clifford y Stephenson, 1975) y para la diversidad de especies el índice de Shannon y Weiner (H') (Shannon, 1948). La diversidad β se evaluó con base al coeficiente de similitud de Sorensen para datos cuantitativos (Magurran, 2004).

Las especies registradas en la investigación se catalogaron de acuerdo con la clasificación propuesta por Pausas

(2004) y Pausas et al. (2004), dividiéndolas en 4 estrategias principales para las plantas que aparecen después del fuego, según su capacidad de rebrotar y la resistencia de sus propágulos (Cuadro 2; Pausas, 2004).

Aplicamos análisis de componentes principales (PCA) para explorar la estructura de los datos de las distintas parcelas experimentales en función de la abundancia y dominancia de las especies leñosas (14 variables en cada caso). Para determinar si la orientación de la ladera modificaba significativamente la riqueza, diversidad, abundancia y dominancia (área basal) de las especies, se realizó un análisis de varianza ANOVA de un factor (orientación) a 2 niveles (NO y NE). Los datos fueron transformados logarítmicamente para homogeneizar las varianzas. Todos los análisis se realizaron mediante el paquete estadístico SPSS versión 15.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

Resultados

Se registraron 9 familias, 10 géneros y 14 especies leñosas (Cuadro 3). La familia con mayor presencia fue Fagaceae con 4 especies. El género con mayor presencia fue *Quercus* con las especies *Q. canbyi*, *Q. laeta*, *Q. laceyi* y *Q. rysophylla*. De las 14 especies registradas y de

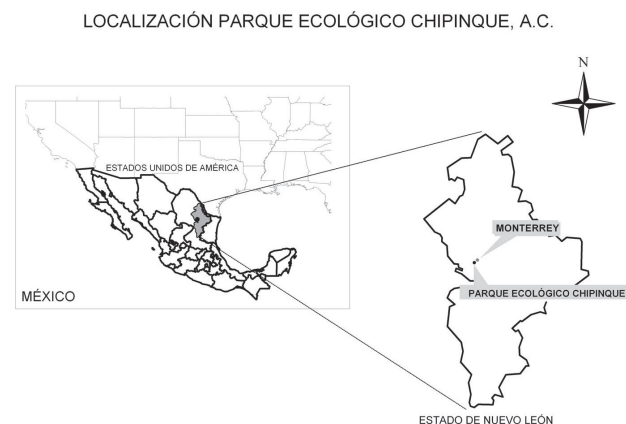


Figura 1. Localización de la zona de estudio.

Cuadro 2. Clasificación de las especies vegetales en función del tipo de regeneración post-incendio (Pausas, 2004)

| | | Banco de semillas | |
|-----------------------|----|---------------------------|----------------------------|
| | | SI | NO |
| Capacidad de rebrotar | SI | Rebrotadoras facultativas | Rebrotadoras obligadas |
| | NO | Germinadoras obligadas | Germinadoras colonizadoras |

Cuadro 1. Características generales de las 3 áreas evaluadas

| | NO | NE |
|------------------------------|------------|------------|
| Latitud (N) | 25°36'03" | 25°36'02" |
| Longitud (O) | 100°20'10" | 100°20'27" |
| Elevación (m snm) | 1 235 | 1 210 |
| Pendiente (°) | 33 | 36 |
| Proximidad de propágulos (m) | 240 | 170 |

Cuadro 3. Estrategia regenerativa (Est. reg.), densidad y área basal (media y error típico de las 4 parcelas por orientación) e Índice de Valor de Importancia (IVI) de las especies registradas en función de la orientación de la ladera

| Especies | Est. reg. | Densidad (N/ha) | | Área basal (m ² /ha) | | IVI | |
|-------------------------------------|-----------|------------------|------------------|---------------------------------|-------------------|------------|------------|
| | | NO | NE | NO | NE | NO | NE |
| <i>Arbutus xalapensis</i> Kunth. | RO | 25±25 | 0 | 0.03±0.30 | 0.00±0.00 | 1.55 | 0 |
| <i>Ceanothus coeruleus</i> Lag. | RO | 325±144a | 0b | 0.30±0.20 | 0.00±0.00 | 6.72 | 0 |
| <i>Celtis laevigata</i> L. | RO | 0 | 75±48 | 0.00±0.00 | 0.08±0.07 | 0 | 3.35 |
| <i>Cercis canadensis</i> L. | RO | 0 | 75±48 | 0.00±0.00 | 0.25±0.14 | 0 | 3.58 |
| <i>Chiococca pachyphylla</i> Wernh. | RO | 50±29 | 25±25 | 0.01±0.00 | 0.18±0.04 | 3.04 | 1.79 |
| <i>Juglans mollis</i> Hemsl. | RO | 0 | 325±263 | 0.00±0.00 | 0.80±0.60 | 0 | 5.89 |
| <i>Pinus pseudostrobus</i> Lindl. | GO | 0 | 50±29 | 0.00±0.00 | 0.01±0.01 | 0 | 1.72 |
| <i>Prunus mexicana</i> S. Wats. | RO | 0 | 100±71 | 0.00±0.00 | 0.60±0.37 | 0 | 4.23 |
| <i>Prunus serotina</i> Ehrenb. | RO | 25±25a | 225±85b | 0.26±0.26 | 0.54±0.22 | 1.84 | 6.31 |
| <i>Rubus trivialis</i> Michx. | RO | 0 | 25±25 | 0.00±0.00 | 0.02±0.01 | 0 | 1.57 |
| <i>Quercus canbyi</i> Trel. | RO | 975±75A | 150±119B | 7.01±3.21A | 0.50±0.48B | 22.47 | 4.39 |
| <i>Quercus laeta</i> Liemb. | RO | 350±119A* | 0B* | 0.81±0.44a | 0.00±0.00b | 8.88 | 0 |
| <i>Quercus laceyi</i> Small. | RO | 1000±91 | 1000±308 | 5.82±2.87 | 2.54±0.93 | 21.17 | 15.24 |
| <i>Quercus rysophylla</i> Weath. | RO | 1850±638 | 3325±798 | 12.50±4.24 | 18.74±0.74 | 34.32 | 51.93 |
| Total | | 4600±981 | 5375±2056 | 26.74±5.26 | 24.25±2.20 | 100 | 100 |

NO, noroeste; NE noreste. RO, rebrotadora obligada; GO, germinadoras obligadas. Negritas y con letras diferentes para cada una de las orientaciones, indican diferencias significativas (mayúsculas $p < 0.05$; minúsculas $0.05 < p < 0.1$).

* Varianzas no homogéneas.

acuerdo a la clasificación de Pausas (2004), 13 presentan como estrategia regenerativa rebrotar y 1 exclusivamente es germinadora obligada.

Especies rebrotadoras. De acuerdo con el Índice de Valor de Importancia (IVI) el género con mayor representatividad fue *Quercus*, presentando en el área NO un 89% de representatividad y en el área NE un 72%. La exposición NO presentó 8 especies rebrotadoras obligadas, siendo *Q. rysophylla*, *Q. canbyi* y *Q. laceyi* las de mayor peso ecológico. En la exposición NE se encontraron 11 especies rebrotadoras obligadas, siendo *Q. rysophylla* y *Q. laceyi* las de mayor peso ecológico. Cabe destacar que las áreas evaluadas están constituidas por pocas especies que presentan altos valores de densidad. Así, en la exposición NE, 2 especies (*Q. rysophylla* y *Q. laceyi*) representan el 80% de la abundancia relativa. Encontramos especies que sólo están presentes en 1 de las laderas evaluadas. Así, la ladera de orientación NO alberga individuos de *Arbutus xalapensis*, *Ceanothus coeruleus* y *Q. laeta* que están ausentes de la orientación NE. Por el contrario, en la ladera NE encontramos *Celtis laevigata*, *Cercis canadensis*, *Juglans mollis*, *Prunus mexicana* y *Rubus trivialis*, cuya presencia no se registró en la ladera NO.

Especies germinadoras. *Pinus pseudostrobus* fue la única especie que una vez quemada la parte aérea por completo no rebrotó. Dicha especie sólo se encontró en la exposición

NE, presentando una baja densidad (50 individuos/ha) y área basal (0.01 m²/ha).

Abundancia y cobertura. En el Cuadro 3 se muestran los valores promedios de la abundancia y cobertura, sin que se observaran diferencias significativas entre orientaciones para ninguna de las variables ($F = 0.433$, g.l. = 7, $p = 0.535$ y $F = 0.908$, g.l. = 7, $p = 0.378$ para la densidad y área basal, respectivamente). Por lo tanto, se rechaza la hipótesis de partida. No obstante, se obtuvo un aumento del 15% en el número de individuos en la ladera NE respecto a la NO, si bien el área basal disminuyó en un 10% aproximadamente, sugiriendo menos individuos pero de mayor tamaño en la orientación NO. Para generar información más precisa, se realizó un análisis de las especies comunes en las 2 exposiciones, *Chiococca pachyphylla*, *Prunus serotina*, *Quercus rysophylla* y *Q. laceyi* no mostraron diferencia significativa en la densidad ($p > 0.05$), mientras que *Q. canbyi* presentó prácticamente 6 veces mayor densidad en la exposición NO que en la NE, siendo significativas estas diferencias ($F = 34.380$, g.l. = 7, $p = 0.001$) (Cuadro 2). Los datos de cobertura mostraron efectos similares a los de abundancia, si bien las diferencias entre orientaciones dejaron de ser significativas para algunas especies. Únicamente *Q. canbyi* presentó una abundancia significativamente mayor en NO que en NE ($F = 9.602$, g.l. = 7, $p = 0.021$).

Según el análisis de componentes principales (PCA) para los datos de densidad, las parcelas se separan claramente en función de su orientación (Fig. 2). El primer componente explica un 33.4% de la varianza (autovalor= 4.672) y el segundo un 22.1% adicional (autovalor= 3.097). Las parcelas en orientación NE y NO se distribuyeron en valores positivos y negativos del eje 1, respectivamente. Las especies que más peso tienen en el primer eje son *Prunus serotina*, *P. mexicana*, *Celtis laevigata*, *Cercis canadensis*, *Pinus pseudostrobus* (éstas con valores positivos), *Quercus canbyi*, *Q. laeta* y *Ceanothus coeruleus* (valores negativos). Por su parte, abundancias elevadas de *Chiococca pachyphylla* se asocian con valores altos del segundo componente y *Juglans mollis* y *Rubus trivialis* con valores negativos. En cualquier caso, es el primer componente y, por tanto, las especies extraídas en él las que marcan la separación clara entre orientaciones.

Para los datos de dominancia, el PCA ofreció la misma clara separación entre orientaciones, si bien, mostró ciertos cambios respecto a la ordenación observada por abundancias en relación con el peso de las especies en cada componente. El primer componente, con un porcentaje de varianza explicada del 30.5%, está asociado positivamente a la dominancia de *Prunus mexicana*, *Cercis canadensis* y *Celtis laevigata*, y negativamente con *Quercus laceyi*. *Quercus canbyi*, *Prunus serotina* y *Ceanothus coeruleus* se asocian con valores positivos del segundo componente (21.6% de varianza explicada), mientras que *Juglans mollis* y *Rubus trivialis* tienen un peso negativo en este eje. Al igual que se ha observado en el PCA de abundancias, es el primer componente el que separa las parcelas según su orientación (Fig. 3).

Riqueza y diversidad. De las 14 especies registradas en la investigación, 9 se presentaron en la exposición NO y 11 en la NE. Los resultados del índice de Margalef (D_{Mg}) coinciden con lo anterior, ya que para la orientación NO se registró un valor de 1.17 ± 0.09 y para la NE de 1.39 ± 0.70 , sin que estas diferencias fueran estadísticamente significativas ($F = 0.386$, g.l. = 7, $p = 0.557$). De acuerdo con el índice de diversidad de Shannon (H') el área NO presentó un valor de 1.35 ± 0.04 y la NE de 1.18 ± 0.29 (Fig. 4). El análisis de varianza determinó la ausencia de diferencias significativas en la diversidad del componente arbóreo entre ambas orientaciones ($F = 1.426$, g.l. = 7, $p = 0.278$). De acuerdo con el coeficiente de similitud de Sorensen para datos cuantitativos, las orientaciones evaluadas mostraron una similitud baja-media (44%) presentando sólo 5 especies en común de las 14 registradas. Las especies que se establecieron en ambas exposiciones fueron *Quercus rysophylla*, *Q. laceyi*, *Q. canbyi*, *Prunus serotina* y *Chiococca pachyphylla*.

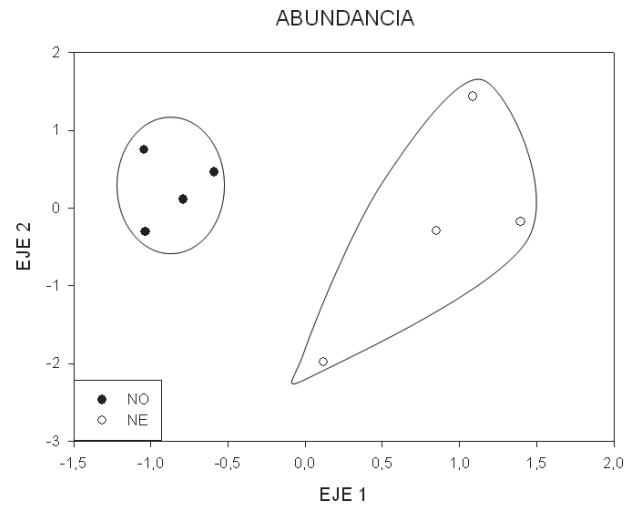


Figura 2. Distribución de las parcelas de estudio según su orientación (NO y NE) en los 2 primeros componentes generados por los datos de abundancia de las especies leñosas.

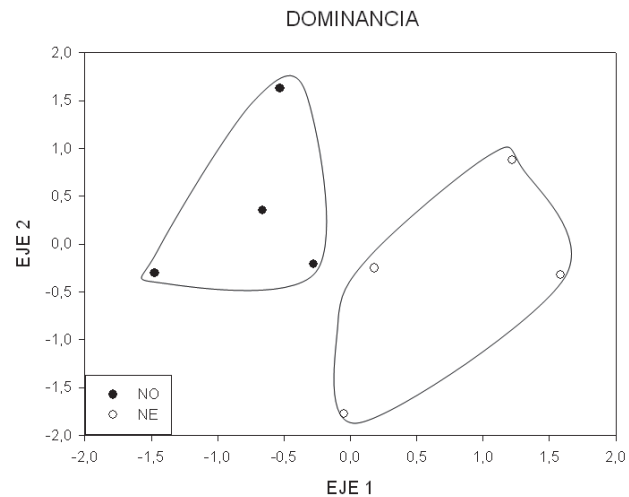


Figura 3. Distribución de las parcelas de estudio según su orientación (NO y NE) en los 2 primeros componentes generados por los datos de dominancia de las especies leñosas.

Discusión

De acuerdo con la clasificación propuesta por Pausas (2004) y Pausas et al. (2004), el 93% de las especies leñosas registradas en la zona de estudio, 10 años después del último incendio, son rebrotadoras facultativas. La capacidad de respuesta de estas especies ante el fuego es responsable de la alta tasa de regeneración de la comunidad vegetal incendiada. Las especies que tienen como estrategia evolutiva rebrotar persisten al fuego, de manera que los individuos de estas especies presentes antes del

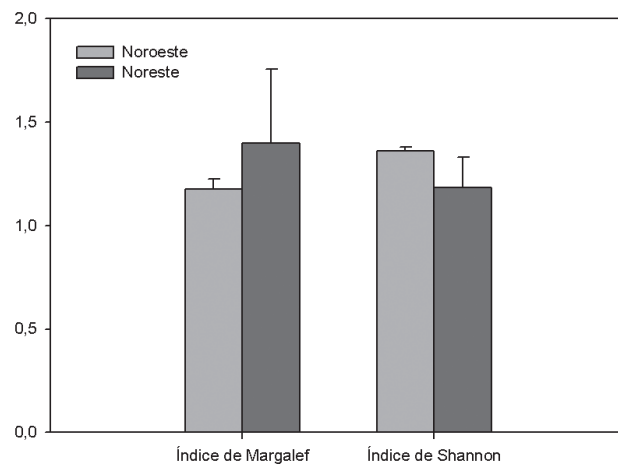


Figura 4. Valores de los índices de diversidad α de Margalef y Shannon (media y error típico) 10 años después del último incendio forestal en un bosque mixto de *Pinus-Quercus* en función de la orientación de la ladera.

incendio vuelven a implantarse en la zona incendiada (Pausas, 2004). En un ecosistema de *Pinus-Quercus* del noreste de México afectado por un incendio en 1998, García (2000) desarrolló un estudio en el cual cuantificó que *Q. rysophylla* y *Q. canbyi* presentaron 9.2 y 8.2 rebrotes por individuo, respectivamente, un año después de haber sufrido el impacto del incendio. Estos rebrotes representan una ventaja frente a las especies no rebrotadoras respecto al acaparamiento y uso de los recursos durante las primeras etapas post-incendio. En las áreas de estudio, objeto de la presente investigación, se registraron 2.15 ± 1.79 y 2.04 ± 1.38 rebrotes por individuo de *Q. rysophylla* y *Q. canbyi*, respectivamente, 10 años después del incendio (datos no mostrados).

La única especie no rebrotadora que se registró fue *Pinus pseudostrobus*. Esta especie presenta como estrategia evolutiva la presencia de una corteza gruesa y resistente que protege al individuo en caso de incendios de baja intensidad (Rodríguez-Trejo y Fulé, 2003). Sin embargo, ante incendios de mayor intensidad los individuos se queman por completo y no persisten. No obstante, se ha registrado que esta especie genera un importante banco de semillas en el suelo (Marroquín et al., 2007). Estas semillas, debido a la alternancia de las temperaturas que se alcanzan en la superficie del suelo de un ecosistema incendiado (Baeza y Roy, 2008), germinan después de un incendio permitiendo la emergencia de nuevos individuos que forman una nueva población. La zona de estudio, al haber sido afectada reiteradamente por incendios de mediana y alta intensidad en las últimas décadas (González et al., 2007), probablemente presenta un banco de semillas poco abundante y de viabilidad reducida, generando una escasa germinación

de esta especie. Sin embargo, Marroquín et al. (2007), en un estudio de un bosque de *Pinus-Quercus* en el noreste de México con el régimen de fuego natural, observaron el establecimiento de 582 plántulas de *Pinus pseudostrous* por hectárea, 3 años después de un incendio.

La persistencia de las poblaciones de especies no rebrotadoras en condiciones de incendios recurrentes es determinada por la longevidad del banco de semillas del suelo (Pausas et al., 2004), así como por sus ciclos vitales; dos incendios de mediana o alta intensidad distanciados por un periodo de tiempo menor al necesario para que la mayoría de los individuos lleguen a la edad adulta, implica la pérdida local de la especie (Pausas, 2004). En las últimas décadas, se han modificado la frecuencia e intensidad de incendios forestales; de manera natural se presentan cada 7.2 años y son superficiales (Jiménez y Alanís, 2011). Desde el año 1920 hubo políticas de supresión del fuego, lo que trajo como consecuencia la acumulación de combustible. Actualmente se presentan incendios de mediana y alta severidad con intervalos de 9.1 años (González et al., 2008). De manera que, a pesar de que las especies del género *Pinus* regeneran bien después de un incendio (Richardson, 2000), la alteración del intervalo y severidad ha eliminado temporalmente las poblaciones de *Pinus pseudostrous* en diversas localidades de la sierra Madre Oriental (Alanís et al., 2008). En estos casos, el establecimiento de las especies germinadoras obligadas está condicionado por el tamaño del incendio, pues la aparición de nuevos individuos dependerá de la llegada de propágulos viables desde individuos semilleros situados en el perímetro del incendio. En el caso de esta investigación los individuos semilleros se encontraban a 0.8 kilómetros.

La densidad del componente arbóreo de las zonas de estudio osciló en torno a los 5 000 individuos/ha con valores de área basal de 25 m²/ha. Estos valores son mayores a los registrados por González et al. (2008), quienes observaron densidades de 3 400 individuos/ha y área basal de 3.40 m²/ha 4 años tras el fuego, poniendo de manifiesto que se siguen produciendo reclutamiento y establecimiento de rebrotes en el periodo comprendido entre los 4 y 10 años. No obstante, estos autores sólo tomaron en consideración individuos con diámetros superiores a 5 cm., mientras que en el presente trabajo se consideraron todos los individuos de diámetro superior a 1 cm.

Cabe destacar que la comunidad madura de *Pinus-Quercus* en el noreste de México presenta una densidad media de 340 individuos/ha (Jiménez et al., 2001). La elevada densidad de pies registrada en esta investigación puede relacionarse en parte con la capacidad que tienen las especies de *Quercus* presentes en el área de estudio, que además de rebrotar de la base del tronco, también rebrotan desde la raíz (obs. per.). Esta capacidad de respuesta ante

el fuego es la responsable de la alta densidad registrada, siendo buena parte de los individuos presentes rebrotes de árboles maduros pre-existentes.

Hemos observado una clara separación de las parcelas en respuesta a su orientación dominante. En las parcelas orientadas a NE se encuentra una mayor densidad de las 2 especies de *Prunus*, *Celtis laevigata*, *Cercis canadensis* y presencia de la especie clave, y única germinadora, *Pinus pseudostrobus*, mientras que en las orientaciones NO abundan las quercíneas (*Q. canbyi* y *Q. laeta*). Estos resultados difieren de los de Otto et al. (2010), quienes no encontraron diferencia significativa en la densidad y cobertura de la regeneración arbórea en exposiciones de ladera norte y sur en bosques templados.

La riqueza específica total ($S=14$) y por exposición ($S_{NO}=9$, $S_{NE}=11$) de la vegetación leñosa fue similar a la registrada en bosques maduros *Pinus-Quercus* del noreste de México. Jiménez et al. (2001) registraron 9 especies, González et al. (2008) 8 especies y Alanís et al. (2008) 7 especies, lo que indica que 10 años después de un incendio existe similitud en riqueza específica de especies leñosas con un ecosistema maduro. La exposición NO presentó menor riqueza específica que la orientación NE, pero mayor diversidad debido a que las especies presentan mayor similitud en las abundancias relativas. De acuerdo con el coeficiente de similitud de Sorensen para datos cuantitativos, las zonas evaluadas (NE vs. NO) mostraron una similitud baja-media (44%), al presentar únicamente 5 especies en común.

Las conclusiones principales de la investigación son: 1) la existencia de una capacidad de rebrote dada por la alta presencia y dominancia de especies arbóreas favorece la recuperación del estrato arbóreo existente previo a los incendios; 2) la disminución/eliminación de la presencia de la especie de *Pinus pseudostrobus* en las zonas quemadas. Si bien la especie está adaptada al fuego mediante una corteza gruesa y un banco de semillas longevo, incendios frecuentes de intensidad media y alta implican una notable disminución de la especie; 3) la ausencia de diferencias entre las 2 laderas evaluadas en cuanto a riqueza, diversidad, densidad y área basal, a pesar de las diferencias en orientación entre ellas, indica que la regeneración de la comunidad vegetal estudiada tras el fuego a medio plazo no es afectada por variaciones microclimáticas asociadas a los cambios en orientación, lo que puede sugerir también una gran resiliencia al efecto de la variación climática; 4) no obstante, las 2 exposiciones presentan diferencias importantes en la composición del compartimento leñoso reflejando respuestas a esas variaciones microclimáticas entre laderas a nivel de especie y 5) de acuerdo con el análisis de componentes principales para la densidad y dominancia, las parcelas se separan claramente en fun-

ción de su orientación. Con los resultados de la presente investigación, se recomienda la generación de estudios encaminados a evaluar acciones de restauración que incorporen ecotecnologías para la reforestación de la especie clave de *P. pseudostrobus*.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por la beca otorgada al primer autor. A Lillian Belle Willcockson, Directora del Parque Ecológico Chipinque, por todas las facilidades otorgadas para el establecimiento y ejecución de la investigación; a Glafiro Alanís Flores, por el apoyo en la identificación de las especies. La Fundación CEAM está subvencionada por Generalitat Valenciana, Fundación Bancaja y los proyectos GRACCIE (Consolider-Ingenio 2010) y FEEDBACKS (Prometeo - Generalitat Valenciana).

Literatura citada

- Alanís, E., J. Jiménez, D. Espinoza, M. A. González, E. Jurado y O. A. Aguirre. 2008. Monitoreo del estrato arbóreo en un área restaurada post-incendio en el Parque Ecológico Chipinque, México. *Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 14:113-118.
- Alanís, E., J. Jiménez, M. Pando, O. A. Aguirre, E. J. Treviño y P. C. García. 2010. Efecto de la restauración ecológica post-incendio en la diversidad y estructura del componente arbóreo del Parque Ecológico Chipinque, México. *Madera y Bosques* 16:39-54.
- Alanís, E., J. Jiménez, A. Valdecantos, M. Pando, O. Aguirre y E. J. Treviño. 2011. Caracterización de regeneración leñosa post-incendio de un ecosistema templado del Parque Ecológico Chipinque, México. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 17:31-39.
- Baeza, M. J. y J. Roy. 2008. Germination of an obligate seeder (*Ulex parviflorus*) and consequences for wildfire management. *Forest Ecology and Management* 256:685-693.
- Calvo, L., S. Santalla, L. Valbuena, E. Marcos, R. Tárrega y E. Luis-Calabuig. 2008. Post-fire natural regeneration of a *Pinus pinaster* forest in NW Spain. *Plant Ecology* 197:81-90.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143:1-10.
- Clifford, H. y W. Stephenson. 1975. An introduction to numerical classification. Academic, London. 229 p.
- Fulé, P. Z. y W. W. Covington. 1999. Fire regime changes in La Michilia Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *Conservation Biology* 13:640-652.
- Fulé, P. Z., J. Villanueva-Díaz y M. Ramos-Gómez. 2005. Fire

- regime in a conservation reserve in Chihuahua, Mexico. *Canadian Journal of Forest Research* 35:320-330.
- García, D. A. 2000. Restauración de la vegetación en los bosques de encino y pino en el Parque Ecológico Chipinque, México. Tesis, Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 81 p.
- González, M. A., L. Schwendenmann, J. Jiménez y R. Schulz. 2008. Forest structure and woody plant species composition along a fire chronosequence in mixed pine-oak forest in the sierra Madre Oriental, northeast Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:161-167.
- González, M. A., L. Schwendenmann, J. Jiménez y W. Himmelsbach. 2007. Reconstrucción del Historial de incendios y estructura forestal en bosques mixtos de pino-encino en la Sierra Madre Oriental. *Madera y Bosques* 13:51-63.
- Himmelsbach, W., E. J. Garza, H. G. Rodríguez, M. A. González, A. E. Estrada y O. A. Aguirre. 2010. Site-conditions reflected by seasonal and diurnal leaf water potentials of four co-occurring tree species in the Sierra Madre Oriental, Mexico. *Forstarchiv* 81:110-117.
- Iniguez, J. M., T. W. Swetnam y S. R. Yool. 2008. Topography affected landscape fire history patterns in southern Arizona, USA. *Forest Ecology and Management* 256:295-303.
- Jiménez, J. y E. Alanís. 2011. Análisis de la frecuencia de los incendios forestales en la sierra Madre Oriental y Occidental del norte de México y sur de Estados Unidos de América. *Ciencia UANL* 14:255-263.
- Jiménez, J., O. A. Aguirre y H. Kramer. 2001. Análisis de la estructura horizontal y vertical en un ecosistema multicohortal de pino-encino en el noreste de México. *Investigación Agraria. Sistemas de Recursos Forestales* 10:355-366.
- Konstantinidis, P., G. Tsiourlis y P. Xofis. 2006. Effect of fire season, aspect and pre-fire plant size on the growth of *Arbutus unedo* L. (strawberry tree) resprouts. *Forest Ecology and Management* 225:359-367.
- Magurran, A. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Oxford. 256 p.
- Marroquín, R. A., J. Jiménez, F. Garza, O. A. Aguirre, E. Estrada y R. Bourguet. 2007. Regeneración natural de *Pinus pseudostrobus* en zonas degradadas por incendio. *Ciencia UANL* 10:33-37.
- Martínez, H. C. y D. A. Rodríguez. 2008. Species diversity after prescribed burns at different intensities and seasons in a high altitude *Pinus hartwegii* forest. *Interciencia* 33:337-344.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley, New York. 547 p.
- Otto, R., B. O. Krüsi, J. D. Delgado, J. M. Fernández-Palacios, E. García-del-Rey y J. R. Arevalo. 2010. Regeneration niche of the Canarian juniper: the role of adults, shrubs and environmental conditions. *Annals of Forest Science*, DOI:10.1051/forest/2010034.
- Pausas, J. G. 2004. La recurrencia de incendios en el monte mediterráneo. In *Avances en el estudio de la gestión del monte mediterráneo*, R. V. Vallejo y J. A. Alloza (eds.). Fundación Centro de Estudios Ambientales del Mediterráneo, Valencia. p. 53.
- Pausas, J. G., R. A. Bradstock, D. A. Keith y J. E. Keeley. 2004. Plant functional traits in relation to fire in crow-fire ecosystems. *Ecology* 85:1085-1100.
- Richardson, D. M. 2000. *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. 527 p.
- Rodríguez, D. A. 2008. Fire Regimes, Fire Ecology, and Fire Management in Mexico. *AMBIO: a Journal of the Human Environment* 37:548-556.
- Rodríguez-Trejo, D. A. y P. Z. Fulé. 2003. Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire* 12:23-37.
- Rodríguez-Trejo, D. A. y R. L. Myers. 2010. Using oak characteristics to guide fire regime restoration in Mexican pine-oak and oak forests. *Ecological Restoration* 28:304-323.
- Scott, J. H. y E. D. Reinhardt. 2001. Assessing crown fire potential by linking models of surface and crown fire behavior. Research paper RMRS-29. USDA Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fort Collins, Colorado.
- Shannon, C. E. 1948. A mathematical theory of communication. *Bell System Technical Journal* 27:397-423 and 623-656.
- van de Water, P. K., S. W. Leavitt y J. L. Betancourt. 2002. Leaf $\delta^{13}\text{C}$ variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia* 132:332-343.
- Vidal, O. J. y A. Reif. 2011. Effect of a tourist-ignited wildfire on *Nothofagus pumilio* forests at Torres del Paine biosphere reserve, Chile (Southern Patagonia). *Bosque* 32:64-67.
- Villarreal, M. L. y S. R. Yool. 2008. Analysis of fire-related vegetation patterns in the Huachuca Mountains, Arizona, USA, and Sierra los Ajos, Sonora, Mexico. *Fire Ecology* 4:14-33.
- Weiguo, S., C. Sha y L. Guangqi. 2008. Dynamics of leaf area index and canopy openness of three forest types in a warm temperate zone. *Frontiers of Forestry in China* 3:416-421.
- Woods, S. W., A. Birkas y R. Ahl. 2007. Spatial variability of soil hydrophobicity after wildfires in Montana and Colorado. *Geomorphology* 86:465-479.
- Yocom, L. L., P. Z. Fulé, P. M. Brown, J. N. Cerano, J. Villanueva-Díaz, D. A. Falk y E. Cornejo-Oviedo. 2010. El Niño–Southern Oscillation effect on a fire regime in northeastern Mexico has changed over time. *Ecology* 91:1660-1671.



Phylogenetic measures applied to the conservation of Mexican marsupials

Medidas filogenéticas aplicadas para la conservación de los marsupiales mexicanos

Margarita Medina-Romero¹, Irene Goyenechea^{2✉} and Jesús Castillo-Cerón¹

¹Museo de Paleontología, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 1-397, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

²Laboratorio de Sistemática Molecular, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Apartado postal 1-69, 42001 Pachuca, Hidalgo, México.

✉ ireneg28@gmail.com

Abstract. The didelphimorphs in Mexico are found all over the country except for the Baja California Peninsula. The aim of this study was to use 3 methods to assess the phylogenetic diversity of the species *Marmosa mexicana*, *Tlacuatzin canescens*, *Caluromys derbianus*, *Chironectes minimus*, *Didelphis marsupialis*, *Didelphis virginiana*, *Metachirus nudicaudatus*, and *Philander opossum*, and to determine the potential conservation areas for these mammals. Phylogenetic information was included to measure the taxonomic weighting, taxonomic dispersion, and taxonomic distinctness within the Mexican biogeographic provinces. In addition, a gap analysis was performed to show which protected areas contain the didelphimorphs listed under a conservation category. Considering phylogenetic diversity with the former analysis, results indicate that the biogeographic provinces most important for conservation of didelphimorphs are the Gulf of Mexico, the Pacific Coast, and Oaxaca, although Soconusco and Sierra Madre del Sur also have to be considered. We also observed that not all of the richest sites corresponded with current protected areas. This study is important because it employed different conservation approaches based on phylogenetic measures and was focused on Mexican marsupials, of which 1 species is endemic and 2 are of conservation concern.

Key words: didelphimorphs, gap analysis, phylogenetic diversity, taxonomic dispersion, taxonomic distinctness, taxonomic weight.

Resumen. El orden Didelphimorphia se encuentra distribuido en todo México excepto en la península de Baja California. En este trabajo se evaluó la diversidad filogenética para las especies *Marmosa mexicana*, *Tlacuatzin canescens*, *Caluromys derbianus*, *Chironectes minimus*, *Didelphis marsupialis*, *Didelphis virginiana*, *Metachirus nudicaudatus* y *Philander opossum*, y se determinaron las áreas potenciales de conservación para estos organismos. Para realizar los análisis de peso taxonómico, dispersión taxonómica y diferenciación taxonómica se incluyó información filogenética. También se realizó un análisis de vacíos y omisiones (gap analysis) para evaluar si las áreas protegidas contienen a los didelphimorfos bajo alguna categoría de protección. Al combinar los resultados de todos los análisis se concluyó que las provincias biogeográficas más importantes en la conservación de los marsupiales son la del Golfo de México, Costa del Pacífico y Oaxaca, pero también son importantes Soconusco y la Sierra Madre del Sur. Se identificaron sitios de gran riqueza específica que no corresponden con la ubicación de áreas naturales protegidas. Por último este estudio es importante por emplear diferentes medidas filogenéticas que pueden ser usadas en conservación de los marsupiales mexicanos, de los cuales dos especies se encuentran bajo alguna categoría de conservación y una es endémica.

Palabras clave: didelphimorfos, análisis de vacíos, diversidad filogenética, dispersión taxonómica, diferenciación taxonómica, peso taxonómico.

Introduction

Over the last 30 years, conservation biology has improved the quality of information used in diversity studies. When the species is considered the unit of analysis, results can provide important information on conservation decision-making if they include phylogenetic diversity and complementarity (Eguarte

et al., 1999). Traditionally, species richness in areas was analyzed giving the same value to all the taxa. In recent times, distinct taxa have different conservation priorities when threatened; also, different conservation values are given to species when they are not part of the same phylogenetic group (Atkinson, 1989).

Didelphimorphs are American marsupials distributed along the entire American Continent. They are an ancient group present since the Cretaceous. South America has a vast number of endemic species and the highest diversity.

Recibido: 30 marzo 2012; aceptado: 02 julio 2012

In Mexico, marsupials are distributed throughout the country except Baja California Peninsula, but their highest richness and diversity is in the southern part of the country (Ceballos y Oliva, 2005). Species under protection are *Caluromys derbianus* and *Metachirus nudicaudatus* listed as threatened, and *Chironectes minimus* listed as in danger of extinction (SEMARNAT, 2010).

Conserving American marsupials is important from an evolutionary, biogeographical, ecological, and morphological point of view due to the features kept from the Australasian radiations. Different methods used to analyze taxonomic distinctness depend on spatial and taxonomic scale and the quality of data. It is important to consider that to make the best conservation decisions, priority of areas is not based only on possession of a high number of species, but also on the evolutionary history of the species (Eguiarte et al., 1999; Martín-Piera, 1999). In contrast, the method of gap analysis compares places with high biological richness with protected areas to propose new places for conservation (Scott et al., 1987; Bojórquez and Flores-Villela, 1991). The aim of this work was to determine which of the Mexican biogeographic provinces (*sensu* Arriaga et al., 1997) have the highest phylogenetic diversity of didelphimorph mammals and which of these provinces are most relevant for conservation considering different approaches. We used the taxonomic weight measure by Vane-Wright et al. (1991), the taxonomic dispersion measure proposed by Williams et al. (1991), and the taxonomic distinctness measure of Warwick and Clarke (1995). Then we used gap analysis to identify which protected areas include the highest richness of didelphimorphs, to verify whether the species are protected in any of these areas, and to identify places that should be protected.

Materials and methods

Data. A phylogenetic analysis was performed with PAUP* 4.0 b10 (Swofford, 1999). For maximum-parsimony analysis, all the characters were equally weighted based on the phylogenetic relationships inferred by Voss and Jansa (2003). Heuristic searches were performed with 1 000 random additions of taxa and a tree-bisection reconnection (TBR) algorithm was used for the branch swapping with nodal support assessed by 1 000 bootstrap replicates. *Caluromys derbianus* was added to the data matrix and the codification of characters was based on previous published descriptions (Voss and Jansa, 2003; Bucher and Hoffman, 1980).

The data matrix of 45 taxa and 71 morphological-karyological characters (Voss and Jansa, 2003; Bucher and

Hoffman, 1980) is shown in Appendix. The cladogram obtained was the result of a bootstrap analysis, which was used for the taxonomic weight method.

Taxonomic dispersion, taxonomic distinctness, and gap analysis were performed based on georeferenced data from 5 electronic databases of zoological collections for the 8 species of didelphimorphs present in Mexico: *Marmosa mexicana* Merriam, 1897; *Tlacuatzin canescens* Allen, 1893, Voss and Jansa, 2003; *Caluromys derbianus* Waterhouse, 1841; *Chironectes minimus* Zimmerman, 1780; *Didelphis marsupialis* Linnaeus, 1758; *Didelphis virginiana* Kerr, 1792; *Metachirus nudicaudatus* Desmarest, 1817; and *Philander opossum* Linnaeus, 1758. Data were retrieved from SNIB (Sistema Nacional de Información sobre Biodiversidad) of CONABIO, AMNH (American Museum of Natural History), MaNIS (Mammal Network Information System), GBIF (Global Biodiversity Information), and REMIB (Red Mundial de Información sobre Biodiversidad). The final data set included 1 828 records taxonomically validated by experts from each database and a georeferenced site or locality where the organism was collected. Species collection records were assigned to 16 of the 19 biogeographic provinces of Mexico (Fig. 1) defined by Arriaga et al. (1997); the remaining 3 correspond to California, Baja California, and el Cabo provinces, where didelphimorphs are absent.

Phylogenetic methods. a) *Taxonomic weight and complementarity.* Proposed by Vane-Wright et al. (1991), the taxonomic weight and complementarity method identifies diversity critical points. Like the taxonomic dispersion method (below), it takes into account phylogenetic and biogeographic information. This method does not consider whether species are plesiomorphic or apomorphic before the analysis is performed (Vane-Wright et al., 1991), but it considers monophyletic groups within taxa. The difference between taxonomic weight and taxonomic dispersion is that the former includes the taxonomic weight for each species and uses complementarity to detect and propose possible protected areas. Complementarity identifies the minimum number of protected areas needed to ensure the maximum number of species (Williams, 2001).

The analysis of taxonomic weight included the 45 species of didelphimorphs in order to avoid sampling error from including only the Mexican species. In this work we only presented the results for Mexican opossums. We used 4 taxonomic measures (I), (Q), (W), and (P), to evaluate the information on the cladogram. The first index (I) corresponds to the number of monophyletic groups to which each species belongs; this value reflects the number of nodes from the root of the tree to the node subtending the terminal taxon. The basal phylogenetic weight (Q) is



Figure 1. Mexican Biogeographic Provinces by Arriaga et al. (1997) and provinces with maximum taxonomic dispersion. 01 California (clf); 02 Baja California (bc); 03 del Cabo (cab); 04 Sonora (son); 05 Altiplano Norte (apn); 06 Altiplano Sur (aps); 07 Tamaulipeca (tam); 08 Sierra Madre Occidental (smo); 09 Sierra Madre Oriental (sme); 10 Eje Volcánico (vol); 11 Depresión del Balsas (bal); 12 Sierra Madre del Sur (sms); 13 Costa del Pacífico (pac); 14 Golfo de México (gm); 15 Oaxaca (oax); 16 Soconusco (scn); 17 Los Altos de Chiapas (chi); 18 Yucatán (yuc); and 19 Petén (ptn). The provinces with maximum taxonomic dispersion are represented in background pattern. The Pacific Coast shown in dark gray and Gulf of Mexico in light gray have the maximum taxonomic dispersion, containing all the species of didelphimorphs (8 species). The Soconusco province represented with dots and Sierra Madre del Sur with lines, follow in importance because both include at least 1 species from each node in the phylogeny of the Mexican didelphimorphs (7 species).

the sum of I divided by the smallest value of I. The number of taxa that contribute to the total diversity of the group (W), is the total sum of Q divided by the minimum value of Q. The measure (P) is the percentage of the W value for each taxon, and is the result of the multiplication of each value of W times one hundred and divided by the total of W (Vane-Wright et al., 1991). The taxonomic singularity percentage (P%) was calculated to identify areas of highest priority in didelphimorphs conservation. Areas with 100 (P%) were the best option for conservation, but also the sets of areas that summed to 100.

Once the value of W was obtained, the distributions of the didelphimorphs in the biogeographic provinces and the phylogenetic information were included to prioritize using complementarity.

b) Taxonomic dispersion (Williams et al., 1991). We constructed a data matrix of taxa vs. biogeographical provinces (8x16) and coded the presence or absence of taxa to identify areas with the highest number of taxa in regard to the phylogeny of didelphimorphs (Voss and Jansa, 2003; modified by Medina-Romero, 2007). Those areas that include all taxa possess the maximum dispersion. Areas of interest are those with the highest representation

of species in the subclades when it is not possible to protect all species (Williams et al., 1991).

c) Taxonomic distinctness. Warwick and Clarke (1995) proposed this method to synthesize the path of relationships in a sample. They described the mean taxonomic distance between 2 organisms selected randomly in the phylogeny or in the Linnaean taxonomy for the entire species community. This method avoids the requirement of having resolved phylogenies, which are unknown for many taxonomic groups, but it is essential to have a Linnaean classification that reflects the different relationships of similarity between species (Clarke and Warwick, 1998a, b, 2001; Warwick and Clarke, 1995, 1998). We only used the average taxonomic distinctness proposed by Warwick and Clarke (1995), because the order Didelphimorphia comprises 8 species in Mexico and no other taxa were included to strengthen the analysis.

To obtain this value, 2 matrices with the taxonomic classification of didelphimorphs were prepared in Excel. The first matrix included different Linnaean categories (species, genus, family, order, superorder, subclass, and class); the second matrix was scored for presence or absence of taxa for each of the biogeographic provinces. Fourteen provinces were included under the criteria of having 3 or more taxa in each one. The provinces of Sonora (son) and the Altiplano del Norte (apn) were not included because they contained only 2 and 1 species, respectively. The average taxonomic distinctness values and a funnel graph were obtained with the program Primer 5 (PRIMER-E, 2001; Clarke and Warwick, 2001).

d) Gap analysis. Gap analysis is a cartographic technique proposed by Scott et al. (1987) to compare areas with high species richness and location of protected areas (Miller, 1994). There are 163 protected areas in Mexico (CONANP, 2007); the map used for the analysis included only 35 areas where the highest species richness for didelphimorphs was found based on results from taxonomic dispersion, taxonomic weight, and taxonomic distinctness (Fig. 2).

Results

We obtained a total of 100 trees and one strict consensus cladogram for the order Didelphimorphia (Fig. 3). The resulting values for the most parsimonious trees were length= 189 steps, consistency index= 0.481 and retention index= 0.830. The hypothesis shown was strongly supported by the bootstrap analysis.

a) Taxonomic weight and complementarity. The analysis of taxonomic weight showed *C. derbianus*, *T. canescens*, *M. mexicana*, and *M. nudicaudatus* as the most plesiomorphic taxa with the highest taxonomic weight of 3.00 (Fig. 3), followed by *C. minimus* with a value of 2.00, *D. marsupialis*

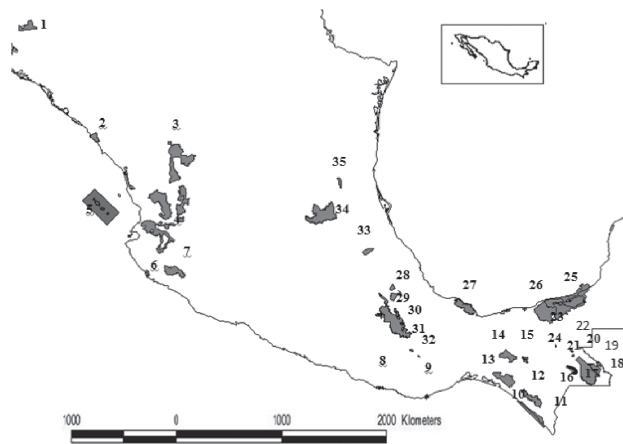


Figure 2. Protected areas used for gap analysis. (1) Sierra de Álamo, (2) Meseta de Cacaxtla, (3) La Michilia, (4) Cuenca Alimentadora del Distrito de Riego 043 del Estado de Nayarit, (5) Islas Mariás, (6) Chamela-Cuixmala, (7) Sierra de Manantlán, (8) Lagunas de Chacahua, (9) Huatulco, (10) La Encrucijada, (11) volcán Tacana, (12) El Triunfo, (13) La Sepultura, (14) Selva El Ocote, (15) Cañón El Sumidero, (16) Lagunas de Montebello, (17) Montes Azules, (18) Lacan-Tun, (19) Chan-Kin, (20) Bonampak, (21) Naha, (22) Metzabok, (23) Palenque, (24) Cascada de Agua Azul, (25) Laguna de Terminos, (26) Pantanos de Centla, (27) Los Tuxtlas, (28) Pico de Orizaba, (29) Cañón de Río Blanco, (30) Tehuacan-Cuicatlán, (31) Benito Juárez, (32) Yagul, (33) Cuenca Hidrográfica del Río Necaxa, (34) Sierra Gorda, (35) Sierra del Abra-Tanchipa.

and *Philander opossum* with a value of 1.20, and the lowest taxonomic weight was for *D. virginiana* with a value of 1.00. Based on the taxonomic singularity percentage, the provinces with the highest priority were the Gulf of Mexico (gm) and the Pacific Coast (pac) with 100% of phylogenetic information (20.40), followed by Soconusco (scn) and the Sierra Madre del Sur (sms) with 85.3%. The percentages of phylogenetic information for each biogeographic province are shown in Fig. 4. The taxonomic weight index is used along with complementarity to prioritize crucial areas for conservation. Applying this, the counterpart area for the Sierra Madre del Sur (sms) province is Soconusco (scn); the former province preserves all taxa except *Metachirus nudicaudatus* with 85.3% of phylogenetic information, but this species is included in the latter province with 14.7%. In other words, these 2 provinces include all 8 species of didelphimorphs in Mexico. Another possible complementarity hypothesis is the province of Soconusco with 85.3% of phylogenetic information, which is complemented by the 14.7% of Chiapas province.

b) Taxonomic dispersion. The Gulf of Mexico (gm) and Pacific Coast (pac) provinces had the highest taxonomic dispersion ($W_{total} = 20.40$ equivalent to 100%; Fig. 4). All species of didelphimorphs occur in both areas

(Fig. 1). Assuming that it is not always possible to protect all species, the area with the highest taxonomic dispersion is the Soconusco province (scn; Fig. 4), because it includes at least 1 species from each node in the phylogeny of the didelphimorphs and 7 of the 8 species distributed in Mexico (*C. derbianus*, *C. minimus*, *D. marsupialis*, *D. virginiana*, *P. opossum*, *M. nudicaudatus*, and *M. mexicana*). Another important province is the Sierra Madre del Sur (sms), because it includes the same species as Soconusco except the narrow endemic, *T. canescens*, and it also includes *M. nudicaudatus* (Fig. 1); that is why it is preferred over the rest of the biogeographic provinces.

c) Taxonomic distinctness. The area with the highest taxonomic distinctness was the Oaxaca (oax) province with a value of 38.1. This province includes *C. derbianus* and *T. canescens* (endemic to Mexico), but 2 species are absent, *M. nudicaudatus* and *C. minimus*, both listed as protected (SEMARNAT, 2010). The provinces of Sonora (son) and the Altiplano del Norte (apn) were not included because they contained only 2 and 1 species, respectively.

d) Gap analysis. A total of 35 protected areas were identified within the biogeographic provinces of Pacific Coast, Gulf of Mexico, Soconusco, Sierra Madre del Sur, and Oaxaca (Table 1). The gap analysis comparing the species' shared in the protected areas (Table 2) indicates that Palenque has 5 species, and Los Tuxtlas and Cañón del Río Blanco 4 species each (Fig. 6). None of the protected areas contained all species of marsupials. Palenque had the highest number of didelphimorph species. Moreover, it included *C. minimus* and *C. derbianus*, which are listed as "protected" and "threatened" respectively (SEMARNAT, 2010).

Discussion

The application of biogeographic methods for conservation has led to a different perspective for making better proposals in this topic (Whittaker et al., 2005). Under this assumption we used different biogeographic methods to analyze and to assess priorities in conservation status for the didelphimorphs species in the natural protected areas of Mexico by combining taxonomic distinctness, taxonomic weight, taxonomic dispersion, complementarity, and gap analysis, although we are aware that there are other biogeographic and ecological methods available.

Previous studies on Mexican marsupials using taxonomic dispersion were not found even though this method integrates distribution and taxonomic relationships of didelphimorphs to establish possible areas for conservation. Taxonomic dispersion and taxonomic weight gave us similar results and indicate that the southern portions of the Gulf of Mexico and

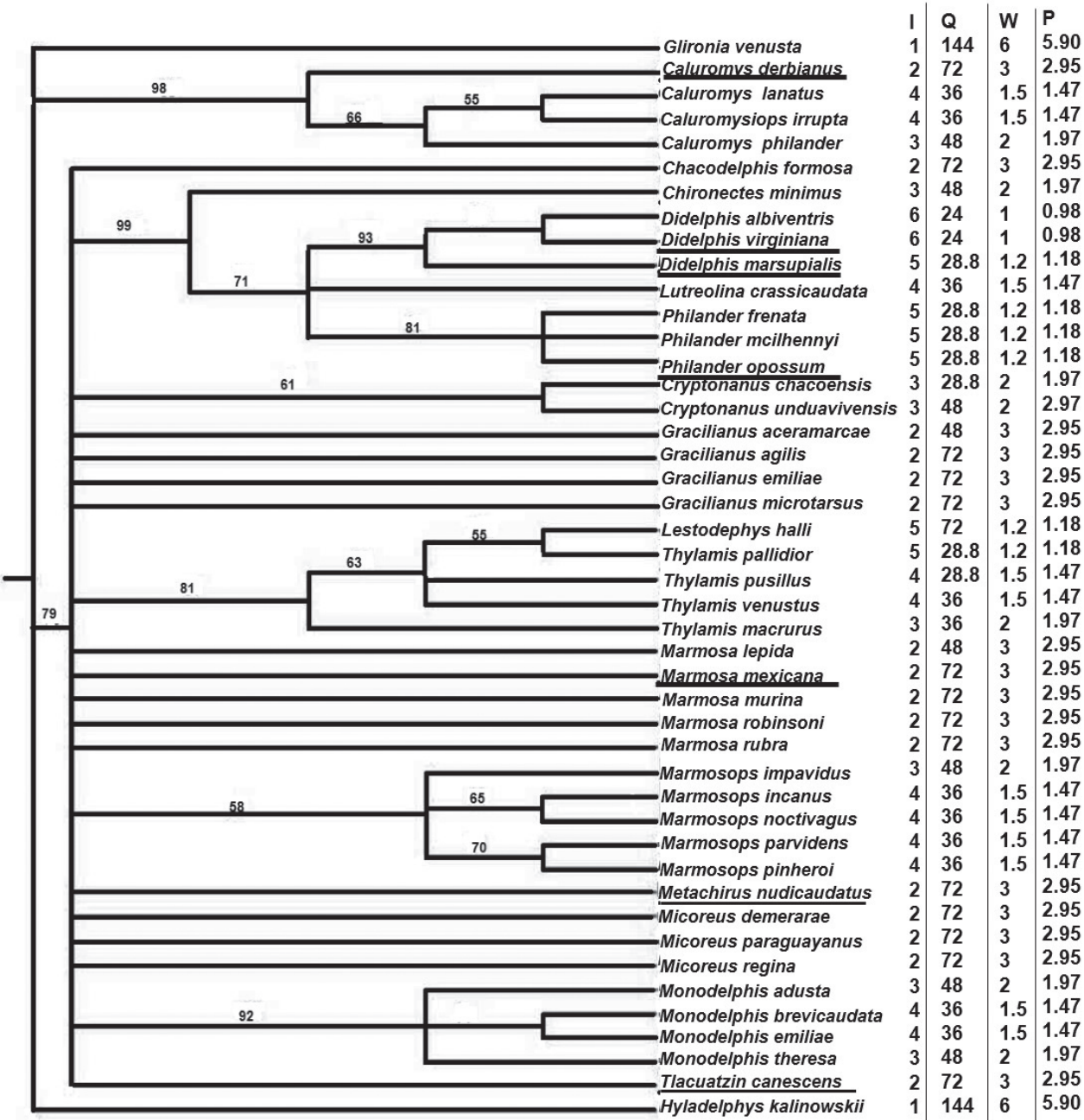


Figure 3. Didelphimorph phylogenetic relationships (species underlined represent marsupials present in Mexico) with bootstrap values indicated above the branches of the tree. Taxonomic weight measures are showed in columns. (I), number of taxonomic groups; (Q), basal phylogenetic weight; (W), number of taxa that contribute to the total diversity of the group, and (P), percentage of the W value for each taxon. The total value for (I) was 144, for (Q) 2240.8, and for (W) 101.7.

the Pacific Coast, followed by the Soconusco and the Sierra Madre del Sur, are important for didelphimorphs conservation. The taxonomic distinctness analysis shows that the province of Oaxaca stands out as the most important area for didelphimorphs conservation. Areas with maximum taxonomic dispersion were the Gulf of

Mexico and the Pacific Coast. These provinces have a large territorial extension, and the 8 didelphimorphs species were located only in the southern portion of these areas. If it is not always possible to protect all species, the Soconusco and the Sierra Madre del Sur provinces should be the subsequent conservation areas considered in order

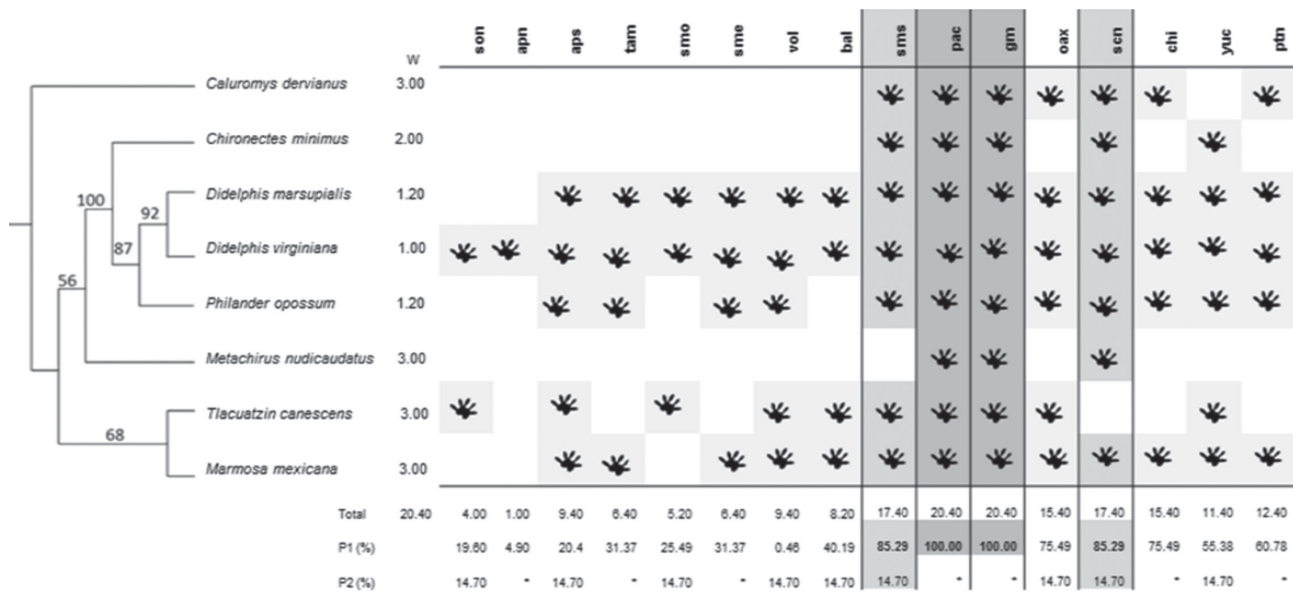


Figure 4. Taxonomic weight, taxonomic dispersion, and priority conservation areas for the Mexican species of didelphimorphs. The phylogenetic relationships of Mexican didelphimorphs and bootstrap values (Voss and Jansa, 2003; modified by Medina-Romero, 2007) are shown on the left. The distribution of each taxon by biogeographic province is given on the right. The letter W corresponds to the taxonomic weight obtained on fig 2. P1 indicates the percentage of taxonomic weight for each area, P2 shows the taxonomic weight without first choice areas; this means areas that lack taxa. The biogeographic provinces are abbreviated as follows: Sonora (son), Altiplano Norte (apn), Altiplano Sur (aps), Tamaulipeca (tam), Sierra Madre Occidental (smo), Sierra Madre Oriental (sme), Eje Volcanico (vol), Depresion del Balsas (bal), Sierra Madre del Sur (sms), Costa del Pacífico (pac), Golfo de México (gm), Oaxaca (oax), Soconusco (scn), Los Altos de Chiapas (chi), Yucatán (yuc), and Petén (ptn). Dark gray areas show maximum taxonomic dispersion; those delimited with a line follow in order of importance.

of importance, where at least 1 taxon from each node of the cladogram is found, even though *M. nudicaudatus* is not included within the Sierra Madre del Sur. Gap analysis showed that most of the didelphimorphs richness is found in protected areas, including *C. derbianus* and *C. minimus*, which are in risk of extinction. Nevertheless we can propose to establish a biological corridor connecting the protected areas, focusing on those of the most southern part of the country, to strengthen dispersal among these mammals and to guarantee the protection of *M. nudicaudatus* and *C. minimus*, both with distributions restricted to the area mentioned above.

Taxonomic distinctness measures have been applied to conservation biology in different ways. Bhat and Magurran (2006), working with fish, argued that these measures have a vast potential for environmental evaluation and conservation biology. García-Marmolejo et al. (2008) employed these measures to establish conservation priorities for Neotropical mammals. They determined that Oaxaca and Chiapas were the areas with the highest specific diversity. Our results show that Oaxaca is also an area with high taxonomic distinctness for marsupials. García-Marmolejo et al. (2008) evaluated the overlapping of panbiogeographic nodes with

protected areas, and found that 1 site of highest diversity richness for mammals was found in Los Altos de Chiapas, which included 2 didelphimorphs, *M. mexicana* and *C. derbianus*. This information partially coincides with our results where Palenque is considered the richest area for didelphimorphs. These results from Mexican marsupials represent another example of the usage of these measures to assess terrestrial mammal conservation biology.

Using gap analysis and herpetofauna data, Ochoa-Ochoa and Flores-Villela (2006) found that approximately 40% of the protected areas of Mexico coincided with places of high richness for these organisms. Additionally, Urbina-Cardona and Flores-Villela (2010) found that the hotspot areas were concentrated in the southeast part of Mexico, which is congruent with our results for marsupials. The above results also agree with the latitudinal and richness patterns proposed by Ceballos and Oliva (2005) and Ceballos (2007), who established that the highest richness of Mexican marsupials occurs in southern Mexico, and that the reserves with the highest species number are located in tropical forest areas.

Based on the results of our work, we noticed that it is better to combine different methods to make decisions, because a better conservation proposal can

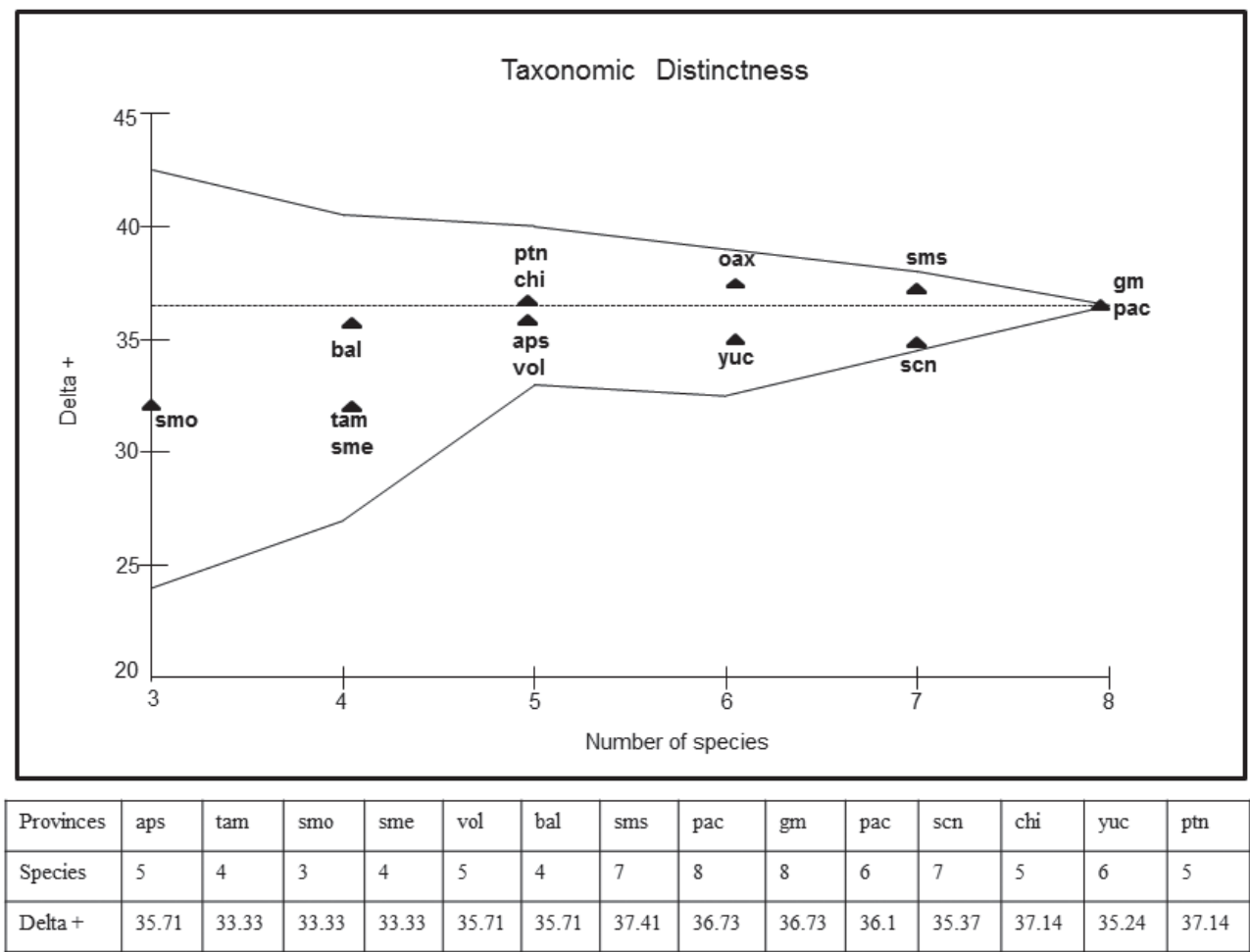


Figure 5. Funnel graph obtained with Primer 5, on the x-axis the species richness and on the y-axis the taxonomic distinctness or delta plus values. Triangles correspond to the biogeographic provinces where didelphimorphs are distributed. The maximum taxonomic richness is in the provinces of Gulf of Mexico and Pacific Coast; the maximum taxonomic distinctness is located in the Oaxaca province with a value of 38.1. The table below shows the values of the delta+ and the richness for each biogeographic province.

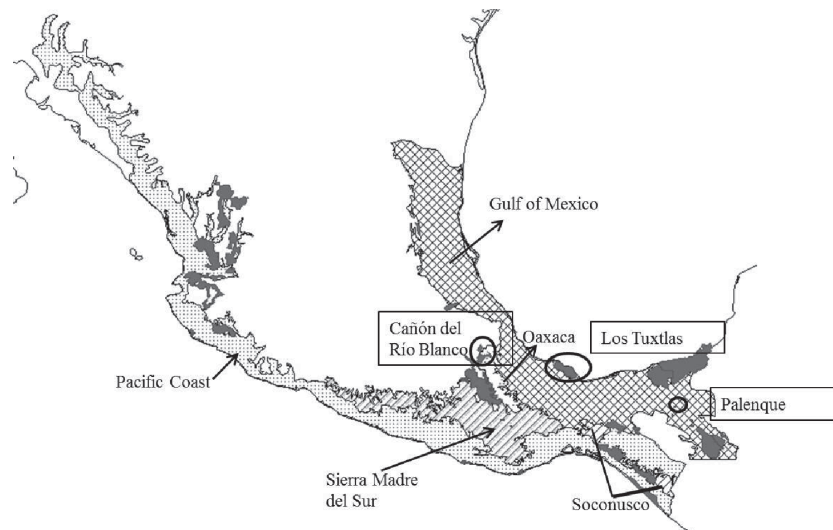
Table 1. Protected areas located in the biogeographic Mexican provinces employed for the gap analysis

| Biogeographic province | Protected Areas |
|------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| Pacific Coast | Sierra de Álamo, Meseta de Cacaxtla, La Michilia, Cuenca Alimentadora del distrito de riego 043 del estado de Nayarit, Islas Marías, Chamela-Cuixmala, Sierra de Manantlán, Lagunas de Chacahua, Huatulco, La Encrucijada, Lagunas de Montebello |
| Gulf of Mexico | Selva el Ocote, Cañón El Sumidero, Montes Azules, Lacan-tun, Chan-kin, Bonampak, Naha, Metzabok, <u>Palenque</u> , Cascada de Agua Azul, Laguna de Terminos, Pantanos de Centla, <u>Los Tuxtlas</u> , Cuenca Hidrográfica del Río Necaxa, Sierra Gorda, Sierra del Abra-Tanchipa |
| Soconusco | Volcán Tacana, El Triunfo, La Sepultura |
| Sierra Madre del Sur | Tehuacan-Cuicatlán, Benito-Juárez, Yagul |
| Oaxaca | Pico de Orizaba, <u>Cañón de Río Blanco</u> |

Areas underlined correspond to areas that protect didelphimorph species (see Fig. 6).

Table 2. Results obtained from the gap analysis indicating the protected areas with the maximum richness and didelphimorph's species found there

| Protected areas | Didelphimorph's species | Number of species |
|----------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|
| Palenque | <i>Marmosa mexicana</i> , <i>Chironectes minimus</i> , <i>Caluromys derbianus</i> , <i>Didelphis marsupialis</i> , <i>Philander opossum</i> | 5 |
| Los Tuxtlas | <i>Philander opossum</i> , <i>Caluromys derbianus</i> , <i>Didelphis marsupialis</i> , <i>Didelphis virginiana</i> | 4 |
| Cañón del Río Blanco | <i>Marmosa mexicana</i> , <i>Caluromys derbianus</i> , <i>Philander opossum</i> , <i>Didelphis virginiana</i> | 4 |

**Figure 6.** Combination of the results of all analyses: taxonomic weighting, taxonomic dispersion, taxonomic distinctness, and gap analysis indicating the biogeographic provinces with its highest species number: Pacific Coast (8 species), Gulf of Mexico (8 species), Sierra Madre del Sur (7 species), Soconusco (7 species), and Oaxaca (delta value of 38.1). In dark gray are showed the protected areas contained in the biogeographic provinces mentioned above; circled are the Protected areas containing maximum number of didelphimorph species for conservation: Palenque (5 species), Los Tuxtlas and Cañón de Río Blanco (4 species each; see table 2).

be obtained. This approach has been applied in different works; for example, Torres-Miranda et al. (2011) used complementarity, richness, and endemism patterns of red oaks in Mexico and Central America, and Vázquez and Valenzuela-Galván (2009) studied mammals with the same methods. Both studies coincide with our results in locating the highest richness area for plants and mammals in southern Mexico. Also the results of Vázquez et al. (2009) employing complementarity with mammals are congruent with our results in that the Pacific Coast, Sierra Madre del Sur, and Soconusco are the most species rich areas in the country. Finally, our results partially coincide with Escalante et al. (2009), who used optimality criterion, parsimony analysis of endemicity, and niche modelling methods and concluded that the regions of the central Pacific Coast, Chiapas, Transmexican volcanic belt, and the Yucatán Peninsula should be considered as endemism areas which partially correspond to similar areas in our study.

Acknowledgements

We thank D. Gernandt and A. Contreras for comments and corrections to an earlier version of the manuscript. This work was partially funded by Projects FOMIX-CONACyT Hidalgo 43761 "Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo", and 95828 "Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo (segunda fase)".

Literature cited

- Arriaga, L. C., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista and R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad CONABIO. México, D. F. http://www.biodiversidad.gob.mx/pais/pdf/CapNatMex/Vol%20I/101_Elconocimientobiog.pdf; last access: 29.II.2012.
- Atkinson, I. 1989. Introduced animals and extinctions. In Conservation for the twenty first century, D. Western and M.

- Pearl (eds.). Oxford University Press, New York. p. 54-69.
- Bhat, A. and A. E. Magurran. 2006. Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography* 29:104-110.
- Bojorquez-Tapia, L. A. and O. Flores-Villela. 1991. Aspectos Legales y Metodológicos de la Bioconservación en México. *In* Memorias del Seminario sobre conservación de la Diversidad Biológica en México, J. Llorente-Bousquets, H. E. Ponce, O. Flores-Villela. (eds.). México, D. F. No. 2. p.1-23.
- Bucher, J. and R. Hoffmann. 1980. *Caluromys derbianus*. *American Society of Mammalogists* 140:1-4.
- Ceballos G. and G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. 1ª edición CONABIO y Fondo de Cultura Económica. México, D. F. 986 p.
- Ceballos, G. 2007. Conservation priorities for mammals in megadiverse Mexico: the efficiency of reserve networks. *Ecological Applications* 17:569-578.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick. 1998a. Quantifying structural redundancy in ecological communities. *Oecologia* 113:278-289.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick. 1998b. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35:523-53.
- Clarke, K. R. and R. M. Warwick. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth. p. 172.
- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2007. Mapa de áreas naturales protegidas de México. <http://www.conanp.gob.mx/regionales/>; last access: 29.II.2012.
- Eguiarte, L. E., J. Larson-Guerra, J. Nuñez-Farfán, J. Martínez-Palacios, A. Santos-del Prado and H. T. Arita. 1999. Diversidad Filogenética y conservación: ejemplos a diferentes escalas y una propuesta a nivel poblacional para *Agave victoriae-reginae* en el desierto de Chihuahua, México. *Revista Chilena de Historia Natural* 72:475-492.
- Escalante, T., C. Szumik and J. J. Morrone. 2009. Areas of endemism of Mexican mammals reanalysis applying the optimality criterion. *Biological Journal of the Linnean Society* 98:468-478.
- García-Marmolejo, G., T. Escalante and J. J. Morrone. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical* 15:41-65.
- Martín-Piera, F. 1999. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? Versión electrónica del artículo publicado. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 20:25-55.
- Medina-Romero, M. 2007. Biogeografía del Orden Didelphimorphia en México. Thesis. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (UAEH). México. 88 p.
- Miller, R. I. 1994. Setting the scene. *In* Mapping the Diversity of Nature. R. I. Miller (ed.). Chapman and Hall, London. p. 3-17.
- Ochoa-Ochoa, L. M. and O. Flores-Villela. 2006. Áreas de Diversidad de Endemismo de la Herpetofauna Mexicana. UNAM, CONABIO. México, D. F. p. 211.
- PRIMER LTD. 2001. Plymouth Routines In Multivariate Ecological Research PRIMER ver 5.2.4. Plymouth United Kingdom. p. 243-256.
- Scott, J. M., B. Csuti, J. D. Jacobi and J. E. Estes. 1987. Species Richness. *Bioscience* 37:782-788.
- SEMARNAT (Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010. Protección ambiental-especies nativas de México de Flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-lista de especies en riesgo. *Diario oficial de la federación*, 30 de diciembre de 2010. p. 1-78.
- Swofford, D. L. 1999. PAUP*. Phylogenetic analysis using parsimony (and other methods). Ver 4. Sinauer Associated. Sunderland.
- Torres-Miranda, A., I. Luna-Vega and K. Oyama. 2011. Conservation Biogeography of red oaks (*Quercus* section Lobatae) in Mexico and Central America. *American Journal of Botany* 98:290-305.
- Urbina-Cardona, J. N. and O. Flores-Villela. 2010. Ecological-Niche Modeling and Prioritization of Conservation-Area Networks for Mexican Herpetofauna. *Conservation Biology* 24:1031-1041.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries and P. H. Williams. 1991. What to protect? Systematics and the agony of a choice. *Biological Conservation* 55:235-254.
- Vázquez, L. and D. Valenzuela-Galván. 2009. Que tan bien representados están los mamíferos mexicanos en la red federal de áreas naturales protegidas del país? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:249-285.
- Vázquez, L., Bustamante C. G. and D. G. Bahena-Arce. 2009. Area Selection for conservation of Mexican mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 32:29-39.
- Voss S. R. and S. H. Jansa. 2003. Phylogenetic studies on didelphid marsupials II. Nonmolecular data and new IRBP sequences: separate and combined analyses of Didelphine relationships with denser taxon sampling. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 276:1-82.
- Warwick, R. M. and K. R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology and Progress Series* 129:301-305.
- Warwick, R. M. and K. R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* 35:532-543.
- Williams, P. H. 2001. Complementarity. *In* Encyclopedia of biodiversity, vol. I. S. A. Levin (ed.). Academic Press. p. 813-829.
- Williams, P. H., C. H. Humphries and R. I. Vane-Wright. 1991. Measuring biodiversity for choosing conservation areas: taxonomic relatedness for conservation priorities. *Australian Systematic Botany* 4:665-679.
- Whittaker, R. J., M. B. Araújo, P. Jepson, R. J. Ladle, J. E. M. Watson and K. J. Willis. 2005. Conservation biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions* 11:3-23.

Appendix. Characters used by Voss and Jansa (2003) and data matrix of characters and taxa for this analysis 0 indicates absence, 1 and 2 presence, -inapplicable character, ? missing data.

Characters

1 Rhinarium / with_2_grooves with_1_groove,
 2 Midrostral_stripe / absent present,
 3 Mask_1 / absent present,
 4 Mask_2 / like_Marmosa polymorphic like_Metachirus,
 5 Spot_above_eye / absent present,
 6 Gular_gland / absent present,
 7 Dorsal_fur_markings / unpatterned dark_bars scapular_stripes median_and_lateral_stripes red_flanks red_head_and_rump tricolored,
 8 Dorsal_underfur / dark white,
 9 Dorsal_guard_hairs / short long,
 10 Manual_digits / III_longest 'III = IV' IV_longest,
 11 Central_palmar_surface / 'smooth-sparsely_tubercular' densely_tubercular sandpapery,
 12 Lateral_carpal_tubercles / absent present_in_adult_males,
 13 Medial_carpal_tubercles / absent present_in_adult_males,
 14 Pedal_digits / III_longest subequal IV_longest,
 15 Interdigital_webbing / absent present,
 16 'Plantar pelage (pes)' / tarsus_naked tarsus_hairy,
 17 Pouch_1 / absent present,
 18 Pouch_2 / opens_medially opens_anteriorly opens_posteriorly,
 19 Mammae / 'inguinal-abdominal_only' 'thoracic-pectoral_too',
 20 Cloaca / present absent,
 21 Body_pelage_on_tail / longer_dorsally subequal none,
 22 Caudal_coloration / uniform_or_variable 'black-and-white',
 23 Caudal_scales / annular intermediate spiral,
 24 Base_of_tail / smooth_scales raised_tubercles,
 25 Tail_tip / not_prehensile prehensile,
 26 Caudal_hairs_1 / 3_per_scale 4_or_more,
 27 Caudal_hairs_2 / all_hairs_alike middle_hair_thickest,
 28 Tail_incrassate / no yes,
 29 Rostral_proc._premaxillae / absent present,
 30 Palatal_proc._premaxillae / reach_C1_alveoli 'don't_reach_C1_alveoli',
 31 Maxilloturbinals / elaborately_branched simple Scrolls,
 32 Nasal_tips / above_or_anterior_to_I1 posterior_to_I1,
 33 Nasal_shape / widest_posteriorly subparallel,
 34 Postorbital_process_frontals / absent_or_indistinct

'Caluromys-like' 'Didelphis-like',
 35 Sagittal_crest / absent_or_small large,
 36 Parietal_and_alisphenoid / in_contact separated,
 37 Petrosal_exposure / not_exposed polymorphic exposed_laterally,
 38 Maxillopalatine_fenestrae / absent_or_indistinct polymorphic present,
 39 Palatine_fenestrae / absent present,
 40 Maxillary_fenestrae / absent present,
 41 'Post.-lat. palatal foramina' / behind_M4s lingual_to_M4s,
 42 Posterior_palatal_morphology / "'Caluromys" type' "'Didelphis" type',
 43 'Max.-alisph. contact' / absent polymorphic present,
 44 Transverse_canal_foramen / absent present,
 45 Secondary_foramen_ovale / absent 'formed_by_ant.-med.strut' formed_by_lamina,
 46 Ectotympanic_suspension / from_skull from_malleus_only,
 47 Fenestra_cochleae / exposed concealed,
 48 Paraoccipital_process / adnate_to_petrosal erect,
 49 Dorsal_margin_for_magnum / 'supra- and_exoccipitals' exoccipitals_only,
 50 Mental_foramina / two one,
 51 Angular_process / 'acute-strongly_inflected' 'obtuse-weakly_inflected',
 52 'Shape I2-I5 crowns.' / symmetrical_rhomboids asymmetrical,
 53 Upper_canine / simple post._cusp ant._and_post._cusps,
 54 P1_size / large small_or_absent,
 55 'Height P2, P3' / P2_taller subequal P3_taller,
 56 P3_cutting_edges / anterior_and_posterior posterior_only,
 57 'M1--M4 widths' / M1_wider_than_M4 M4_wider_than_M1,
 58 Centrocrista / linear 'weakly_V-shaped' 'strongly_V-shaped',
 59 'Ectoflexus on M1-M3' / absent present,
 60 'Anterior cingulum (M3)' / complete incomplete,
 61 Upper_molar_eruption / M4_before_P3 M4_and_P3_together P3_before_M4,
 62 Lower_incisors / with_lingual_cusp without_lingual_cusp,
 63 'Height p2, p3' / p2_taller subequal p3_taller,
 64 dp3_trigonid / tricuspid bicuspid,
 65 m3_hypoconid_position / labially_salient lingual_to_protoconid,
 66 Entoconid_size / large small_and_indistinct,

Appendix. Continues.

- | | |
|-----------------------------------------------------|--------------------------------------------------|
| 67 Hypoconulid / twinned_with_entoconid in_midline, | 70 'RES {a3+a10, m3}' / metacentric acrocentric, |
| 68 'RES {a1+ a5, m1}' / metacentric acrocentric, | 71 'RES {a6+a9, m4}' / metacentric acrocentric, |
| 69 'RES {a2+a8, m2}' / metacentric acrocentric, | |

Matrix

| | |
|---------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| <i>Caluromys_derbianus</i> | 011000000200020011001100100011000100000000001100011010001000000000000000 |
| <i>Caluromys_lanatus</i> | 011000000200020011000021100011000100000000000110001101000100000000000000 |
| <i>Caluromys_philander</i> | 011000000200020010001020100011000100000000000110001101000100000000000000 |
| <i>Caluromys_iops_irrupta</i> | 000-0020020002001?0000211000010001100000000002110001101000000000001???? |
| <i>Chacodelphys_formosa</i> | ?0100100001??200?0002000000000001000221101010000000000011211?00?110???? |
| <i>Chironectes_minimus</i> | 10120010002002101201112000000001021002000101210101000021111121000001111 |
| <i>Cryptonanus_chacoensis</i> | 00100100010102000-00200010000000000002210010100000000102112110000000???? |
| <i>Cryptonanus_undaviensis</i> | 0010010001010200??020001000000000002210010100000000202112100002000???? |
| <i>Didelphis_albiventris</i> | 10100001100001001100112010000001021002100101210110010021111121000001111 |
| <i>Didelphis_marsupialis</i> | 10100001100002001100112010000001021002100101210110010021111121000001111 |
| <i>Didelphis_virginiana</i> | 10100001100001001100112010000001021002100101210110010021111121000001111 |
| <i>Glironia_venusta</i> | 00100?00010??2000-0000-11??000000100010000010000000100101110000?000???? |
| <i>Gracilinanus_aceramarcae</i> | 00100100010102000-002000100010000000221101011000000000111210?00?000???? |
| <i>Gracilinanus_agilis</i> | 0010010001010200??02000100010000000221101011000000000111210?0020000000 |
| <i>Gracilinanus_emiliae</i> | 00100100010102000-00201010001000000022110101100000000101112100002000???? |
| <i>Gracilinanus_microtarsus</i> | 0010010001010200??02000100010000100221101011000000000111210000?0000000 |
| <i>Hyladelphys_kalinowskii</i> | 00100000010002000-0020101000000000000100010100000101000011100002000???? |
| <i>Lestodelphys_halli</i> | 10100100001000010-1020000?010000000012101101101000000021121100221000000 |
| <i>Lutreolina_crassicaudata</i> | 100-0000000000001200112001000001021002100121210110010021111121000001111 |
| <i>Marmosa_lepida</i> | 00100000010102000-0020201000100001000200010100000000101112100002000???? |
| <i>Marmosa_mexicana</i> | 00100100010112000-00201010001000010002100101000000000011121000020000000 |
| <i>Marmosa_murina</i> | 00100000010002000-00202010001000010002000101000000000011121000020000000 |
| <i>Marmosa_robinsoni</i> | 00100100010112000-00201010001000010002000101000000000011121000020000000 |
| <i>Marmosa_rubra</i> | ?0100000010112000-0?20201000100000000200010100100000001112100002000???? |
| <i>Marmosops_impavidus</i> | 00100000000102000-00202010101000000022100101100000000011121100000000000 |
| <i>Marmosops_incanus</i> | 00100100000102000-1020201010?0001000121001011000000000111211000?0000000 |
| <i>Marmosops_noctivagus</i> | 00100100000102000-00202010101000000012100101100000000011121100000000000 |
| <i>Marmosops_parvidens</i> | 00100000000102000-0020201010100000002200010110000000201112100000000???? |
| <i>Marmosops_pinheiroi</i> | 00100000000102000-0020201010100000002200010110000000201112110000000???? |
| <i>Metachirus_nudicaudatus</i> | 10121100000002000-00201000000000000102000101100110000011121110000000000 |
| <i>Micoureus_demerarae</i> | 00100000010112000-00202010001000010002000101000000000011121000020000000 |
| <i>Micoureus_paraguayanus</i> | 0 0100000010112000-?010201000100 0010002000101000000000011210?00?0000000 |
| <i>Micoureus_regina</i> | 00100000010112000-00202010001000010002000101000000000011121000020000000 |
| <i>Monodelphis_adusta</i> | 100-0100000000000-002000000000100000020001210000000000211211001?110???? |
| <i>Monodelphis_brevicaudata</i> | 100-0100000000000-00000000000010000002000121000000000021121110101100101 |
| <i>Monodelphis_emiliae</i> | 100-0100000000000-000000000000100000020001210010000000211211?0201100101 |
| <i>Monodelphis_theresa</i> | 100-000000000000??02000000000100000020001212000000000211211?01?110???? |
| <i>Philander_frenata</i> | 101110000000020011001120110000010210021001012101100100211111?10?0001111 |
| <i>Philander_mcilhenmyi</i> | 10121000000002001100112011000001021002100101210110010021111121000001111 |
| <i>Philander_opossum</i> | 10121000000002001100112011000001021002100101210110010021111121000001111 |
| <i>Thylamys_macrurus</i> | 00100100001002010-102000100000001000221101011010000000211211001?0000000 |
| <i>Thylamys_pallidior</i> | 1010010000100201??0200010010000100022101101101000000021121100120000000 |

Appendix. Continues.

| | |
|-----------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| Matrix | |
| <i>Thylamys_pusillus</i> | 00100100001002010-10200010010000100022111101101000000021121100110000000 |
| <i>Thylamys_venustus</i> | 0010010000100201???0200010010000100022111101101000000021121100120000000 |
| <i>Tlacuatzin_canescens</i> | 00100000010102000-00200010000000010002010101000000000011121000020001111 |



Research note

Who amends the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants*, the participation that the Latin American Herbaria have and how it can be increased?

¿Quién modifica el *Código Internacional de Nomenclatura para algas, hongos y plantas*, que participación tienen los herbarios latinoamericanos y como puede ésta incrementarse?

Lourdes Rico-Arce

Royal Botanic Gardens Kew, Richmond, Surrey, TW9 3AB
✉ L.Rico@kew.org

Abstract. Changes to the *International Code of Botanical Nomenclature* are decided upon every 6 years at Nomenclature Sections that are part of International Botanical Congresses (IBC). How the Code is amended? The “decision” to conserve the name *Acacia* with a new type from Australia, one of the most heated and polarized debates over botanical nomenclature, casting doubt over the legitimacy of the procedure and botanical decision-making is taken as example. Despite a website www.acaciavote.com, for which by July 2011, the votes were: 7 659 opposing the re-typification of *Acacia*, including 101 votes from people in Australia, and only 110 accepting the re-typification, did not make any affect to influence to amend the Code? Only delegates present at the Nomenclature Section and the number of active institutional votes that they carry can decide the changes to the Code; from 878 distributed to registered herbaria only 396 of these were taken to Melbourne. Australia and the United States were the countries with the largest number of votes. There is little participation of Latin American Countries, in general of developing countries, how this can be increased and effective throughout herbaria institutional votes? In this note the steps to follow up are given.

Key words: nomenclature, *Acacia*, herbaria institutional votes.

Resumen. Cada 6 años se debate sobre las modificaciones que se efectuarán en el Código Internacional de Nomenclatura en el marco del Congreso Internacional de Botánica. ¿Quién decide modificar el código? Se toma como ejemplo la “decisión” de conservar el nombre del género *Acacia* con un nuevo tipo de una especie australiana, que es uno de los debates más controversiales y polarizados en la historia de la nomenclatura botánica, a la vez que puso en duda lo legitimidad del procedimiento efectuado. A pesar de los resultados que tuvo el sitio web www.acaciavote.com a fines de Julio del 2011, 7 659 se opusieron a la retipificación, que incluyeron 101 de personas Australiana, en contra de solo 110 aceptando esta retipificación, lo cual no tuvo influencia alguna en la toma de decisiones al respecto. Únicamente la opinión de delegados participantes y el número de votos institucionales que ellos portan son los que deciden. De los 878 votos institucionales que se proporcionaron a herbarios registrados, solo 396 fueron llevados a Melbourne para hacer efectivos. Australia y los Estados Unidos fueron los países con mayor número de votos. En general, existió poca participación de los países latinoamericanos o en desarrollo. ¿Cómo puede incrementarse esta participación y hacerla efectiva a través de los votos institucionales? En esta nota se dan los pasos a seguir para ello.

Palabras clave: nomenclatura, *Acacia*, votos institucionales de herbarios.

Changes to the *International Code of Botanical Nomenclature* are decided upon every 6 years at Nomenclature Sections that are part of the International Botanical Congress (IBC).

An *Acacia* website was set up in 2010 to raise public awareness over the procedure of the decision taken in Vienna at the Nomenclature session in 2005 <www.acaciavote.com>;

by July 2011, the votes were 7 659 opposing the re-typification of *Acacia* (including 101 votes from people in Australia), and only 110 accepting the re-typification (pers. comm. A.E. Wyk). Who makes decisions to ammend the Code?

The Nomenclature Section at Melbourne, Australia, took place 18 to 22 July 2011 (the week before the XVIII IBC), and its decisions were accepted by the Congress at its plenary session on 30 July. With regard to the name

Recibido: 08 marzo 2012; aceptado: 08 septiembre 2012

Acacia, on the first day when ratification of the *Vienna Code* took place, some session members opposed the inclusion of *Acacia penninervis* as the conserved type of *Acacia* in Appendix III (conserved names of genera). This had been introduced into the *Code* after “approval of the controversial proposal to retypify *Acacia*” at the Vienna IBC in 2005 where the “decision” to conserve the name *Acacia* with a new type from Australia (*Acacia penninervis*) was taken, replacing the original African type (*Acacia nilotica*). This effectively restricts the name of *Acacia* to the group of largely Australian “wattles”, discontinuing its use for the true acacias, which are widespread in the tropics (outside Australia with the exception of 7 native species).

The name *Acacia* is used well beyond the scope of the scientific community, and this implies numerous problems in other disciplines such as conservation and biogeography. This proposal triggered what has arguably been one of the most heated and polarized debates over botanical nomenclature, casting doubt over the legitimacy of the procedure and botanical decision-making (Moore and Cotterill, 2011). The events that took place during the voting in Vienna have been clearly described by several authors (Rijckevorsel, 2006; Moore 2007, 2008; Brummitt, 2010; Rico Arce, 2011). Despite papers published by Moore et al. (2010, 2011) there was no debate in detail of this issue at the Melbourne Nomenclature Section, which on the first day approved the *Vienna Code* including the *Acacia* entry. On a subsequent day, time was made available to discuss 2 possible compromise proposals, but neither received majority support. A third proposal by Rijckevorsel had been printed and circulated before this second debate took place; its core was the inclusion of a new rule in Article 14 allowing a substitute name for the true acacias, supported by an example: a name of “*Africacia*” as a working option. However, this proposal was not discussed formally as those opposing the *Acacia* retypification did not wish to do so (Rijckevorsel, in ms.). In addition, there was a report by one of the delegates on the results of the website <www.acaciavote.com> for which by July 2011, which did not have any influence at all, hence proving that the opinion of ecologists, conservationists and other specialists who often make (even more) use of the names does not count. In other words, they have no voice in the decision-making process.

Accounts of the Melbourne discussions have been published in *Taxon* by McNeill and Turland (2011) and Smith and Figueiredo (2011); Rijckevorsel has a paper in press. What happens next? Although ill feeling on the retypification of *Acacia* will linger indefinitely, the matter of retypification itself should now be settled

(Rijckevorsel, in ms). Users are entitled to use the name *Acacia* sensu lato, but whenever the different lineages of *Acacia* are recognized as separate genera, they now have to adopt *Acacia* for subgenus *Phyllodineae* and *Vachellia* for subgenus *Acacia*.

Summing up, it is important to point out that changes to the *Code* are made by those who are present at the Nomenclature Section and by the number of active institutional votes that they carry. Prior to the Melbourne nomenclature session, 878 votes were distributed to qualifying registered herbaria (McNeil and Turland, 2011), but only 396 of these were taken to Melbourne by delegates and made effective during the various card votes of the session. The 2 countries with the largest number of votes were Australia with 109 (69 delegates plus 40 institutional votes) and the United States with 103 (36 delegates plus 67 institutional votes); the total number of delegates participating in the session was 204, thus Australia and the United States with 105 delegates between them represented 51% of delegates and carried 27% of the total institutional votes (McNeill et al., 2011).

Many tropical countries were grossly under-represented or not represented at all and thus had little or no influence on the voting. Brazilian herbaria received 29 institutional votes, only 13 were represented at the nomenclature session; likewise, Argentina and Mexico obtained 19 and 14 respectively, for which only 6 and 10 were made effective. To give Latin American countries more participation, herbarium curators are able to apply for getting or increasing their institutional votes. These requests are considered by the Bureau of Nomenclature; applications must be sent to the Secretary of the IAPT, office in Bratislava (office@iapt-taxon.org). This awareness call, especially to Latin American herbaria, has been made before by Kiesling and Prado (2005). The next nomenclature session will take place in 2017 in Shenzhen, China, in the week preceding the International Botanical Congress. Latin American botanists are in very good time to apply for, or revise the number of, institutional votes for their herbaria. This will allow them to participate in the decisions to amend the *International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants* even if they cannot be present in China, as institutional votes can be delegated. In this way, opinions of ecologists, conservationists and other specialists who use names that are decided on by taxonomists or the nomenclature decision-makers can be made to count.

Acknowledgements

Paul van Rijckevorsel is warmly acknowledged for his wise comments and suggestions.

Literature cited

- Brummitt, R. K. 2010. *Acacia*: a solution that should be acceptable to everybody. *Taxon* 59:1925-1926.
- Kiesling, R. and J. Prado. 2005. Próximos cambios en el Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Viena, 2006). *Darwiniana* 43:277-280.
- McNeill, J. and N. J. Turland. 2011. Revised list of institutional votes at the Nomenclature Section of the XVIII International Botanical Congress, Melbourne, Australia, July 2011. http://www.iapt-taxon.org/downloads/Institutional_votes_XVIII_International_Botanical_Congress.pdf; last access: last access: 03.VI.2012.
- McNeill, J., N. J. Turland, A. Monro, B. J. Lepschi. 2011. XVIII International Botanical Congress: preliminary mail vote and report of Congress action on nomenclature proposals. Melbourne, Australia; 24-30 julio, 2011. *Taxon* 60:1-14.
- Moore, A. and F. P. D. Cotterill. 2011. The *Acacia* retypification debate: perspectives of African amateur botanist. *Taxon* 60:858-859.
- Moore, G. 2007. The handling of the proposal to conserve the name *Acacia* at the 17th International Botanical Congress-an attempt at minority rule. *Bothalia* 37:109-118.
- Moore, G. 2008. Action on the proposal to conserve the name *Acacia* at the Nomenclature Section of the XVII International Botanical Congress in Vienna: Did the ayes have it? *Linnean* 24:16-120.
- Moore, G., G. F. Smith, E. Figueiredo, S. Demissew, G. Lewis, B. Schrire, L. Rico and A. E. van Wyk (coordinating authors; 61 other authors). 2010. *Acacia*, the 2011 Nomenclature Section in Melbourne, and beyond. *Taxon* 59:1188-1195.
- Moore, G., G. F. Smith, E. Figueiredo, S. Demissew, G. Lewis, B. Schrire, L. Rico, A. E. van Wyk, M. Luckow, R. Kiesling and M. Sousa. 2011. The *Acacia* controversy resulting from minority rule at the Vienna Nomenclature Section: much more than arcane arguments and complex technicalities. *Taxon* 60:852-857.
- Rico-Arce, L. 2011. What will happen with the name *Acacia* Mill.? *Revista Mexicana de Biodiversidad* 82:735-736.
- Rijckevorsel, P. van. 2006. *Acacia*: What did happen at Vienna? *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 63:107-110.
- Smith, G. F. and E. Figueiredo. 2011. Conserving *Acacia* Mill. with a conserved type: what happened in Melbourne? *Taxon* 60:1504-1506.



Nota científica

Nuevo registro de *Bdallophytum oxylepis* (Malvales: Cytinaceae) para Chiapas

A new record of *Bdallophytum oxylepis* (Malvales: Cytinaceae) for Chiapas

Rubén Martínez-Camilo[✉], Nayely Martínez-Meléndez y Miguel Ángel Pérez-Farrera

Herbario Eizi Matuda, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas Libramiento Norte Poniente 1150, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

✉ ruben.martinez@unicach.mx

Resumen. Se registra por primera vez la planta parásita *Bdallophytum oxylepis* para el estado de Chiapas. Se trata de una especie endémica de México que sólo se conocía de algunas localidades en los estados de Jalisco, Michoacán y Oaxaca. Este registro amplía su distribución e incrementa a 2 el número de especies de *Bdallophytum* presentes en Chiapas y en la región de estudio del proyecto Flora Mesoamericana.

Palabras clave: Chiapas, depresión central, especie endémica, planta parásita.

Abstract. The parasitic plant *Bdallophytum oxylepis* is recorded for the first time in the state of Chiapas. This species is endemic to Mexico, previously known from a few localities in the states of Jalisco, Michoacán, and Oaxaca. This new record increases to 2 the number of species of *Bdallophytum* in Chiapas and in the region covered by the project Flora Mesoamericana.

Key words: Chiapas, Central Depression, endemic species, parasitic plant.

La familia Cytinaceae (Malvales) se caracteriza por contener hierbas aclorófilas y parásitas de raíces; incluye 2 géneros: *Cytinus* L. y *Bdallophytum* Holms (Blarer et al., 2000; Nickrent et al., 2004; Alvarado-Cárdenas, 2007, 2009; APGIII, 2009). Estas plantas son evolutivas y ecológicamente importantes por su modo y capacidad de vivir sin realizar el proceso fotosintético (Nickrent et al., 1998). Sin embargo, debido a su pequeño tamaño y la ausencia de estructuras verdes, a menudo pasan desapercibidas, por lo que se encuentran pobremente representadas en las colecciones científicas (Alvarado-Cárdenas, 2009).

Durante las exploraciones botánicas realizadas para un estudio de impacto ambiental en la región fisiográfica Depresión Central de Chiapas, como parte de un proyecto hidrológico de la Comisión Federal de Electricidad, se recolectaron ejemplares de una especie del género *Bdallophytum* que corresponden a *Bdallophytum oxylepis* (B. L. Rob.) Harms. Al revisar las especies de Cytinaceae registradas para México, se encontró que *B. oxylepis* no había sido registrada para el estado de Chiapas. La revisión incluyó el trabajo taxonómico más reciente de *Bdallophytum* para México (Alvarado-Cárdenas, 2009), listados florísticos relacionados con la región

mesoamericana (Breedlove, 1981; Farrera-Sarmiento, 1997; Reyes-García y Sousa, 1997; Reyes-García, 2008; Espinosa-Jiménez et al., 2011), así como la consulta de los ejemplares depositados en los herbarios CHIP, HEM y MEXU, además de registros de ejemplares de herbario disponibles en línea de California Academy of Sciences (CAS), Field Museum (F) y Missouri Botanical Garden (MO).

Bdallophytum oxylepis es fácil de reconocer y se distingue de las otras 2 especies del género, *B. americanum* (R. Br.) Eichler ex Solms y *B. andrieuxii* Eichler, por su menor tamaño, por ser polígamo-monoica y por sus flores más pequeñas y más numerosas por individuo. Aunque es más parecida a *B. andrieuxii*, esta última es una especie dioica con flores unisexuales por lo que se diferencia fácilmente (Alvarado-Cárdenas, 2009).

Las localidades de *B. oxylepis* se encuentran en 6 municipios de la Depresión Central (Berriozábal, Chicoasén, Comitán de Domínguez, Ocozocoautla de Espinosa, San Fernando y Tuxtla Gutiérrez). Chicoasén se encuentra casi en colindancia con la región fisiográfica Montañas del Norte.

La Depresión Central se caracteriza por tener un clima seco, principalmente cálido subhúmedo y semicálido subhúmedo, con precipitaciones que varían entre 660 y 1 051 mm anuales y una temperatura media anual de 22

Recibido: 30 marzo 2012; aceptado: 07 junio 2012

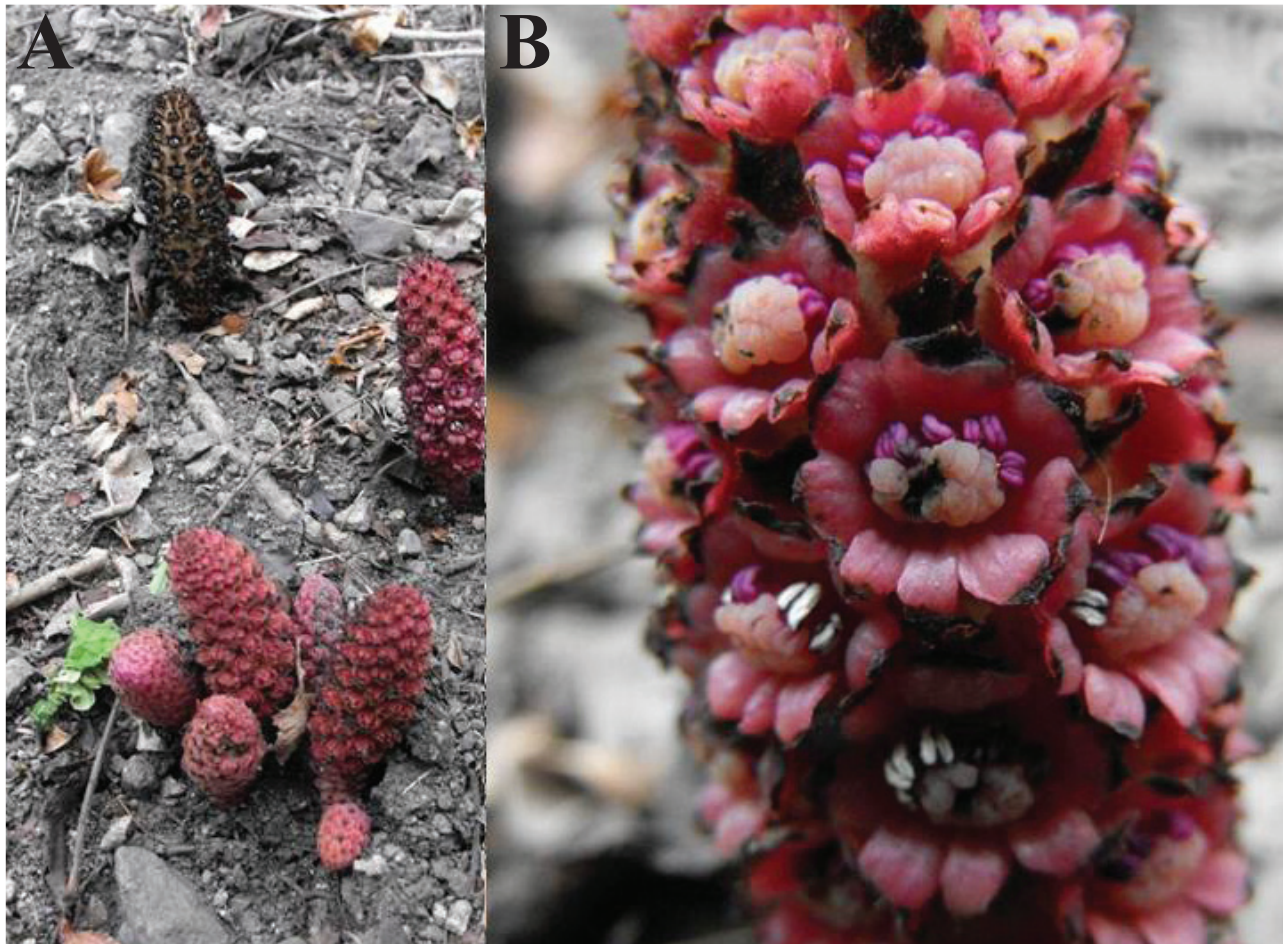


Figura 1. A, *Bdallophytum oxylepis* en la localidad de Chicoasén, Chiapas; B, detalle de la inflorescencia de *B. oxylepis* (R. Martínez Camilo 1305, HEM).

a 25.2° C (García, 2004). El tipo de vegetación original predominante en la zona era de selva baja caducifolia, pero las actividades agrícolas y ganaderas han generado extensas áreas de arbustos espinosos y sabanas (Breedlove, 1981).

En Chiapas, *B. oxylepis* se encuentra parasitando árboles de *Bursera simaruba* (L.) Sarg. Los tipos de vegetación donde se ha encontrado *B. oxylepis* son áreas de acahuales derivados de selvas bajas caducifolias y subcaducifolias. Las especies que predominan son *Acacia* spp. (Fabaceae), *Bursera diversifolia* Rose, *B. simaruba* (L.) Sarg. (Burseraceae), *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae), *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. (Bixaceae), *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten et Baker f., *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae) y *Gymnopodium antigonoides* (B.L. Rob. ex Millsp. et Loes.) S.F. Blake (Polygonaceae). Aunque las densidades poblacionales de *B. oxylepis* no se evaluaron, es posible indicar la presencia de algunos individuos; además, es evidente en las áreas donde se encuentra una intensa

perturbación por el pastoreo de ganado vacuno, la extracción de leña y la reconversión de suelos para actividades agropecuarias.

Bdallophytum oxylepis es una especie endémica de México; se conocía de algunas localidades en los estados de Jalisco, Michoacán y Oaxaca (Alvarado-Cárdenas, 2009). Para Chiapas sólo se tenía registro de *B. americanum*, la cual se ha encontrado desde México hasta Costa Rica (Gómez, 1983; Alvarado-Cárdenas, 2009; Knapp, 2009). El nuevo registro de *B. oxylepis* eleva a 2 el número de especies del género para Chiapas y para la región de estudio del proyecto Flora mesoamericana. El registro de *B. oxylepis* es importante ya que incrementa su área de distribución al sur de México en 6 localidades de la región y proporciona nueva información ambiental sobre la especie.

Ejemplares de respaldo. Chiapas, Mpio. Berriozábal: sistema montañoso al N de la colonia el Carmen, entrada por la zona militar, 826 m snm, 16°48'4" N, 93°12'44"

O, *M. A. Domínguez-Vázquez* 529 (HEM). Mpio. Chicoasén: a 200 m al noroeste de la cortina Bombaná, aproximadamente a 9 km sobre la carretera Chicoasén-Bochil, 408 m snm, 16°58'29" N, 93°2'43" O, *R. Martínez Camilo* 1305 (HEM). Mpio. Comitán de Domínguez: 8 km al SE de Tzimol, sobre la desviación a Uninajab, 1 080 m snm, selva baja caducifolia, *Reyes-García A.* 1817 (MEXU). Mpio. San Fernando: cerros al NE de la cañada, hacia San Fernando, 800 m snm, *E. Palacios* 1222 (CHIP). Mpio. Ocozocoautla de Espinosa: campo de tiro El Tinamú, km 2 carretera Ocozocoautla-Apic Pac, 900 m snm, *F. Pimentel s. n.* (CHIP). Mpio. Tuxtla Gutiérrez: el Zapotal, al SE de Tuxtla Gutiérrez, 830 m snm, *E. Palacios* 1453 (CHIP).

Agradecimientos

Los autores agradecen a la Comisión Federal de Electricidad por el apoyo financiero; a Angelita López Cruz, Anahí Espinosa Jiménez y Jorge Martínez Meléndez por el apoyo en el campo y el procesamiento de los ejemplares; a Leonardo Alvarado Cárdenas por corroborar la identificación de la especie y los comentarios al manuscrito, así como los comentarios y sugerencias de los revisores anónimos.

Literatura citada

- Alvarado-Cárdenas, L. O. 2007. Cytinaceae (Brongn.) A. Rich. Fascículo 56. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 6 p.
- Alvarado-Cárdenas, L. O. 2009. Sistemática del género *Bdallophytum* (Cytinaceae). *Acta Botanica Mexicana* 87:1-21.
- Angiosperm Phylogeny Group III [A.P.G.]. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161:105-121.
- Blarer, A., D. L. Nickrent, H. Bänziger, P. K. Endress y Y. L. Qiu. 2000. Phylogenetic relationships among genera of the parasitic family Rafflesiaceae s. lat. based on nuclear ITS and SSU rDNA, mitochondrial LSU and SSU rDNA, atp1, and matR sequences. *American Journal of Botany* 87(6, Suppl.):503.
- Breedlove, D. E. 1981. Introduction to the Flora of Chiapas. Part 1. California Academy of Science, San Francisco. 35 p.
- Espinosa-Jiménez, J. A., M. A. Pérez-Farrera y R. Martínez-Camilo. 2011. Inventario florístico del parque nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 89:37-82.
- Farrera-Sarmiento, O. 1997. Plantas útiles en el ejido Quintana Roo, Jiquipilas, Chiapas. Tesis, Universidad de Ciencias y Artes del Estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 88 p.
- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. México, Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 91 p.
- Gómez, L. D. 1983. Rafflesiaceae. In *Flora Costaricensis*. Fieldiana Botany 13, W. Burger (ed.). Field Museum of Natural History, Chicago Illinois. p. 89-93.
- Knapp, S. 2009. *Bdallophytum* Eichler. Missouri Botanical Garden, St. Louis. <http://www.tropicos.org/Name/40025689?projectid=3&langid=66>; última consulta: 15.II.2012.
- Nickrent, D. L., R. Duff, A. Colwell, A. Wolfe, N. Young, K. Steiner y C. de Pamphilis. 1998. Molecular Phylogenetic and Evolutionary Studies of Parasitic Plants. In *Molecular Systematics of Plants II. DNA Sequencing*, D. E. Soltis, P.S. Soltis y J. J. Doyle (eds.). Kluwer Academic, Boston, Massachusetts. p. 211-241.
- Nickrent, D. L., A. Blarer, Y. L. Qiu, R. Vidal-Russell y F. E. Anderson. 2004. Phylogenetic inference in Rafflesiales: the influence of rate heterogeneity and horizontal gene transfer. *BMC Evolutionary Biology* 4:40.
- Reyes-García, A. y M. S. Sousa. 1997. Listados florísticos de México. XVII. Depresión Central de Chiapas. La Selva Baja Caducifolia. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 42 p.
- Reyes-García, A. 2008. Inventario florístico de la reserva de la biósfera La Sepultura, Sierra Madre de Chiapas. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 195 p.



Nota científica

Primer registro de *Clastoptera* sp. (Hemiptera: Cercopidae) en *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) del bosque tropical deciduo de Tamaulipas, México

First record of *Clastoptera* sp. (Hemiptera: Cercopidae) in *Harpalyce arborescens* (Fabaceae) of the tropical deciduous forest in Tamaulipas, Mexico

José Guadalupe Martínez-Ávalos^{1✉}, Manuel Lara, Griselda Gaona y Gerardo Sánchez-Ramos

¹Instituto de Ecología Aplicada, Universidad Autónoma de Tamaulipas. División del Golfo 356 Col. Libertad 87019 Ciudad Victoria, Tamaulipas, México

✉ jmartin@uat.edu.mx

Resumen. Se registra por primera vez la presencia de *Clastoptera* sp., asociada a *Harpalyce arborescens*, especie de árbol maderable de alto valor comercial del bosque tropical deciduo del estado de Tamaulipas. Los registros se delimitan a 2 localidades, ubicadas en 3 sitios: San Vicente y González, del municipio de Casas, en la zona sureste de la Sierra de Tamaulipas (23°25'35.76" N, 98°38'56.86" O; 382 m y 23°21'35.75" N, 98°38'21.06" O; 455 m) y en el ejido Morelos, municipio de Llera, en la parte media de la misma sierra (23°27'27.37" N, 99°05'09.41" O; 546 m).

Palabras clave: *Clastoptera*, salivazo, *Harpalyce arborescens*.

Abstract. *Castopetra* sp. is reported for the first time associated to *Harpalyce arborescens* at a timber tree species of high commercial value of the tropical deciduous forest in Tamaulipas state. The records of the genus are restricted to 2 locations in 3 sites: San Vicente and González, municipality of Casas in the southeast of the Sierra de Tamaulipas (23°25'35.76" N, 98°38'56.86" W; 382 m and 23°21'35.75" N, 98°38'21.06" W; 455 m), and the ejido Morelos municipality of Llera in the middle of the same range (23°27'27.37" N, 99°05'09.41" W; 546 m).

Key words: *Clastoptera*, salivazo, *Harpalyce arborescens*.

El género *Clastoptera* (Hemiptera: Clastopteridae) constituye un grupo de insectos chupadores de savia, comúnmente conocidos como salivazos. Para el Nuevo Mundo sólo se registra con aproximadamente 2 380 especies descritas (Thompson y Mohd-Saleh, 1995; Tam et al., 2001). Los adultos llegan a medir entre 6 y 9 milímetros de longitud por 4 de ancho; presentan un aspecto globoso o semigloboso con ojos prominentes. La coloración varía dependiendo de la especie, pero la mayoría presenta un color marrón, y pueden presentar diseños de rayas o manchones en el tórax. Las ninfas son básicamente sedentarias y se encuentran dentro de masas de saliva o espuma que ellas mismas secretan en forma de pequeñas burbujas, creando así un microhábitat húmedo que las protege de la desecación y los depredadores (Sánchez-Monge y Segura, 2006).

El género se encuentra ampliamente distribuido desde Brasil hasta Estados Unidos de América (Doering, 1926; Cryan, 2005) y aunque puede separarse fácilmente de otros géneros de Hemiptera, la identificación de especies por lo

general no es simple debido a la existencia de una gran variabilidad intraespecífica (Ball, 1927; Metcalf y Bruner, 1944; Cryan, 2005).

Por otra parte, aunque diferentes especies de salivazos actúan como herbívoros generalistas de algunas gramíneas, ciertas especies del género *Clastoptera*, sólo se registran en plantas ornamentales, como *Juniperus chinensis* L., y *Juniperus virginiana* L., en Estados Unidos y México (Wheeler, 1984; Castro et al., 2007) y en *Casuarina equisetifolia* (L.) Fort et Forst., en Costa Rica (Thompson, 1994, 1999; Sánchez-Monge y Segura, 2006). Sin embargo, muy pocas especies actúan como herbívoros de árboles en estado natural.

Entre los trabajos más importantes sobre registros de especies del género *Clastoptera* para Norteamérica, se encuentran los de Doering (1930, 1942). Respecto a las plantas hospedadoras se citan los trabajos de Doering (1942), Thompson (1999) y Sánchez y Sol (1998). Estos últimos registraron en Tabasco, México un total de 32 hospederos, la mayoría plantas cultivadas de alto valor comercial, para la especie *Clastoptera laenata* Fowler.

Recibido: 26 julio 2011; aceptado: 20 junio 2012

En países del Caribe, Centroamérica y Sudamérica, *Clastoptera* sp. se conoce como especie que daña los cultivos de cacao (*Theobroma cacao* L.; Doering, 1926), uva (*Vitis vinifera* L.; Sánchez-Monge y Segura, 2006), café (*Coffea arabica* L.), algodón (*Gossypium* sp.) y ligustro (*Ligustrum* sp.) (Doering, 1942; Lima, 1942; Metcalf y Bruner, 1944; Lara y Shenefelt, 1961; Le Pelley, 1968; Mendes, 1979; Santos, 1991; Sánchez, 1995; Thompson y Mohd-Saleh, 1995; Rojas, 1998; Sánchez y Sol, 1998; Sánchez-Monge y Segura, 2006).

En México existen pocos registros de *Clastoptera* spp. en plantas silvestres (Sánchez, 2002; Sánchez-Monge y Segura, 2006); una de ellas es el capulín *Muntingia calabura* L., un árbol endémico de las selvas bajas caducifolias del sur del país en la que habita la especie *Clastoptera laenata* (Sánchez, 2002).

En mayo y junio del 2010 se obtuvieron por primera vez 2 registros de una especie de *Clastoptera* asociada a *Harpalyce arborescens* A. Gray (Fabaceae), en el bosque tropical deciduo de la sierra de Tamaulipas, donde esta comunidad presenta su distribución más septentrional. En Tamaulipas, este tipo de vegetación se encuentra presente desde los 0 a 350 m snm en la parte centro sur del estado (González-Medrano, 2005). Los registros se localizaron en 2 localidades, ubicadas en 3 sitios: el primero ubicado en el ejido San Vicente y ejido González, del municipio de Casas, en la zona sureste de la sierra de Tamaulipas (23°25'35.76" N, 98°38'56.86" O; 382 m y 23°21'35.75" N, 98°38'21.06" O; 455 m) y el segundo en el ejido Morelos, municipio de Llera, situado en la parte media de la misma sierra (23°27'27.37" N, 99°05'09.41" O; 546 m). La distancia entre los sitios de registro es de aproximadamente 15 km en línea recta (Fig. 1). *Harpalyce arborescens*, conocida comúnmente como chicharrilla, es una planta arbórea que alcanza de 6 a 8 m de altura. Presenta una amplia distribución geográfica en el bosque tropical deciduo de la zona del golfo de México, y tiene un alto valor económico por tratarse una especie de madera dura utilizada en la construcción de casas y en la elaboración de carbón vegetal en la zona de estudio.

Durante los recorridos de campo se observaron numerosas colonias de ninfas de *Clastoptera* sp. (8-14 por árbol) en ramas intermedias de las copas de los árboles (Fig. 2), en aproximadamente 6 a 10 árboles, en una superficie de una hectárea. Sin embargo, la presencia de este insecto no mostró daños significativos en las plantas, por lo que al parecer no es un caso alarmante en comparación con los daños causados por otras especies del género en otras plantas cultivadas. Sin embargo, su presencia en *Harpalyce arborescens* reviste gran interés, ya que en plantaciones comerciales establecidas en la parte sur del estado de

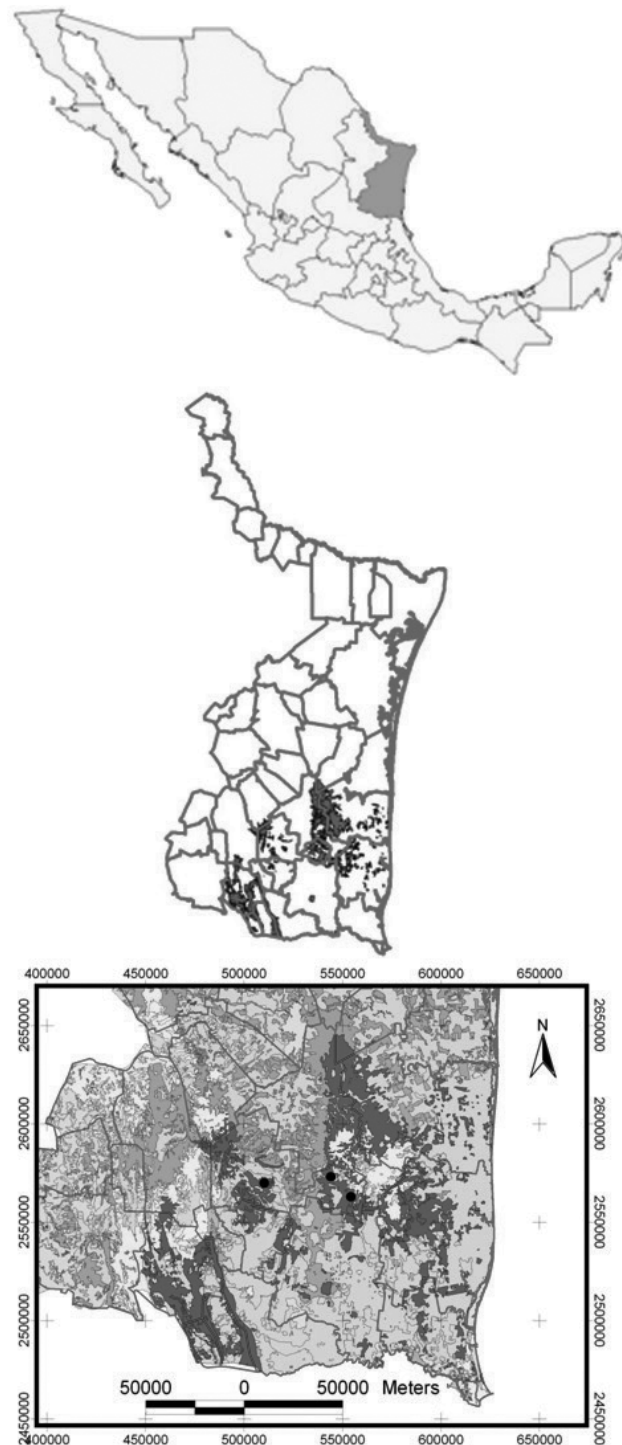


Figura 1. Presencia de *Clastoptera* sp. (círculos negros), en *Harpalyce arborescens* en el bosque tropical deciduo de Tamaulipas (color verde).

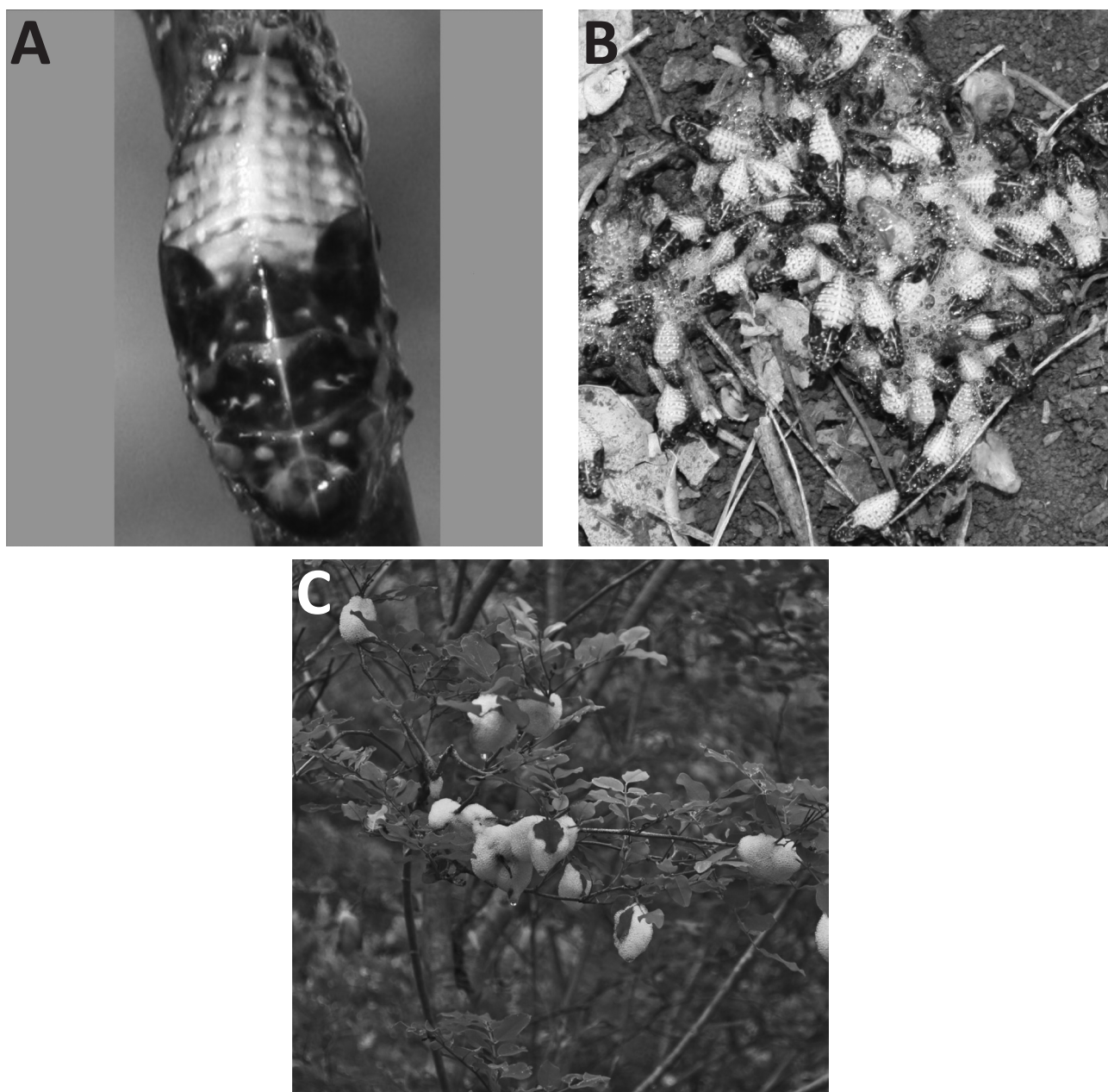


Figura 2. *Clastoptera* sp. a) y b), colonia de ninfas; c), poblaciones en ramas de *Harpalyce arborescens* A. Gray.

Tamaulipas podría significar una amenaza en el futuro inmediato (4-7 años).

Harpalyce arborescens A. Gray es un arbusto o árbol hasta de 6 o 8 m de alto. Hojas alternas, estipuladas, compuestas, imparipinnadas; de 8 a 17 cm de largo por 6 a 8 cm de ancho; folíolos 7 a 15 pubescentes con nervadura marcada, cada uno de 2 a 5 cm de largo por 1 a 2 cm de ancho ovados y oblongos; envés con numerosas glándulas; base obtusa; ápice ocasionalmente mucronado. Flores

resupinadas, en racimos axilares hasta de 10 cm de largo, bractéolas apareadas, hasta 4 mm de largo; cáliz bilabiado, los 2 lobos superiores y los 3 lobos inferiores unidos en 2 labios enteros, ferrugíneo-tomentoso; pétalos conspicuamente auriculados hacia la base, estandarte de hasta 2.5 cm de largo, rosado a morado-rojizo, quilla amarillenta o blanquecina; estambres 10, monadelfos, comúnmente exsertos de la quilla. Flores zigomorfas en racimos paucifloros. Fruto vaina de 5 a 10 cm de largo por 1.5 a 2.5 cm

de ancho, leñoso; en racimos de 3 a 4 legumbres. Semillas pardas de 1 a 1.5 cm de largo. Especie escasa en el bosque mesófilo pero muy abundante en el bosque tropical caducifolio del noreste de México.

Distribución. En la vertiente del golfo de México, en los estados de Tamaulipas, San Luis Potosí, Querétaro y Veracruz.

Los autores agradecen a los evaluadores anónimos de esta revista, así como a los Fondos Sectoriales: Proyecto CONAFOR-CONACYT Núm. 69919 y Proyecto Núm. D/7536/07 del Programa de Cooperación Interuniversitaria e Investigación Científica (PCI) entre España e Iberoamérica, por los apoyos otorgados para la realización de este trabajo.

Literatura citada

- Ball, E. 1927. The genus *Clastoptera* (Cercopidae). Canadian Entomology 59:103-112.
- Castro, U., C. Cardona, J. Vera-Graziano, J. Miles y R. Garza-García. 2007. Identificación morfológica y molecular de *Prosapia simulans* (Walker) (Hemiptera: Cercopidae), y selección y mecanismos de resistencia a este salivazo en híbridos de *Brachiaria*. Neotropical Entomology 36:547-554.
- Cryan, J. 2005. Molecular phylogeny of *Cicadomorpha* (Insecta: Hemiptera: Cicadoidea, Cercopoidea and Membracoidea): adding evidence to the controversy. Systematic Entomology 30:563-574.
- Doering, K. C. 1926. A new species of *Clastoptera* (Homoptera, Cercopidae). Annals of the Entomological Society of America 19:85-87.
- Doering, K. C. 1930. Synopsis of the family Cercopidae (Homoptera) in North America. Journal of the Kansas Entomology Society 3:53-108.
- Doering, K. C. 1942. Host plant records of Cercopidae in North America, north of Mexico (Homoptera). Journal of the Kansas Entomological Society 15:65-92.
- González-Medrano, F. 2005. Las comunidades vegetales de México: propuesta para la unificación de la clasificación y nomenclatura de la vegetación de México, segunda edición. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/ Instituto Nacional de Ecología. México, D. F. p. 82.
- Lara, F. y R. D. Shenefelt. 1961. Reconocimiento preliminar sobre las relaciones entre los insectos y la buba o agalla del cojín floral del cacao en Costa Rica. Cacao 6:1-16.
- Le Pelley, R. 1968. Pests of coffee. Longmans, London. p. 590.
- Lima, A. C. 1942. Insetos do Brasil, tomo 3, Homópteros. Escola Nacional de Agronomia, Rio de Janeiro. 327 p.
- Mendes, A. C. B. 1979. Ocorrência de *Clastoptera* sp. em cacaueiros na Amazônia brasileira. Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 8:367-368.
- Metcalf, Z. P. y S. Bruner. 1944. The Cercopidae of Cuba. Journal of the Elisha Mitchell Scientific Society 60:109-127.
- Rojas, L. 1998. Diversidad de especies de *Auchenorrhyncha* (Homoptera) en cafetales con diferentes tipos de sombra, en Turrialba, Costa Rica. Tesis, Maestría Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, Turrialba. p. 82.
- Sánchez, S. y A. Sol. 1998. Plantas hospederas de tres plagas del cacao en Tabasco, México. Agrotrópica 10:119-122.
- Sánchez, S. 1995. Dos plagas del cacao en el estado de Tabasco, México (Insecta, Lepidoptera: Noctuidae, Hemiptera: Cercopidae). Agrotrópica 7:71-74.
- Sánchez, S. 2002. Incidencia de *Clastoptera laenata* Fowler (Hemiptera: Cercopidae) sobre árboles de capulín (*Muntingia calabura* L.) en Tabasco, México. Agrotrópica 14:73-76.
- Sánchez-Monge, G. y M. Segura. 2006. Estudio preliminar de *Clastoptera laenata* (Hemiptera: Clastopteridae) en *Casuarina* sp. (Casuarinaceae) y del parasitismo en su mosca asociada *Cladochaeta propenacula* (Diptera: Drosophilidae), Valle Central Costa Rica. Métodos en Ecología y Sistemática 1:15-22.
- Santos, B. 1991. Artrópodos associados às plantas cultivadas no estado do Paraná. III. Florestais e ornamentais. Revista do Setor de Ciências Agrárias 11:61-64.
- Tam, C., M. Rightmyer y M. Engel. 2001. On the identity of the Spittlebug *Clastoptera lawsonii* Doering (Homoptera: Cercopidae). Journal of the Kansas Entomological Society 74:237-242.
- Thompson, V. y N. Mohd-Saleh. 1995. Spittle maggots: studies on *Cladochaeta* fly larvae living in association with *Clastoptera* spittlebug nymphs. American Midland Naturalist 134:215-225.
- Thompson, V. 1994. Spittlebug indicators of nitrogen-fixing plants. Ecological Entomology 19:391-398.
- Thompson, V. 1999. Spittlebugs associated with actinorhizal host plants. Canadian Journal Botany 77:1387-1390.
- Wheeler, A. G. 1984. *Clastoptera arboriana* Ball: seasonal history and habits on ornamental juniperus in Pennsylvania (Homoptera: Cercopidae). Proceedings of the Entomological Society of Washington 86:835-839.



Research note

Growth and mortality of *Sphoeroides testudineus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) in a tropical coastal lagoon in northwestern Yucatán Peninsula

Crecimiento y mortalidad de *Sphoeroides testudineus* (Tetraodontiformes: Tetraodontidae) en una laguna costera tropical en el noroeste de la península de Yucatán

José Luis Bonilla-Gómez^{1✉}, Juani Tzeek-Tuz¹, Maribel Badillo² and Xavier Chiappa-Carrara²

¹Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior S/N, Ciudad Universitaria, 04510 México D. F., México.

²Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México-Sisal, Puerto de Abrigo s/n, 97365 Sisal, Yucatán, México.

✉jose.bonilla@comunidad.unam.mx

Abstract. This study reports growth parameters and mortality for *Sphoeroides testudineus* from La Carbonera, a karstic tropical coastal lagoon on the northwestern coast of the Yucatán Peninsula, Mexico. A total of 461 specimens were collected between April 2009 and March 2010. We obtained the length-weight relationship and the growth parameters of von Bertalanffy growth model (VBGM) by length frequency analysis. Additionally, mortality was estimated and analyzed. Exponent b indicated an isometric growth pattern. The growth parameters of VBGM were: $L_{\infty} = 29.50$ cm, $k = 0.77$ year⁻¹ and $t_0 = -0.168$ years. The instantaneous natural mortality was 1.53 year⁻¹.

Key words: length-weight relationship, growth, *Sphoeroides testudineus*, coastal lagoon.

Resumen. Este estudio reporta parámetros de crecimiento y mortalidad para *Sphoeroides testudineus* de La Carbonera, una laguna costera cárstica tropical en la costa noroeste de la península de Yucatán, México. Un total de 461 ejemplares se recogieron entre abril de 2009 y marzo de 2010. Se obtuvo la relación talla-peso y los parámetros de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy mediante el análisis de la frecuencia de tallas. Adicionalmente, se estimó y analizó la mortalidad. El exponente b indicó un patrón de crecimiento isométrico todo el año. Los parámetros del modelo de la ecuación de crecimiento de von Bertalanffy fueron: $L_{\infty} = 29.50$ cm, $k = 0.77$ año⁻¹ y $t_0 = -0.168$ años. La mortalidad natural instantánea fue 1.53 año⁻¹.

Palabras clave: relación talla-peso, crecimiento, *Sphoeroides testudineus*, laguna costera.

The growth of juvenile fish is considered one of the most important factors contributing to the future recruitment of adult populations within a habitat. Length and weight relationship (LWR) parameters (a and b) are necessary variables to understanding the dynamics of a fish population (Pitcher and Hart, 1982).

Sphoeroides testudineus, a member of family Tetraodontidae, is known vernacularly as Checkered Puffer and locally as “pez globo” (Spanish). An important estuarine-dependent fish, Checkered Puffer is listed as a dominant species in many Yucatán coastal lagoons (Arceo-Carranza and Vega-Cendejas, 2009). The aim of the study was to present the LWR and to estimate instantaneous natural mortality rate of *S. testudineus* from the La Carbonera lagoon in northwestern Yucatán Peninsula.

Samples of *S. testudineus* were collected during the daytime between April 2009 and March 2010 in the La Carbonera, a karstic coastal lagoon in northwestern Yucatán Peninsula, Mexico (21°13'–21°14' N, 89°52'–89°54' W) (Fig.1). Fish were caught with a 40 m long seine net, with 1 m deep and 1.27 cm (0.5 inch) stretch mesh, in 9 sampling stations along the lagoon in each field trip. Collected specimens were euthanized in ice slurry, preserved in formaldehyde (10%) and then transported to the laboratory, where they were measured (± 0.1 mm) and weighed (± 0.01 g).

A relationship between total length and weight was used to estimate the equation: $W = a L_t^b$, where, W represents the weight (g), L_t is the total length (cm), the parameter a is a scaling constant and b is the slope of the model. To determine a and b we used a least-squares regression analysis. To assess the isometry of the estimated

Recibido: 28 noviembre 2011; aceptado: 27 marzo 2012

b parameter was evaluated with the t -test ($H_0: b = 3.0$; with $\alpha = 0.05$) using STATISTICA 7 software. Parameters of the von Bertalanffy growth function (VBGF) were determined through the ELEFAN-I software included in the package FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT II) (Gayanilo et al., 1997), using length frequency distribution with class intervals of 2 cm of total length. The VBGF is expressed as follows: $L_t = L_\infty [1 - \exp^{-k(t-t_0)}]$, where L_t is the length at age t , L_∞ is asymptotic length, k is the growth rate, and t_0 is the hypothetical age at which fish length is zero. In order to assess the variability of k , taking into account the uncertainty in the estimation of asymptotic length, estimated values of maximum length and its 95% confidence interval from the routine Maximum Length Estimation included in FiSAT II (Gayanilo et al., 1997) were used to obtain a range of possible values of k . The parameter t_0 was calculated using the empirical formula of Pauly (1979). The instantaneous rate of total mortality (Z) was determined by the length converted catch curve (Pauly, 1983), which in the absence of exploitation in the area of study is equivalent to the instantaneous rate

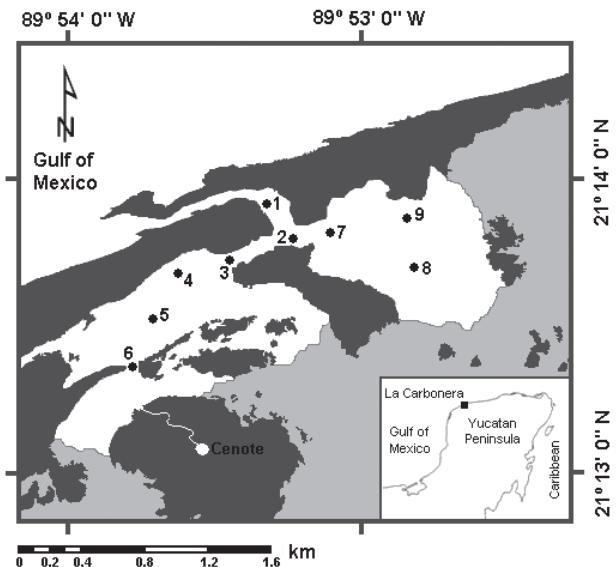


Figure 1. Map of the La Carbonera coastal lagoon with the sampling stations and the “cenote” (sinkhole). The line indicates the maximum level of the water in the rainy season, the high black zone is the wetland and the black spots are patches of mangrove.

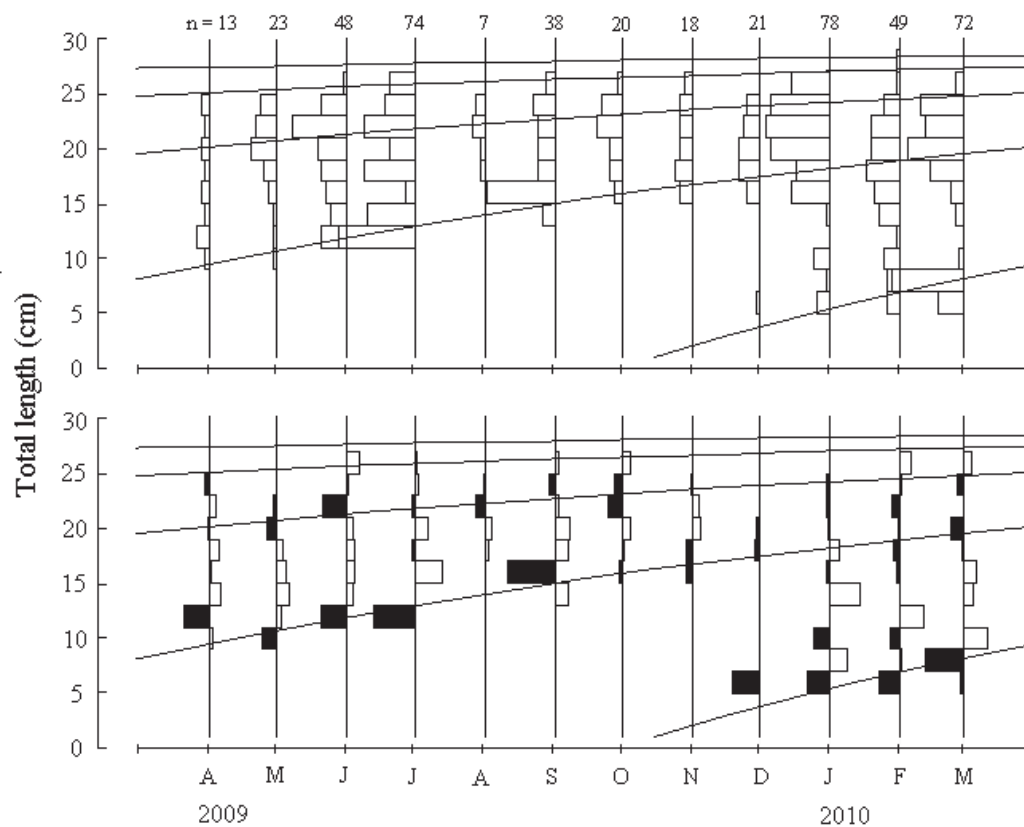


Figure 2. Monthly variation of the growth curve based on length frequency data (above) and restructured length frequency data (below) computed in ELEFAN-I of *Sphoeroides testudineus* from La Carbonera lagoon, Yucatán, Mexico.

of natural mortality (M). Additionally, an independent estimate of M was carried out using the empirical equation proposed by Pauly (1980).

A total of total of 461 organisms were collected with approximately one third per climatic season (dry, rainy, and north winds). The exponent b in the combined LWRs was not statistically different from the isometric value ($t = -0.58$; $p > 0.05$). LWR can fluctuate due to temperature and salinity or food availability and reproductive activities (Wootton, 1990); however we found no differences in b between climatic seasons (Table 1). Similar results were obtained by Mallard-Colmenero et al. (1982) from Laguna de Términos, Campeche, Gulf of Mexico. Other puffers, in particular, *Sphoeroides spengleri*, have been reported in Yucatán with allometric values ($b < 3$) (Vega-Cendejas et al., 2012), perhaps because smaller specimens were in better conditions at the time of sampling (Froese, 2006).

Growth parameters for *S. testudineus* were: $L_{\infty} = 29.50$ cm, $k = 0.77 \text{ year}^{-1}$ and $t_0 = -0.168$ years, and we estimated

the monthly variation (Fig. 2). According to these results, the growth rates of *S. testudineus* along the northwestern coast of the Yucatán is higher than those which Pauly (1991) found in the Biscayne Bay, Florida. This could be due to environmentally induced variations (Munro and Pauly, 1983; Bonilla-Gómez et al., 2011).

The total mortality instantaneous rates (Z) estimated by the length converted catch curve was 1.67 year^{-1} ($0.22 - 3.12$; 95% confidence interval). The natural mortality instantaneous rate (M) was 1.53 year^{-1} in relation to the average temperature of the sampling period (28.6° C). These are the first estimates of mortality for *S. testudineus* in the Yucatán Peninsula. Estimates of total mortality by the length converted catch curve (Pauly, 1983) are equivalent to the natural mortality rate ($Z = M$) due to the absence of commercial fishing of this species in the study area.

This work was supported by PAPIIT (IN207609) and FOMIX-Yucatán (103 229) research grants. Thanks to

Table 1. Seasonal estimated parameters of length-weight relationships of *Sphoeroides testudineus*, La Carbonera, Yucatán

| Season | n | Length (cm) | | Weight (g) | | Regression parameters | | |
|-------------|-----|-------------|---------|------------|---------|-----------------------|-------|----------------|
| | | Minimum | Maximum | Minimum | Maximum | a | b | r ² |
| Dry | 156 | 4.09 | 25.60 | 1.70 | 367.60 | 0.0790 | 3.043 | 0.9843 |
| Rainy | 139 | 10.05 | 26.00 | 29.20 | 430.00 | 0.0437 | 2.918 | 0.9647 |
| North Winds | 166 | 4.82 | 26.50 | 2.20 | 388.40 | 0.0570 | 2.947 | 0.9799 |
| Combined | 461 | 4.09 | 26.50 | 1.70 | 430.00 | 0.0611 | 2.978 | 0.9792 |

n, number of specimens considered in analysis; a, scaling constant; b, slope; r², coefficient of determination.

Alfredo Gallardo, Korynthia López, and Carmen Galindo for their technical support during the research.

Literature cited

Arceo-Carranza, D. and M. E. Vega-Cendejas. 2009. Spatial and temporal characterization of fish assemblages in a tropical coastal system influenced by freshwater inputs: northwestern Yucatan peninsula. *Revista de Biología Tropical* 57:89-103.

Bonilla-Gómez, J. L., J. López-Rocha, M. Badillo, J. Tzeek and X. Chiappa-Carrara. 2011. Growth and mortality of *Lagodon rhomboides* (Pisces: Sparidae) in a tropical coastal lagoon in northwestern Yucatan, Mexico. *Revista de Ciencias Marinas y Costeras* 3:99-109.

Froese, R. 2006. Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology* 22:241-253.

Gayaniilo Jr., F. C., P. Sparre and D. Pauly. 1997. The FAO-ICLARM Stock Assessment Tools (FiSAT). FAO Computerized Information Series (Fisheries) No. 8. FAO, Rome, Italy. 168 p.

Mallard-Colmenero, L., A. Yáñez-Arancibia and F. Amezcua-Linares. 1982. Taxonomía, biología y ecología de los tetraodontidos de la Laguna de Términos, sur del Golfo de México (Pises: Tetraodontidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 9:161-212.

Munro, J. L. and D. Pauly. 1983. A simple method for comparing growth of fishes and invertebrates. *ICLARM Fishbyte* 1:5-6.

Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks: A review with emphasis on the Southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM Studies Review* 1:1-35.

Pauly, D. 1983. Some simple methods for the assessment of tropical fish stocks. FAO, Fisheries Technical Paper No. 234. Rome, Italy. 52 p.

Pauly, D. 1991. Growth of the checkered puffer *Sphoeroides testudineus*: postscript to papers by Targett and Pauly & Ingles. *ICLARM Fishbyte* 9:19-22.

Pitcher, T. J. and P. J. Hart. 1982. Fisheries ecology. Chapman

- and Hall, London. 414 p.
- Vega-Cendejas, M. E., M. H de Santillana and D. Arceo. 2012. Length-weight relationships for selected fish species from a coastal lagoon influenced by freshwater seeps: Yucatan peninsula, Mexico. *Journal of Applied Ichthyology* 28:140-142.
- Wootton, R. J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, London. 404 p.



Nota científica

Nuevos registros de aves para el Estado de México

New records of birds for the State of México

Fernando Urbina-Torres^{1,2}, Octavio Monroy-Vilchis^{2✉}, Ángeles González-Martínez², C. L. Rubén Amador-Solís³ y Antonio Celis-Murillo⁴

¹Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. Universidad 1001. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

²Estación Biológica Sierra Nanchititla, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma del Estado de México, Toluca, México. Instituto Literario 100, Ote. Centro. 50000 Toluca, Estado de México, México.

³Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos, México. Av. Universidad 1001. Chamilpa, 62209 Cuernavaca, Morelos, México.

⁴University of Illinois. Urbana-Champaign, USA Department of Natural Resources and Environmental Sciences. S217 Turner Hall, MC047. 1102 S. Goodwin Avenue Urbana, IL 61801, EUA.

✉ omv@uaemex.mx

Resumen. Se informa por primera vez sobre la presencia en el Estado de México del halcón guaco (*Herpetotheres cachinnans*), el halcón enano (*Falco ruficularis*), la guacamaya verde (*Ara militaris*), el cuculillo manglero (*Coccyzus minor*), la titira enmascarada (*Tityra semifasciata*) y la golondrina sinaloense (*Progne sinaloae*). Estos registros fueron realizados en el Parque Natural Sierra Nanchititla. *Ara militaris* y *P. sinaloae* se encuentran clasificadas como especies en riesgo, de acuerdo con criterios nacionales e internacionales.

Palabras clave: nuevos registros, avifauna, Estado de México, puntos de conteo, grabaciones de paisaje sonoro, monitoreo simultáneo.

Abstract. We report for the first time the presence of Laughing Falcon (*Herpetotheres cachinnans*), Bat Falcon (*Falco ruficularis*), Military Macaw (*Ara militaris*), Mangrove Cuckoo (*Coccyzus minor*), Masked Tityra (*Tityra semifasciata*), and Sinaloa Martin (*Progne sinaloae*) in the State of México. These records were made in the Parque Natural Sierra Nanchititla. *A. militaris* and *P. sinaloae* are considered at risk in accordance with national and international criteria.

Key words: new records, birds, State of México, point-count, soundscape recordings, simultaneous monitoring.

Los estudios de aves en el Estado de México son numerosos (DeSucre et al., 2009) y algunas localidades, por ejemplo Temascaltepec, han sido estudiadas de manera intensiva (Gómez de Silva, 1997). Sin embargo, existen regiones que carecen de información sobre la riqueza y distribución de las aves, como es el caso del Parque Natural Sierra de Nanchititla (PNSN), al suroeste del Estado de México, en los límites con Michoacán y Guerrero. Los contados estudios realizados en el Parque sugieren que es poco lo que de éste se conoce (DeSucre et al., 2009).

Con el fin de documentar su avifauna se efectuaron observaciones entre los meses de septiembre de 2009 y enero de 2011, utilizando binoculares y guías de identificación (Howell y Webb, 1995; National Geographic, 2002). Se establecieron 361 puntos de conteo (Ralph et al., 1996) y 55

horas de grabaciones de paisaje sonoro y vocalizaciones de aves, mediante la técnica de monitoreo simultáneo (Celis-Murillo et al., 2009). Entre los resultados, se confirmó la presencia de 6 especies en el Estado de México (Cuadro 1).

Halcón guaco (*Herpetotheres cachinnans*). Sus áreas de distribución conocida más cercanas están en el norte de Guerrero (Rojas-Soto et al., 2009) y en el centro y sur de Morelos (Urbina-Torres, 2000). Howell y Webb (1995) mencionan que es residente de la vertiente del Pacífico, hasta los 1 500 m snm, y que se encuentra en el centro de México hasta el este de Michoacán. Con el nuevo registro, el área de distribución se incrementó en 25 km al este. Esta especie se registró tanto en bosque de pino-encino como en bosque tropical caducifolio.

Halcón enano (*Falco ruficularis*). Howell y Webb (1995) y Navarro (1998) consideran esta especie como residente de la vertiente del Pacífico. El avistamiento se encuentra a más de 130 km al norte de los registros de

Recibido: 29 septiembre 2011 ; aceptado: 20 abril 2012

Cuadro 1. Registros de aves del Parque Natural Sierra de Nanchititla, nuevos para el Estado de México, en la Colección Ornitológica del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca

| <i>Especie</i> | <i>Coordenadas (UTM)</i> | <i>Fecha de registro</i> | <i>Tipo de registro</i> | <i>Núm. de ejemplares</i> | <i>Colección de sonidos*</i> |
|---------------------------------|--------------------------|-----------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------------|
| <i>Herpetotheres cachinnans</i> | 0341728 2084898 | 12. IX.2009 | Grabación | 1 | 1600 1340909EDM FU12 |
| | 0350431 2085482 | 25. IV.2010 | Grabación | 1 | 1601 01ª1004 EDM FU 25 |
| | 0363283 2085068 | 27. VI.2010 | Acústico, visual | 2 | -- |
| | 0351081 2083315 | 19. IX.2010 | Acústico | 1 | -- |
| | 0351069 2083308 | 22. XI. 2010 | Grabación | 1 | 1602 01ª 1010 EDM FU 22 |
| | 0363745 2085221 | 23. X.2010 | Visual | 1 | -- |
| <i>Ara militaris</i> | 0350982 2085325 | 27. VI.2010 | Grabación | 2 | 1603 01ª 1006 EDM FU 27 |
| | 0351254 2083131 | 19. IX.2010 | Visual, acústico | 2 | -- |
| <i>Coccyzus minor</i> | 0363745 2085221 | 29. VI.2010 26. VII.2010 | Grabación, Acústico | 1 1 | 1604 145 1006 EDM FU 29 |
| | 0350324 2082830 | 26. VI.2010 | Grabación | 2 | 1605 01ª1006 EDM FU 26 |
| <i>Tityra semifasciata</i> | 0350982 2085325 | 27. VI.2010 | Grabación | 2 | 1606 02ª 1006 EDM FU 27 |
| | 0351395 2085202 | 21. V.2010 | Visual | 4 | -- |
| <i>Progne sinaloae</i> | 0349781 2086371 | 25. VI.2010 | Visual | 1 | -- |
| | 0350633 2084197 | 26. VI.2010 | Grabación, visual | 11 | 1607 02ª 1006 EDM FU 26 |
| | 0351395 2085202 | 25. VII.2010 | Grabación, visual | 2 | 1608 01ª 1007 EDM FU 25 |
| | | | | | |

* García-Conejo (2006).

la vertiente del Pacífico. Se registró en bosque tropical caducifolio.

Guacamaya verde (*Ara militaris*). Está identificada como especie en peligro (SEMARNAT, 2010) y vulnerable, con tendencia decreciente de sus poblaciones (IUCN, 2010). De acuerdo con la información de los habitantes, hace más de 20 años eran comunes en la zona, pero su captura redujo su población (L. Fajardo, com. pers.). Howell y Webb (1995) y Navarro (1998) mencionan que se distribuye en la vertiente del Pacífico. Según los registros más cercanos, el área de distribución se incrementa 70 km al norte de la sierra Madre del Sur en Guerrero y al sur de Morelos (Almazán-Núñez y Nova-

Muñoz, 2006; Urbina-Torres et al., 2009). Esta especie se registró en bosque de pino-encino.

Cuclillo manglero (*Coccyzus minor*). De acuerdo con L. Fajardo (com. pers.), esta especie se le encuentra en la zona por temporada. Howell y Webb (1995) y Navarro (1998) mencionan que es residente desde la faja costera hasta los 1 200 m snm, y que ocasionalmente (junio) se encuentra en el interior de la cuenca del río Balsas. Los registros más cercanos son del estado de Morelos (Urbina, 2005), con lo que el área de distribución se incrementa en más de 120 km al norte de Guerrero y al oeste de Morelos. Esta especie se registró en bosque tropical caducifolio perchada en un cirian o cuatecomate (*Crescentia alata*).

Titira enmascarada (*Tityra semifasciata*). Howell y Webb (1995) y Navarro (1998) la consideran una especie residente común de las tierras bajas que llega hasta los 2 500 m snm, pero que generalmente se encuentra por debajo de los 1 500 m. Con nuestros registros su distribución conocida se incrementa más de 120 km al norte de la sierra Madre del Sur. Esta especie se registró en bosque de pino-encino.

Golondrina sinaloense (*Progne sinaloae*). Está sujeta a protección especial (SEMARNAT, 2010) y por los pocos registros que de esta golondrina existen, se considera especie con datos insuficientes (IUCN, 2010). Los más cercanos de sus registros corresponden al norte de Tzitzio, Michoacán, que se encuentra a 90 km al sureste del PNSN y a Taxco, Guerrero, 95 km al noroeste del PNSN (Lethaby y King, 2010). Esta especie se registró en bosque de pino-encino.

Cabe mencionar que las 6 especies registradas en bosques de pino y encino y bosque tropical caducifolio se encuentran en franca reducción por la tala inmoderada, las prácticas agrícolas y la plaga del escarabajo descortezador (obs. per.); por ello, el Parque se ha propuesto como Área Importante para la Conservación de las Aves.

Resulta de particular importancia reconocer que el uso de monitoreo simultáneo de puntos de conteo y grabaciones acústicas con el sistema de grabación de paisajes sonoros han permitido verificar, confirmar y obtener registros físicos de la presencia de las especies.

Agradecemos las atenciones recibidas por el personal del Parque Natural Sierra Nanchititla (CEPANAF), y el apoyo y los conocimientos brindados por la familia Fajardo-Rodríguez en Pie de la Loma. En igual forma, agradecemos las correcciones realizadas al texto por A. Urbina A. y dos revisores anónimos, así como al Programa de Mejoramiento del Profesorado de la Secretaría de Educación Pública, por la beca otorgada para la realización del presente estudio (PROMEP/103.5/09/4209).

Literatura citada

- Almazán-Núñez, R. C. y O. Nova-Muñoz. 2006. La guacamaya verde (*Ara militaris*) en la Sierra Madre del Sur, Guerrero, México. Huitzil 7:20-22.
- Celis-Murillo, A., J. L. Deppeand y M. F. Allen. 2009. Using soundscape recordings to estimate bird species abundance, richness, and composition. Journal of Field Ornithology 80:64-78.
- DeSucre, M. A. E., P. Ramírez, H. Gómez y S. Ramírez. 2009. Aves. In La diversidad biológica del Estado de México. Estudio de estado. Biblioteca Mexiquense del Bicentenario. Colección Mayor, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López, M. J. Muñoz-Cano, E. Collado y J. E. San Román (comps.).
- Gobierno del Estado/ Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Toluca, México. p. 131-144.
- García-Conejo, M. 2006. Sistematización de la colección de sonidos del Laboratorio de Ornitología del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca. 74 p.
- Gómez de Silva, H. 1997. Análisis avifaunístico de Temascaltepec, Estado de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 68:137-152.
- 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.
- IUCN (International Union for Conservancy of Nature). 2010. IUCN red list of threatened species, ver. 2010.4. www.iucnredlist.org; última consulta: 4.XI.2010.
- Lethaby, N. A. y J. R. King. 2010. The current status of Sinaloa Martin *Progne sinaloae*. Cotinga 32:18-23.
- National Geographic Society. 2002. Field guide to the birds of North America, cuarta edición, Washington, D.C. 480 p.
- Navarro, S. A. 1998. Distribución geográfica y ecológica de la avifauna de Guerrero, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 182 p.
- Ralph, C. J., G. R. Geupel, P. Pyle, T. E. Martin, D. DeSante y B. Milá. 1996. Manual de métodos de campo para el monitoreo de aves terrestres. General Technical Report. PSW-GTR-159. Pacific Southwest Research Station, Forest Service, U.S. Department of Agriculture, Albany, California. 46 p.
- Rojas-Soto, O. R., A. Oliveras-de Ita, R. C. Almazán-Núñez, A. G. Navarro-Sigüenza y L. A. Sánchez-González. 2009. Avifauna de Campo Morado, Guerrero, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:741-749.
- 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 silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre. 77 p.
- Urbina, T. F. 2005. Evaluación de la distribución de las aves del estado de Morelos, México. Tesis, Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 80 p.
- Urbina-Torres, F. 2000. New distributional information of birds from the State of Morelos, Mexico. Bulletin of the British Ornithologists' Club 120:8-15.
- Urbina-Torres, F., C. Romo de Vivar-Álvarez y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Notas sobre la distribución de algunas aves en Morelos, México. Huitzil 10:30-37.



Nota científica

Primeros registros de cachalotes, *Physeter macrocephalus* y *Kogia sima*, en aguas caribeñas de la República Dominicana

First record of sperm whales, *Physeter macrocephalus* and *Kogia sima*, in Caribbean waters of the Dominican Republic

Laura Vázquez-Castán^{1✉}, José Ángel-Galindo¹, Arturo Serrano^{1✉}, Inés Sellares-Blasco² y Patricia Lancho-Diéguez²

¹Laboratorio de Mamíferos Marinos, Universidad Veracruzana. Km 7.5 Carretera Tuxpan-Tampico, Col. Universitaria, 92850 Tuxpan, Veracruz, México.

²Fundación Dominicana de Estudios Marinos, Inc., Calle Sócrates Nolasco 6. Res. Carla Pamela. Apartamento 401, Ensanche Naco, Santo Domingo, República Dominicana.

✉ vazquezcastanlaura@hotmail.com

Resumen. Éste es el primer registro del cachalote (*Physeter macrocephalus*) y del cachalote enano (*Kogia sima*) para el área de Bayahibe en República Dominicana. Se efectuaron 10 salidas al mar, con un esfuerzo de 49.92 horas; en 3 de éstas se tuvieron avistamientos de 82 organismos. Las especies observadas fueron: *Tursiops truncatus*, *Physeter macrocephalus* y *Kogia sima*; se registraron en profundidades de 400 a 1 400 m, en un fondo arenoso/rocoso y a temperaturas superficiales del agua de 29° a 31° C.

Palabras clave: cetáceos, cachalote, *Physeter macrocephalus*, cachalote enano, *Kogia sima*, tonina, *Tursiops truncatus*, República Dominicana.

Abstract. This is the first report of sperm whales (*Physeter macrocephalus*) and dwarf sperm whale (*Kogia sima*) for the Bayahibe area in the Dominican Republic. A total of 10 boat based surveys were carried out, totaling 49.92 hr of survey effort. Cetaceans were observed in 3 out of 10 surveys, totalling 82 organisms sighted. The observed species were: *Tursiops truncatus*, *Physeter macrocephalus* and *Kogia sima*; recorded at depths of 400 to 1 400 m, over sandy/rocky bottoms, and a sea surface temperature of 29° to 31° C.

Key words: cetaceans, sperm whale, *Physeter macrocephalus*, dwarf sperm whale, *Kogia sima*, bottlenose dolphin, *Tursiops truncatus*, Dominican Republic.

En la zona costera de Bayahibe, al suroeste de la República Dominicana, se han registrado previamente (Sellares y Lancho, 2008) 5 especies de mamíferos marinos: 4 pertenecientes al orden Cetacea y 1 al orden Sirenia. Las especies de cetáceos son: *Tursiops truncatus*, *Stenella frontalis*, *Globicephala macrorhynchus* y *Megaptera novaeangliae* y la de sirenio *Trichechus manatus*. En este estudio se registraron 2 especies nuevas para la zona, el cachalote *Physeter macrocephalus* y el cachalote enano *Kogia sima*.

El cachalote es un organismo que tiene la distribución más extensa de todos los mamíferos marinos, abarca todos los océanos profundos del mundo, desde el ecuador hasta los polos (Jefferson et al., 1993). La distribución geográfica de los cachalotes es continua en todo el mundo,

pero las poblaciones de los océanos Pacífico, Atlántico e Índico están parcialmente aisladas unas de otras por las grandes masas continentales. En el Pacífico norte están ampliamente distribuidos en la parte oriental, durante el invierno generalmente se encuentran en cualquier lugar al sur (Leatherwood et al., 1988). En el Atlántico norte, el rango de distribución incluye las cuencas profundas del Caribe, golfo de México y Mediterráneo. En el golfo de México y Caribe, los cachalotes se distribuyen en áreas de gran profundidad. El cachalote enano (*Kogia sima*) se distribuye en todo el mundo en aguas templadas y tropicales del Atlántico, Pacífico e Índico (Caldwell y Caldwell, 1989; McAlpine, 2002).

Handley (1966) registró que la distribución de estos organismos comprendía los mares adyacentes de Sudáfrica, India, Ceilán, Sri Lanka, Japón, Hawai, el sur de Australia y la porción oriental de Estados Unidos, mientras que

Recibido: 02 diciembre 2010 ; aceptado: 25 julio 2012

Nagorsen (1985) incluyó registros de la porción occidental de Canadá, Guam, las islas Marianas, Nueva Caledonia, Chile, San Vicente en las Antillas Menores, Senegal, Oman y las islas Sonda menores. De acuerdo con Würsig et al. (2000), en el Atlántico noroccidental se conocen desde Virginia hasta las Antillas Menores y el golfo de México. Los avistamientos del cachalote enano en el golfo de México y la región del Caribe ocurren principalmente sobre y cerca de la plataforma continental (Würsig et al., 2000).

El estudio comprendió el área de la parte sureste de República Dominicana, en la zona costera de Bayahibe y del Parque Nacional del Este (PNE), con una extensión de 250 km² (Fig. 1); se llevó a cabo con la autorización de la Secretaría de Estado de Medio Ambiente y Recursos Naturales de República Dominicana, permiso Núm. 0001390.

Las navegaciones se realizaron 1 vez por semana utilizando una embarcación de 7 m de largo, 2 motores de 75 hp y 1 manga de 1 metro. Los muestreos se hicieron por medio de transectos lineales no sistemáticos, cubriendo el máximo del área (Buckland et al., 2001), a una velocidad aproximada de 15 km/hr. Durante los transectos se mantuvo la observación continua hacia ambos lados de la embarcación, mediante binoculares Bushnell 7×50 con brújula y retícula. Durante la navegación, una persona registró los siguientes datos: fecha, hora de avistamiento, posición geográfica inicial, posición geográfica final (GPS Garmin modelo GPS map 76CS×; precisión ± 3 m) y condiciones climatológicas (luminosidad, visibilidad en kilómetros y observaciones generales). Se registró el número de individuos por avistamiento y/o por grupo, los movimientos de los animales con respecto a la embarcación, la zona donde se observaron, la distancia a la embarcación, el ángulo (con respecto a la embarcación) en el cual fueron avistados y también se tomó nota del comportamiento. Durante cada avistamiento se registró la profundidad y la temperatura del agua mediante el uso de una ecosonda marca Hummingbird. Para obtener la distribución espacial de los avistamientos de las toninas se utilizaron los datos tomados por medio de un GPS de cada avistamiento y se representaron en mapas con el programa ArcView 9.2.

De julio a septiembre de 2009, se realizaron 10 salidas al mar con un esfuerzo de búsqueda de mamíferos marinos de 49.92 horas. *Tursiops truncatus* se observó el 21 de agosto a las 11:10 y el 1 de septiembre y 10:35 horas. En el primer avistamiento hubo 4 organismos y en el segundo 70. Estos organismos se encontraron alimentándose y socializando, o bien, nadando. La temperatura superficial del agua fue de 29° C, con visibilidad de 10 km y un estado del mar de 0 a 2 en escala de Beaufort. La profundidad registrada en el momento de la observación fue de 450 a 650 m, en un fondo de tipo arenoso.

Para esta misma zona, se obtuvieron los nuevos registros de *Physeter macrocephalus* y *Kogia sima*. La primera se avistó el 9 de septiembre a las 8:25 horas; se observó un total de 4 organismos. La temperatura fue de 29 a 31° C, la visibilidad de 10 km, el estado del mar de 0 y la profundidad de 400 a 1 400 m, en un fondo de tipo arenoso-rocoso. *Kogia sima* se observó el 21 de agosto a las 11:10 horas; se avistaron 4 organismos. La temperatura fue de 31° C, con 10 km de visibilidad, un estado del mar de 0 y la profundidad de 400 a 450 m, en un fondo de tipo arenoso (Figs. 2, 3).

La especie que más se observó durante este estudio fue *T. truncatus* en 2 avistamientos (Fig. 4). La posición geográfica de los avistamientos se presenta en la figura 5.

Agradecemos a la Red de Macrouniversidades de América Latina y el Caribe así como al Banco Santander, por el apoyo otorgado para llevar a cabo el presente trabajo; a los maestros Yessika Hernández Baruch, Miguel A. Cruz Lucas y al voluntario C. Alido Luis Báez, por su apoyo en campo; al Laboratorio de Geomática Tropical, principalmente a la maestra Blanca Esther Raya Cruz, por su apoyo único en la realización de los mapas para este trabajo.

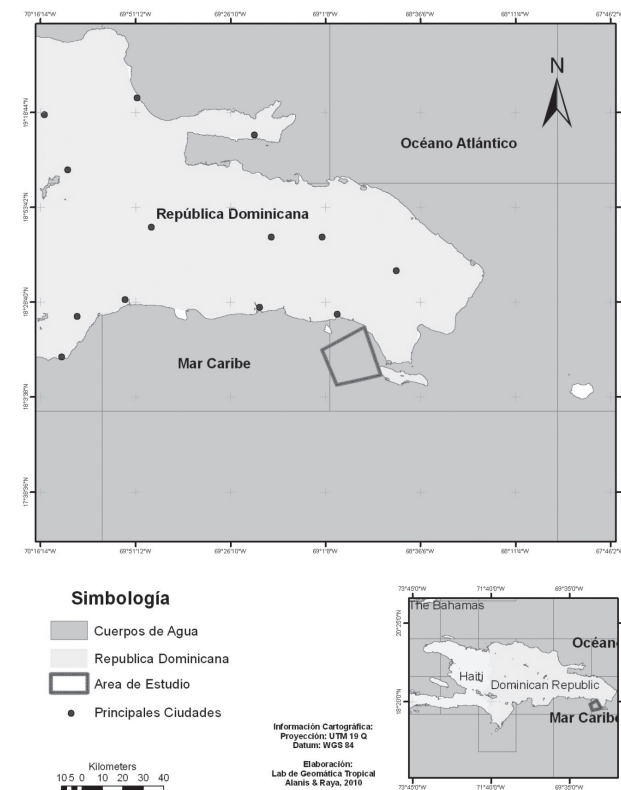


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio.



Figura 2. *Physeter macrocephalus* observada durante el estudio.



Figura 3. *Kogia sima* observada durante el estudio.



Figura 4. *Tursiops truncatus* observada durante el estudio.

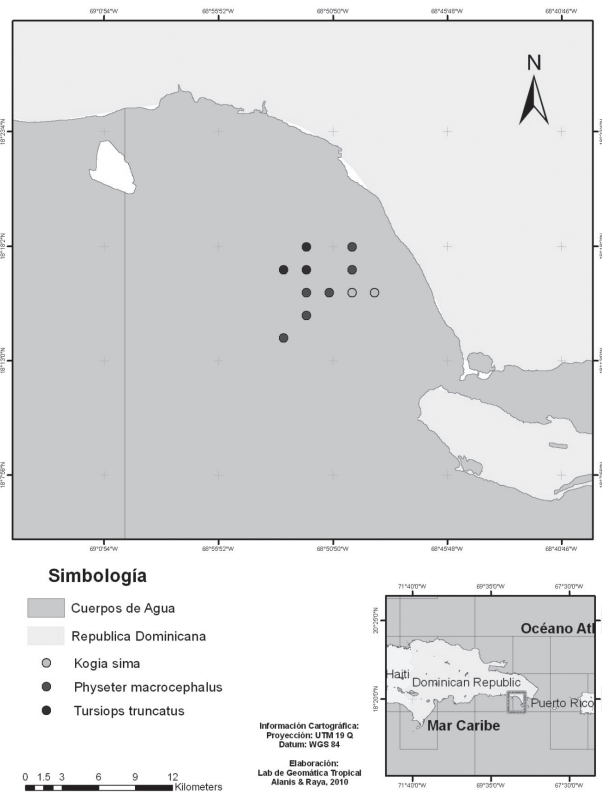


Figura 5. Posición geográfica de los avistamientos de cetáceos durante el estudio.

Literatura citada

- Baumgartner, M. F., K. D. Mullin, L. N. May y T. D. Leming. 2001. Cetacean habitats in the northern Gulf of Mexico. Fishery Bulletin 99:219-239.
- Biggs, D. C., R. R. Leben y J. G. Ortega-Ortiz. 2000. Ship and satellite studies of mesoscale circulation and sperm whale habitats in the northeast Gulf of Mexico. Gulf of Mexico Science 18:15-22.
- Borcard, D., P. Legendre y P. Drapeau. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 73:1045-1055.
- Buckland, S. T., D. R. Anderson, K. P. Burnham y J. L. Laake. 2001. Advanced distance sampling: estimating abundance of biological populations. Oxford University Press, New York. 434 p.
- Caldwell, D. K. y M. C. Caldwell. 1989. Pygmy sperm whale *Kogia breviceps* (de Blainville, 1938); dwarf sperm whale *Kogia simus* (Owen, 1866). In Handbook of marine mammals, vol. 4: River dolphins and the larger toothed whales, S. H. Ridgeway y R. Harrison (eds.). Academic, London. p. 235-260.
- Davis, R. W., J. G. Ortega-Ortiz, C. A. Ribic, W. E. Evans, D. C. Biggs, P. H. Ressler, R. B. Cady, R. R. Leben, K. D. Mullin y B. Würsig. 2002. Cetacean habitat in the northern oceanic Gulf of Mexico. Deep sea research, part I. Oceanographic Research Papers 49:121-142.
- Davis, R. W., G. S. Fargion, N. May, T. D. Leming, M.

- Baumgartner, W. E. Evans, L. J. Hansen y K. Mullin. 1998. Physical habitat of cetaceans along the continental slope in the north-central and western Gulf of Mexico. *Marine Mammal Science* 14:490-507.
- Handley, C. O. Jr. 1966. A synopsis of the genus *Kogia* (pigmy sperm whales). *In* Whales, dolphins and porpoises, K. S. Norris (ed.). University of California Press, Berkeley. p. 62-69.
- Jaquet, N. 1966. How spatial and temporal scales influence understanding sperm whale distribution: A review. *Mammal Review* 26:51-65.
- Jefferson, T. A., S. Leatherwood y M. A. Webber. 1993. *FAO species identification guide. Marine mammals of the world.* FAO, Rome. 320 p.
- Leatherwood, S., R. R. Reeves, W. F. Perrin y W. E. Evans. 1988. Whales, dolphins, and porpoises of the eastern north Pacific and adjacent arctic waters. A guide to their identification. Dover, New York. p. 209-212.
- McAlpine, D. F. 2002. Pygmy and dwarf sperm whales. *In* *Encyclopedia of Marine Mammals*, W. F. Perrin, B. Würsig y J. G. M. Thewissen (eds.). Academic, New York. p. 1007-1009.
- Nagorsen, D. 1985. *Kogia simus*. *Mammalian Species* 239:1-6.
- Ortega-Ortiz, J. G. 2002. Multiscale analysis of cetacean distribution in the Gulf of Mexico. Ph.D. dissertation, Texas A&M University, College Station. 170 p.
- Sellares, R. y P. Lancho. 2008. Proyecto Modelo de Gestión Turística Sostenible en Bayahibe. Ecoturismo de delfines en el Parque Nacional del Este. Fundación Dominicana de Estudios Marinos (FUNDEMAR-AHRB-BID), Ensanche Naco, Santo Domingo. 18 p.
- Ward, N. y A. Moscrop. 1999. Mamíferos del Gran Caribe: Un resumen preliminar de su estatus de conservación. Cuarta Reunión del Comité Asesor Científico y Técnico Interino (ISTAC) del Protocolo Relativo a las Áreas de Flora y Fauna Silvestre Especialmente Protegidas (SPAW) en la región del Gran Caribe, 3-6 de agosto. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente, La Habana. 30 p.
- Ward, N., A. Moscrop y C. Carlson. 2001. Elementos para el desarrollo de un plan de acción para los mamíferos marinos en el Gran Caribe: una revisión de la distribución de los mamíferos marinos. Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente. Primera Reunión de las Partes Contratantes (COP) del Protocolo Relativo a las Áreas y Flora y Fauna Silvestres Especialmente Protegidas (SPAW) en la Región del Gran Caribe, 3-6 de agosto, La Habana. 89 p.
- Würsig, B., T. A. Jefferson y D. Schmidly. 2000. *The marine mammals of Mexico.* Texas A&M University Press, College Station. 232 p.



Nota científica

Registros nuevos de murciélagos para el estado de Hidalgo, México

New records of bats for the state of Hidalgo, Mexico

Melany Aguilar-López✉, Alberto E. Rojas-Martínez, Luis A. Mendoza-Vega, Víctor D. Vite-Silva y Josefina Ramos-Frías

Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo Km. 4.5, Ciudad Universitaria 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo.

✉ mel1983aguilar@hotmail.com

Resumen. Este trabajo registra por primera vez la presencia de los murciélagos *Eptesicus furinalis*, *Glossophaga morenoi*, *Myotis auriculus* y *Platyrrhinus helleri* para el estado de Hidalgo, México. Los ejemplares se obtuvieron durante los muestreos realizados entre agosto de 2008 y mayo de 2010. De cada ejemplar se proporcionan las medidas externas y craneales, la condición reproductora, así como el tipo de vegetación donde fueron encontrados.

Palabras clave: riqueza, primeros registros, vegetación.

Abstract. We register for the first time the presence of the bats *Eptesicus furinalis*, *Glossophaga morenoi*, *Myotis auriculus* and *Platyrrhinus helleri* for the state of Hidalgo, Mexico. The bats were obtained between August 2008 and May 2010. We provide for each bat external and cranial measures, reproductive status, as well as the type of vegetation where they were found.

Key words: richness, first records, vegetation.

El estado de Hidalgo es reconocido por su gran variedad de ambientes derivados de la presencia de la sierra Madre Oriental, el Eje Neovolcánico y la Altiplanicie Mexicana, que generan una compleja topografía y como consecuencia, una alta variedad de ambientes. Por su ubicación geográfica, está considerado como la transición entre las regiones Neotropical y Neártica, por lo que cuenta con una importante diversidad de flora y fauna (Morrone y Márquez, 2008). La quiropteroфаuna del estado es poco conocida, ya que hasta el momento se han registrado 65 especies (Hall, 1981; López-Wilchis y López, 1999; Ramírez-Pulido et al., 2000; Ceballos y Oliva, 2005; Mejenes-López et al., 2010) y sólo 52 cuentan con registros comprobados. En los últimos años se han publicado 2 trabajos de murciélagos para Hidalgo (Cervantes et al., 2004; Cornejo-Latorre et al., 2011) y en 3 más, estos animales se mencionan como parte de listados faunísticos (Cervantes et al., 2002; Hernández-Flores y Rojas-Martínez, 2010; Mejenes-López et al., 2010), lo que demuestra la falta de estudios sobre este grupo de mamíferos. Por tal motivo, este trabajo tiene como objetivo documentar 4 nuevos registros de murciélagos para el estado de Hidalgo.

El trabajo de campo se realizó de agosto de 2008 a mayo de 2010, con salidas a diferentes municipios del estado de Hidalgo, como parte del proyecto “Diversidad Biológica del Estado de Hidalgo”. Los ejemplares recolectados se depositaron en la Colección Mastozoológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (HGO-MAM-154-0903). Las medidas que se proporcionan para cada ejemplar se dan en milímetros y el peso en gramos. Las abreviaturas utilizadas para cada medida son las siguientes: longitud total (LT), longitud de la cola (CV), pata trasera (PT), oreja (O), antebrazo (Ant), longitud total craneal (LC), ancho de la caja craneana (ACC), ancho a través de los caninos (AC) y longitud de la serie de dientes maxilares (LDM), de los testículos, se proporcionan el largo y el ancho.

Eptesicus furinalis (d’Orbigny, 1847).

Se examinó un macho subadulto (UAEH-CIB-M 1119) con testículos abdominales de 4×2 mm, capturado el 14 de agosto de 2009 en 0.5 km N, 1.5 km E de Tamoyón Primero (98°14’6.46” N, 21°1’38.89” O), municipio de Huautla a una altitud de 124 m snm. Se capturó con una red de niebla colocada a la orilla del río Calabozo donde la vegetación dominante es bosque tropical subcaducifolio. El ejemplar

Recibido: 12 diciembre 2011; aceptado: 02 julio 2012

se encuentra preservado en piel y esqueleto. Esta especie no está incluida en lista alguna de especies en peligro. En México se distribuye desde Jalisco y la costa del Pacífico y desde el sur de Tamaulipas por la vertiente del golfo hasta Chiapas y la península de Yucatán (Telléz-Guirón, 2005), por lo que su presencia en la región tropical del estado era esperada; el registro más cercano a la localidad de Tamoyón Primero se encuentra a 86 km E, en Tuxpan, Veracruz (Hall, 1981). En el trabajo de Mejenes-López et al. (2010) se menciona la presencia de *E. furinalis* en Hidalgo; sin embargo, no existía ningún registro comprobado para esta especie. Medidas somáticas: LT, 90; CV, 40; PT, 9; O, 14; Ant, 38. Craneales: LC, 14.9; ACC, 7.2; AC, 4.1; LDM, 5.6. Peso: 7 gramos.

***Glossophaga morenoi* Martínez y Villa, 1938.**

Se examinó un macho adulto (UAEH-CIB-M 1030) con testículos inguinales, capturado el 14 de enero de 2010 en la localidad de Palo Verde (98°56'52.58" N, 21°4'53.39" O), municipio de Chapulhuacán a 325 m snm. Se capturó con una red de niebla colocada a la orilla del río Amajac donde la vegetación dominante es bosque tropical subcaducifolio. El ejemplar se encuentra preservado sólo en esqueleto. Es una especie considerada rara, aunque no se encuentra en ninguna lista de especies en riesgo y es endémica de México. Se distribuye desde las tierras bajas del Pacífico desde Michoacán, hasta Chiapas y en la depresión del río Balsas, en los estados de Michoacán, Morelos, Puebla, Guerrero, Oaxaca, Chiapas y Estado de México (Gardner, 1986; Webster, 1993; Chávez y Ceballos, 1998; Sánchez-Casas y Álvarez, 2000; López-González y Polaco, 2001; Arita, 2005). El registro más cercano a la localidad de Palo Verde se encuentra a 200 km SSE, cerca de Río Frío, Puebla (Webster, 1993). El registro de esta especie extiende su distribución hasta la región tropical del golfo de México, tal vez a través del Estado de México y Puebla. Medidas somáticas: LT, 65; CV, 9; PT, 11; O, 10; Ant, 37. Craneales: LC, 20.3; ACC, 8.6; AC, 3.8; LDM, 7.3. Peso 10 gramos.

***Myotis auriculus* Baker y Stanis, 1995**

Se examinó un macho adulto (UAEH-CIB-M 602) con testículos abdominales de 2×2 mm, capturado el 14 de marzo de 2009 a 0.7 km N, 0.3 km E de La Encarnación, localidad perteneciente al Parque Nacional Los Mármoles (99°12'28.04" N, 20°52'52.32" O), municipio de Zimapán, a una altitud de 2 330 m snm. Se capturó con una red de niebla colocada en un arroyo de temporal con frutales, donde la vegetación dominante es bosque de pino-encino. El ejemplar se encuentra preservado en esqueleto y piel. Esta especie no está considerada dentro de alguna lista de especies en peligro. En México está registrada para los estados de Chihuahua, Coahuila, Colima, Durango,

Jalisco, Nuevo León, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Uribe y Arita, 2005), por lo que la presencia del murciélago para el estado era probable; sin embargo, el registro más cercano se encuentra a 250 km SE de Zimapán, en la localidad de Perote, Veracruz (Hall, 1981). Medidas somáticas: LT, 98; CV, 47; PT, 10; O, 17; Ant, 41. Craneales: LC, 15.7; ACC, 7.1; AC, 3.7; LDM, 6.5. Peso: 6 gramos.

***Platyrrhinus helleri* Peters 1866**

Se examinó una hembra subadulto inactiva sexualmente (UAEH-CIB-M 1151), capturada el 7 de noviembre de 2009 en la localidad de Río Blanco (98°5'1.78" N, 20°24'45.46" O), municipio de Huehuetla, a 574 m snm. Se recolectó con una red de niebla colocada a la orilla del río Blanco donde la vegetación dominante es bosque tropical subcaducifolio. El ejemplar se encuentra preservado en esqueleto y piel. Es una especie ampliamente distribuida y no se encuentra en ninguna lista de especies en riesgo. Se distribuye en la región tropical del este y sureste de México y se le ha registrado en los estados de Chiapas, Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Hall, 1981). El registro más cercano se encuentra a 89 km SE de Río Blanco, en Hueytamalco, Puebla (Vargas-Miranda et al., 2008). Medidas somáticas: LT, 60; CV, 0; PT, 13; O, 15; Ant, 40. Craneales: LC, 22.1; ACC, 9.8; AC, 4.7; LDM, 8.4. Peso 13 g.

Los autores agradecen al Dr. Cornelio Sánchez Hernández, por corroborar la identificación de los ejemplares. A los compañeros del Laboratorio de Ecología de Poblaciones (Sección mamíferos) del CIB-UAEH, en especial a Jonathan Hernández Cruz y David A. Gómez Durán, por su ayuda en el trabajo de campo, financiado con el proyecto "Diversidad biológica del estado de Hidalgo" FOMIX-HGO-2006-43761 y FOMIX-HGO-2009-95828.

Literatura citada

- Arita, H.T. 2005. *Glossophaga morenoi* Martínez y Villa, 1938. In Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva (coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica. México, D. F. p. 216-217.
- Ceballos, G. y G. Oliva (editores). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 986 p.
- Cervantes, F. A., N. Ramírez-Vite, S. Ramírez-Vite y C. Ballesteros. 2004. New records from Hidalgo and Guerrero, México. The Southwestern Naturalist 49:122-124
- Cervantes, F., S. Ramírez-Vite y J. N. Ramírez-Vite. 2002. Mamíferos pequeños de los alrededores del poblado de Tlanchinol, Hidalgo. Anales del Instituto de Biología, Serie

- Zoología 73:225-237.
- Chávez, C. y G. Ceballos. 1998. Diversidad y conservación de los mamíferos del Estado de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 3:113-134
- Cornejo-Latorre, C., A. E. Rojas-Martínez, M. Aguilar-López y L. G. Juárez Castillo. 2011. Abundancia estacional de los murciélagos herbívoros en dos tipos de vegetación y disponibilidad de recursos quiropterófilos en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, México. *Therya* 2:169-182.
- 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 (nueva serie)* 20:239-243.
- Gardner, A. L. 1986. The taxonomic status of *Glossophaga morenoi* Martínez y Villa, 1938 (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 99:489-492.
- Hall, E. R. 1981. *The mammals of North America*, vol. 1. Wiley, New York. 90 p.
- Hernández-Flores, S. D. y A. E. Rojas-Martínez. 2010. Lista actualizada y estado de conservación de los mamíferos del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 26:563-583.
- López-González, C. y O. J. Polaco. 2001. Descripción y variación del esqueleto postcraneal de *Glossophaga morenoi* Martínez y Villa-R., 1938 (Chiroptera- Phyllostomidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 83:1-28.
- López-Wilchis, R. y J. López. 1999. Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá, vol. 2. Universidad Autónoma Metropolitana-Unidad Iztapalapa, México, D. F. 165-167 p.
- Mejenes-López, S. de M. A., M. Hernández-Bautista, J. Barragán-Torres y J. Pacheco-Rodríguez. 2010. Los mamíferos en el estado de Hidalgo, México. *Therya* 1:161-188.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2008. Biodiversity of mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 24:15-41.
- Ramírez-Pulido J., A. Castro, M. Armella y A. Salame. 2000. Bibliografía reciente de los mamíferos de México: 1994-2000. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. 280 p.
- Sánchez-Casas, N. y T. Álvarez. 2000. Palinofagia de los murciélagos del género *Glossophaga* (Mammalia: Chiroptera) en México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 81:23-69
- Telléz-Guirón, G. 2005. *Eptesicus furinalis* (d'Orbigny, 1847). In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 262-263.
- Uribe, U. y H. T. Arita. 2005. *Myotis auriculus* Baker y Stanis, 1955. In *Los mamíferos silvestres de México*, G. Ceballos y G. Oliva (coord.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 278-280.
- Vargas-Miranda, B., J. Ramírez-Pulido y G. Ceballos. 2008. Murciélagos del estado de Puebla, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 12:59-112.
- Webster, W. D. 1993. Systematics and evolution of the bats of the genus *Glossophaga*. *Special Publications. The Museum. Texas Tech University* 36:1-184.



Nota científica

Distribución geográfica, historia natural y conservación del hurón menor *Galictis cuja* (Carnivora: Mustelidae) en la Patagonia central, Argentina

Geographic distribution, natural history and conservation of the lesser grison *Galictis cuja* (Carnivora: Mustelidae) from Central Patagonia, Argentina

Marcelo Carrera¹, Marcela Janina Nabte² y Daniel Edgardo Udrizar-Sauthier^{3✉}

¹Facultad de Ciencias Naturales, sede Puerto Madryn, Universidad Nacional de la Patagonia "San Juan Bosco", Boulevard Brown 3051, (U9120ACF) Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

²Unidad de Investigación Ecología Terrestre, Centro Nacional Patagónico-CONICET, Casilla de Correo 128, Puerto Madryn 9120 Chubut, Argentina.

³Unidad de Investigación Diversidad, Sistemática y Evolución, Centro Nacional Patagónico-CONICET, Casilla de Correo 128, Puerto Madryn 9120 Chubut, Argentina.

✉ dsauthier@cenpat.edu.ar

Resumen. El hurón menor, *Galictis cuja*, tiene una amplia distribución en el territorio patagónico extra-andino, aunque sus registros puntuales son escasos. Este trabajo se desarrolló en la provincia del Chubut, Patagonia Central, Argentina. Aquí se aportan nuevas localidades de registro de *G. cuja* para esta región; se discuten aspectos de su distribución geográfica y conservación en el Área Natural Protegida Península Valdés (ANP-PV; Patrimonio Natural de la Humanidad) y brevemente se explora la representación de *G. cuja* en los ensambles de carnívoros del ANP-PV desde el Holoceno tardío hasta la actualidad. Se adicionaron 18 nuevos registros de *G. cuja* en Patagonia central. Se detectó un conflicto entre los pobladores y hurones, que motiva la caza de estos últimos. Se verificó un aparente incremento de abundancia de *G. cuja* en los últimos miles de años, concomitante con la extinción regional o dramática disminución de *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae).

Palabras clave: carnívoros, conservación, distribución geográfica, Holoceno tardío, Patagonia.

Abstract. The Lesser Grison, *Galictis cuja*, is a species widely distributed in extra-Andean Patagonia, although its records are scarce. This work was carried out in Chubut province, Central Patagonia, Argentina. Here we report new occurrence localities of *G. cuja* for this region; we discuss aspects of their geographical distribution and conservation in the Área Natural Protegida Península Valdés (ANP-PV; World Heritage Site) and briefly explores the representation of *G. cuja* in carnivore assemblages of ANP-PV, since the late Holocene to the present. We added 18 new records of *G. cuja* in Central Patagonia. We detected a conflict between the rural residents and the Lesser Grison, which motivates the hunting of the latter. There was an apparent increase in abundance of *G. cuja* in the last thousands of years, concomitant with regional extinction or dramatic reduction of *Lyncodon patagonicus* (Carnivora, Mustelidae).

Key words: carnivores, conservation, geographic distribution, Late Holocene, Patagonia.

En la Patagonia continental argentina habitan 3 especies de mustélidos autóctonos, *Lontra provocax*, *Lyncodon patagonicus* y *Galictis cuja*; a las que se adiciona una especie exótica introducida, *Mustela vison* (Monjeau et al., 1994). La distribución geográfica de *L. provocax* está restringida a sólo 3 áreas aisladas de la Región Andino-Patagónica, siendo la más importante el Parque Nacional Nahuel Huapi (Aued et al., 2003). Mientras que *L. patagonicus* y *G. cuja* tienen una amplia distribución en el territorio patagónico extrandino, aunque sus registros puntuales son escasos (cf. Redford y Eisenberg, 1992; Yensen

y Tarifa, 2003; Prevosti y Travaini, 2005; Prevosti et al., 2009). *Mustela vison* fue introducido en criaderos del oeste de Patagonia a mediados del siglo XX con fines peleteros (Pagnoni et al., 1986; Godoy, 1963). Algunos ejemplares fueron liberados y otros escaparon, estableciéndose poblaciones silvestres que colonizaron las márgenes de ambientes fluviales andinos y extrandinos (Previtali et al., 1998). Los cursos de agua fueron utilizados como corredores, favoreciendo la dispersión de la especie (Pagnoni et al., 1986).

Este trabajo se desarrolló en la provincia del Chubut, Patagonia Central (entre los 42° y 46° S; Fig. 1), poniéndose énfasis en el Área Natural Protegida Península Valdés

Recibido: 29 agosto 2011; aceptado: 20 abril 2012

(ANP-PV), declarada Patrimonio Natural de la Humanidad por UNESCO.

El objetivo de esta nota es aportar nuevas localidades de registro de *Galictis cuja* para el área protegida y regiones aledañas; se discuten aspectos de su distribución geográfica y conservación en el ANP-PV y brevemente se explora la representación de *G. cuja* en relación con *L. patagonicus* en los ensambles de carnívoros del ANP-PV desde el Holoceno tardío (últimos 3 000 años) hasta la actualidad.

El ANP-PV se emplaza en el noreste de la provincia del Chubut entre los 42°00'-42°45' S, 63°35'-65°17' O; abarca una superficie de 400 000 ha. Las características climáticas generales del ANP-PV son las dominantes en la región noreste de la Patagonia, modificadas localmente por las interacciones entre la atmósfera y los cuerpos de agua adyacentes (Labraga, 1994). Las precipitaciones se concentran durante la estación fría, desde mayo a septiembre (Paruelo et al., 1998) y son muy escasas, fluctuando entre 200 y 225 mm de media anual (Barros y Rivero, 1981). La temperatura media anual es de 12.6° C (Barros, 1983). Fitogeográficamente están representadas 2 unidades mayores: la Provincia del Monte y el Ecotono Monte-Patagonia (León et al., 1998). El principal uso de la tierra en esta región es la ganadería extensiva ovina (Beeskow et al., 1987).

Este trabajo es el producto de 10 años de estudio y recolecciones que los autores han venido realizando en Patagonia central. Los ejemplares consignados fueron obtenidos en viajes de campo que se llevaron a cabo con el fin de estudiar aspectos taxonómicos y de conservación de la mastofauna patagónica y que son parte medular de las tesis de doctorado de Udrizar-Sauthier (2009) y Nabte (2010). Sólo se brindan localidades de registro de *G. cuja* en las cuales se obtuvieron materiales de referencia o en las que los autores personalmente avistaron a los animales. Los materiales se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del Centro Nacional Patagónico (CNP) y en la Colección Anatómica Marcelo Carrera (MC), ambas colecciones se encuentran en Puerto Madryn, Chubut, Argentina. Otros materiales pertenecen al catálogo de campo de los autores (MJN y DEUS; véase Cuadro 1). Adicionalmente a estos registros, se realizaron encuestas escritas mediante entrevistas personalizadas a pobladores rurales, a razón de un encuestado por establecimiento ganadero (N= 82). Es importante destacar que la totalidad de las entrevistas fueron realizadas por la misma persona asegurándose de unificar criterios, tanto de preguntas como respuestas. Inicialmente se interrogó si la especie se encontraba presente en el establecimiento; cuando la respuesta fue afirmativa, se consultó qué abundancia le asignaba el entrevistado (poco abundante,

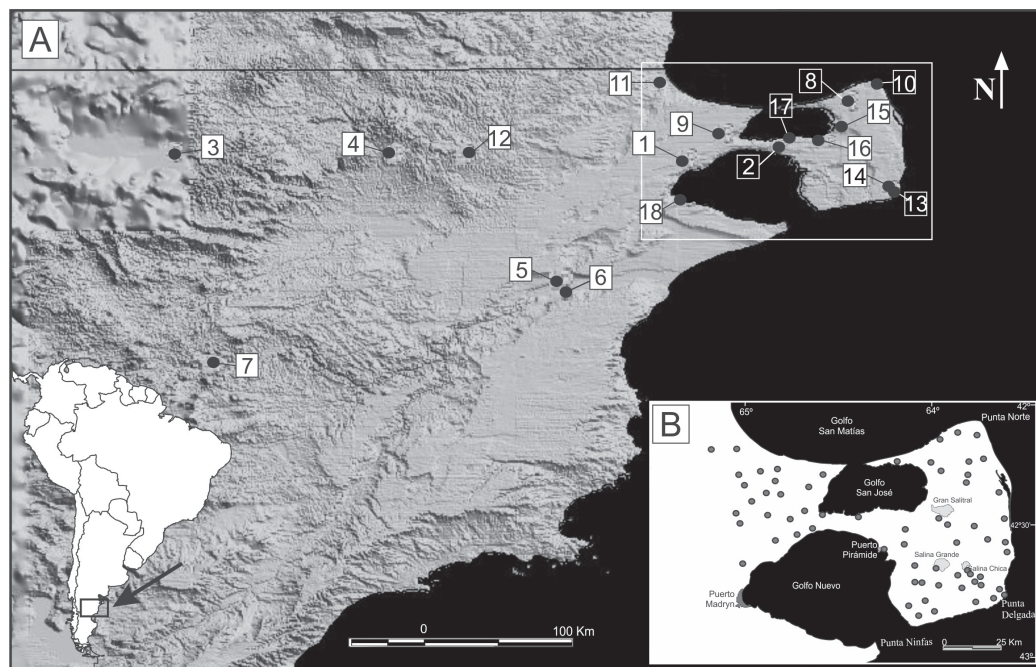


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio. A, nuevos registros de *Galictis cuja* en Patagonia central. Los números de las localidades corresponden con los del Cuadro 1; B, Área Natural Protegida Península Valdés, Chubut, Argentina. Ubicación de los establecimientos ganaderos en los cuales se constató la presencia de *G. cuja* a través de encuestas.



Figura 2. *Galictis cuja*. Ejemplar mostrando la típica coloración de pelaje (izquierda); ejemplar melánico del Área Natural Protegida Península Valdés, Chubut, Argentina (derecha); A, vista dorsal del cráneo; B, vista ventral del cráneo; C, vista labial de mandíbula izquierda. Escala 20 mm.

abundante o muy abundante). Por último, dependiendo de la antigüedad del encuestado en el establecimiento, se preguntó respecto a la tendencia poblacional en los últimos años, teniendo las siguientes opciones: aumentó mucho, aumentó, se mantuvo igual, disminuyó o disminuyó mucho. Otros datos que se indagaron fueron si la especie se consideraba perjudicial, neutra o beneficiosa para la producción o el bienestar humano, y según la

respuesta del entrevistado, se le preguntó cuáles eran los motivos para asignar esa categoría. Por último, se estudió la abundancia de *G. cuja* en los ensambles de carnívoros del Holoceno tardío (últimos 3 000 años), para lo cual se recurrió a la Colección Anatómica Marcelo Carrera en la que se encuentran depositados numerosos ejemplares de carnívoros colectados en yacimientos paleontológicos del ANP-PV.

Cuadro 1. Localidades de registro de *Galictis cuja* en el Área Natural Protegida Península Valdés y regiones cercanas de Patagonia central, Argentina.

| Núm. | Localidad | Latitud S | Longitud O | Referencia |
|------|--------------------------------|------------|------------|---------------|
| 1 | 10.5 km NO conj. RPN°1 y RPN°2 | -42.578000 | -64.928958 | avistaje |
| 2 | 11 km E Istmo C. Ameghino | -42.469333 | -64.368417 | MC 795; 795-1 |
| 3 | 14 km E de Gan Gan | -42.526222 | -68.114417 | MC 3051 |
| 4 | 19 km E Telsen | -42.523528 | -66.742611 | DUS 827 |
| 5 | 2.5 km SO Dolavon | -43.323239 | -65.733875 | avistaje |
| 6 | 5.5 km S Dolavon | -43.359389 | -65.723444 | CNP 576 |
| 7 | Cañadón Carbón | -43.825239 | -67.868133 | avistaje |
| 8 | Ea. El Centro | -42.205233 | -63.941869 | MN 408 |
| 9 | Ea. La Entrada | -42.415917 | -64.710181 | MN 338 |
| 10 | Ea. La Ernestina | -42.080192 | -63.759086 | MN 342 |
| 11 | Ea. La Esperanza | -42.109414 | -64.816475 | avistaje |
| 12 | Est. María de Las Nieves | -42.524256 | -66.317250 | MC 12 |
| 13 | Est. San Félix 1 | -42.743964 | -63.675589 | MC 2204 |
| 14 | Est. San Félix 2 | -42.743128 | -63.679303 | MC 1830 |
| 15 | Est. San Francisco | -42.340611 | -64.908214 | MC 502 |
| 16 | Playa Fracasso | -42.430853 | -64.126533 | MC 294 |
| 17 | Playa Larralde | -42.412817 | -64.313800 | MC 246 |
| 18 | Playa Paraná | -42.803681 | -64.940794 | avistaje |

Ea., Estancia; Est., Establecimiento

Los caracteres externos utilizados para discriminar a *Galictis cuja* de las otras 2 especies de mustélidos presentes en el área de estudio (*L. patagonicus* y *M. vison*) fueron: el pelaje dorsal blanco en 2 bandas que no cubre la nuca (Fig. 2); los pelos dorsales, laterales y de la cola de color negro con puntas castaño claro, y la región ventral del cuerpo, miembros, cuello y cabeza, también negros (Parodi, 1937; Cabrera y Yepes, 1960). Desde la región frontal parte una banda de pelos color castaño claro que diverge hacia los laterales del cuello y abarca las orejas. De los ejemplares estudiados, provenientes del ANP-PV, 2 varían en la coloración, son totalmente melánicos (Fig. 2); ambos machos, y pertenecen al mismo grupo familiar. Este fenómeno es común en otros carnívoros (e.g., *Leopardus geoffroyi*, *Conepatus chinga*) pero poco documentado en *G. cuja* (Canevari y Vaccaro, 2007). A partir de caracteres craneanos, *G. cuja* se diferencia por que su cráneo es de mayor tamaño que el de *L. patagonicus* y de *M. vison*, con la superficie fronto-nasal fuertemente convexa, tiene las apófisis supraorbitarias dirigidas en sentido ventro-posterior; la constricción post-orbitaria es ancha (media de 19.13 mm; N= 6); el foramen infraorbitario es elíptico, comprimido dorso-ventralmente; las coanas son anchas y las bullas timpánicas presentan menor desarrollo que en las otras 2 especies de mustélidos. La fórmula dentaria es I 3/3, C 1/1, PM 3/3, M 1/2= 34 dientes (Fig. 2).

Se registraron 18 nuevas localidades en Patagonia central, donde se presenta *G. cuja*; se listan en el Cuadro 1 y su ubicación geográfica se muestra en la Figura 1. Se

logró encuestar a los responsables de 82 (91%) de los 90 establecimientos ganaderos presentes en el ANP-PV; no fue posible encuestar a 2 que se localizan en el límite oeste del ANP-PV; algunos se encontraron abandonados, mientras que a otros no fue permitido el acceso. En el 80.5% (N= 66) de los establecimientos encuestados se constató la presencia de *G. cuja* (véase Fig. 1B); aunque los pobladores mencionaron que sus registros son poco abundantes. El 37.9% (N= 25) de los encuestados calificó a *G. cuja* como una especie perjudicial; el 16.7% (N= 11) la consideró una especie que no causa problemas, mientras que el 45.5% (N= 30) restante no respondió. *Galictis cuja* es frecuentemente cazado por los pobladores rurales, quienes aducen varios motivos por los que consideran perjudicial a la especie: 1) “Ataca al ganado ovino, comiéndole la piel y musculatura de la mejilla y extremo anterior del rostro, lo que, si bien no produce la muerte inmediata, el animal no puede alimentarse ni beber agua eficientemente, lo que ocasiona la muerte por inanición” Así lo manifestaron algunos pobladores encuestados (N= 11); aunque en la mayoría de los casos fue un comentario transmitido oralmente y no un hecho directamente observado por ellos. Por este motivo, no se puede confirmar que *G. cuja* ocasione tal tipo de daño al ganado ovino. Delibes et al. (2003) registran un muy bajo porcentaje de ovinos como parte de la dieta del hurón menor, lo cual podría relacionarse con hábitos carroñeros. Si *G. cuja* atacara realmente al ganado ovino, las poblaciones de hurones deberían ser más abundantes, teniendo en cuenta que en el ANP-PV hay más de

200 000 cabezas de ganado; 2) “Se acerca a los alojamientos de humanos en busca de los animales de granja para alimentarse (e.g., aves de corral y sus huevos)”.

En cuanto a la tendencia poblacional de la especie, el 37.80% (N= 31) de los encuestados declararon que se mantiene igual, es decir que no han percibido cambios en el tiempo. Península Valdés es un Área Natural Protegida, por lo tanto está terminantemente prohibida la cacería de fauna silvestre; no obstante, *G. cuja* es objeto de caza por parte de los pobladores rurales. No existen hasta el momento estudios poblacionales para saber si la extracción de individuos que se hace de esta especie es sustentable en el tiempo. Por otro lado, no se cuenta con un sistema de control eficiente por parte de los guardafau- nas del ANP-PV, ya que el personal se encuentra asignado principalmente a tareas de control de las áreas costeras donde se emplazan los distintos puntos turísticos (colonias de aves y mamíferos marinos), dejando relegado gran parte del ambiente terrestre del ANP-PV. Asimismo, se ha constatado la presencia de razas de perros muy agresivos para la fauna silvestre (e.g., galgo, bull terrier). Estas razas no están necesariamente destinadas al trabajo de campo y sólo cumplen con su papel de mascotas, por lo que se podría prescindir de las mismas en el ANP-PV. Por lo tanto, es de suma importancia que se desarrollen pautas de manejo acordes con la problemática que enfrenta *G. cuja*, minimizando el conflicto hurón-humano y maximizando las estrategias de conservación de la especie (Nabte, 2010).

En cuanto a la distribución geográfica de *G. cuja* en Patagonia central (provincia del Chubut), hasta el momento sólo se conocían 3 registros de esta especie (Redford y Eisenberg, 1992; Yensen y Tarifa, 2003; Wilson y Mittermeier, 2009); 2 se dieron a conocer para el oeste del Chubut y pertenecen a la subespecie *G. c. cuja*; el tercero se encuentra en el ANP-PV (Estancia La Corona; Daciuk, 1974) y corresponde a la subespecie *G. c. huronax* (Yensen y Tarifa, 2003). El registro de Estancia La Corona era el único que se conocía para la subespecie en Patagonia. Todos los registros nuevos documentados en este trabajo pertenecen al área de distribución de *G. c. huronax*, por lo que se incrementa considerablemente el número de localidades en Patagonia donde está presente esta subespecie. Prevosti y Travaini (2005) reseñaron la distribución austral de *G. cuja*; estos autores aportaron nuevas localidades y discutieron los registros previos en el extremo sur de Sudamérica. A pesar de la nueva información suministrada por Prevosti y Travaini (2005) persistía un extenso vacío en la distribución de esta especie entre el registro de Daciuk (1974) en el ANP-PV y Caleta Olivia, en el norte de la provincia de Santa Cruz. Esta falta de información es parcialmente subsanada por el presente trabajo a partir del registro de *G. cuja* en 3 localidades intermedias (véase Fig. 1; locs. 5, 6, 7).

En las últimas décadas se ha expandido notablemente la distribución geográfica de *Mustela vison*, especialmente sobre la cuenca del río Chubut (ca. 1 300 km desde sus nacientes al este de Los Andes hasta su desembocadura en el océano Atlántico). La distribución geográfica de este mustélido introducido es simpátrica con la de *G. cuja* en extensas áreas de este río; esto plantea un interrogante en cuanto a la interacción de las 2 especies de mustélidos y sobre todo a la existencia de competencia que pudiera afectar la especie autóctona (Delibes et al., 2003).

El estudio de los ensambles de carnívoros fósiles del ANP-PV asignados al Holoceno tardío muestra que *G. cuja* era una especie poco abundante y que representaba el 2.06% del total del ensamble registrado (número mínimo de individuos= 242). Por otro lado, si consideramos la otra especie de mustélido presente en los ensambles fósiles, *Lyncodon patagonicus*, se observa que representa el 17.35% del ensamble, siendo proporcionalmente más abundante. La relación entre ambas especies en el ensamble de carnívoros del Holoceno tardío es de 1:9. Este no es un dato menor, dado que actualmente las evidencias disponibles indican que *L. patagonicus* habría desaparecido del ANP-PV (Nabte, 2010; Carrera et al. datos no publicados); lo cual estaría reflejando un aparente recambio entre ambas especies de mustélidos en los últimos miles a cientos de años. Las causales de este fenómeno están siendo exploradas y podrían tener su correlato con pulsos climáticos, como la Pequeña Edad del Hielo (Villalba, 1990), que se han traducido en Patagonia como cambios ambientales. Recientemente, en Patagonia central se han registrado extinciones regionales y disminución en la abundancia de especies de pequeños mamíferos vinculados a las estepas patagónicas (Udrizar-Sauthier, 2009), las cuales son reemplazadas en abundancia por otras especies de las estepas arbustivas más áridas de la Provincia Fitogeográfica del Monte (León et al., 1998). Para el caso de las especies de mustélidos, podría estar ocurriendo algo similar: *L. patagonicus*, vinculada a las estepas herbáceas más frías, se retrae a localidades occidentales y *G. cuja* aumenta su frecuencia en las estepas arbustivas del ANP-PV.

Los autores desean expresar su gratitud a Walter Udrizar-Sauthier por su asistencia durante las tareas de campo. A Silvina Rodríguez, Roberto Williams, Víctor Huentelá, Luis Coliner y a Gabriela (guardafauna del ANP-PV), por su ayuda en la colecta y procesamiento de los ejemplares estudiados. A Florencia del Castillo-Bernal, Analía Andrade, Germán Cheli, Cecilia Reeves y Sergio Saba, por la ayuda desinteresada en la realización de las encuestas en el campo. A los pobladores rurales por recibirnos en sus hogares y permitirnos hacerles las entrevistas. A Tana por su compañía y amistad. Este trabajo está parcialmente financiado por la Administración del ANP-PV y CONICET.

Literatura citada

- Aued, M. B., C. Chehebar, G. Porro, D. W. Macdonald y M. H. Cassini. 2003. Environmental correlates of the distribution of southern river otters *Lontra provocax* at different ecological scales. *Oryx* 37:413-421.
- Barros, V. 1983. Atlas del potencial eólico de la Patagonia. Contribución 69. Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut. 80 p.
- Barros, V. R. y M. M. Rivero. 1981. Mapas de probabilidad de precipitación de la provincia de Chubut. Subsecretaría de estado de Ciencia y Tecnología, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro Nacional Patagónico, Puerto Madryn, Chubut.
- Beeskow, A. M., H. F. Del Valle y C. M. Rostagno. 1987. Los sistemas fisiográficos de la región árida y semiárida de la provincia de Chubut. Secretaría de Ciencia y Técnica, Delegación Regional Patagonia, San Carlos de Bariloche, Río Negro. 168 p.
- Cabrera, A. y J. Yepes. 1960. Mamíferos sudamericanos, segunda edición. EDIAR, Buenos Aires. 187 p.
- Canevari, M. y O. Vaccaro. 2007. Guía de mamíferos del sur de América del Sur, Literature of Latin America, Buenos Aires. 413 p.
- Daciuk, J. 1974. Notas faunísticas y bioecológicas de Península Valdés y Patagonia. XII. Mamíferos colectados y observados en la Península Valdés y zona litoral de los golfos San José y Nuevo (Provincia de Chubut, República Argentina). *Physis* 33:23-39.
- Delibes, M., A. Travaini, S. C. Zapata y F. Palomares. 2003. Alien mammals and the trophic position of the lesser grison (*Galictis cuja*) in Argentinean Patagonia. *Canadian Journal of Zoology* 81:157-162.
- Godoy, J. C. 1963. Fauna silvestre. Evaluación de los recursos naturales de la Argentina, tomo VIII. Consejo Federal de Inversiones. Buenos Aires. 527 p.
- Labraga, J. C. 1994. On extreme winds in Pampa del Castillo Plateau, Patagonia Argentina, with reference to wind farms settlement. *Journal of Applied Meteorology* 33:85-95.
- León, R. J. C., D. Bran, M. Collantes, J. M. Paruelo y A. Soriano. 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. In *Ecosistemas patagónicos*, M. Oesterheld, M. R. Aguiar y J. M. Paruelo (eds.). *Ecología Austral* 8:125-144.
- Monjeau, J. A., N. Bonino y S. L. Saba. 1994. Annotated checklist of the living land mammals in Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical* 1:143-156.
- Nabte, M. J. 2010. Desarrollo de criterios ecológicos para la conservación de mamíferos terrestres en Península Valdés. Tesis, Doctorado Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad Nacional de Mar del Plata, Buenos Aires. 233 p.
- Pagnoni, G. O., J. Garrido y M. R. Martín. 1986. Impacto económico y ambiental del visón. Informe técnico. Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas/ Dirección de Fauna Silvestre, Provincia de Chubut [Argentina].
- Parodi, R. 1937. Fauna argentina I, Mamíferos. Sud Americana, Buenos Aires. 235 p.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. E. Sala y R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. In *Ecosistemas patagónicos*, M. Oesterheld, M. R. Aguiar y J. M. Paruelo (eds.). *Ecología Austral* 8:85-101.
- Previtali, A., M. Cassini y D. W. Macdonald. 1998. Habitat use and diet of American mink (*Mustela vison*) in Argentinian Patagonia. *Journal of Zoology* 246:482-486.
- Prevosti, F. J., P. Teta y U. F. J. Pardiñas. 2009. Distribution, natural history, and conservation of the Patagonian Weasel *Lyncodon patagonicus*. *Small Carnivore Conservation* 41:29-34.
- Prevosti, F. J. y A. Travaini. 2005. New records of *Galictis cuja* (Molina, 1782) (Carnivora, Mustelidae) in Southern Patagonia. *Mammalian Biology* 70:317-320.
- Redford, K. H. y J. F. Eisenberg. 1992. Mammals of the Neotropics: the Southern cone: 2. Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay. University of Chicago Press, Illinois. 460 p.
- Udrizar-Sauthier, D. E. 2009. Los micromamíferos y la evolución ambiental durante el Holoceno en el río Chubut (Chubut, Argentina). Tesis, doctorado Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires. 329 p.
- Villalba, R. 1990. Climatic fluctuations in northern Patagonia during the last 1000 years as inferred from tree-ring records. *Quaternary Research* 34:346-360.
- Wilson, D. E. y R. A. Mittermeier. 2009. Handbook of the Mammals of the World. Vol. 1. Carnivores. Lynx, Barcelona. 728 p.
- Yensen, E. y T. Tarifa. 2003. *Galictis cuja*. *Mammalian Species* 728:1-8.

Instructivo para autores Revista Mexicana de Biodiversidad

Condiciones de aceptación. Los manuscritos se recibirán en el entendido de que todos los autores están de acuerdo con su publicación. Los resultados o ideas contenidas en los trabajos deberán ser originales, es decir, que no habrán sido publicados ni enviados simultáneamente a otra revista para su publicación. Tanto los artículos como las notas serán evaluados, al menos, por 2 árbitros anónimos seleccionados por el editor asociado.

Cargos por derecho de página. Las primeras 6 páginas impresas no generarán cargos para los autores; se cobrarán \$450.00 pesos (M.N.) por cada una de las páginas adicionales. Si el autor responsable de la publicación es un estudiante (comprobante requerido) se otorgarán 4 páginas más sin costo.

Cargos por figuras a color. Se cobrará cada página que contenga figuras a color. El autor pagará directamente a la imprenta en una cuenta bancaria indicada por la empresa y el costo será variable y dado a conocer en cada oportunidad.

Proceso editorial. Los trabajos rechazados podrán reconsiderarse sólo por invitación expresa del editor. Cuando el trabajo haya sido revisado, el manuscrito con los dictámenes de los revisores se enviará a los autores para realizar las modificaciones pertinentes. Si la versión corregida no fuera devuelta en los 3 meses posteriores a la recepción de la revisión, se considerará que el trabajo ha sido retirado para su publicación.

Tipos de publicaciones

Artículos en extenso. Son trabajos originales en español o inglés, sobre sistemática, biogeografía, ecología y/o evolución de taxones americanos.

Listas de especies. Se recibirán listados de especies que incluyan un análisis detallado de la información presentada, siempre y cuando éstos incluyan registros nuevos para la región.

Notas científicas. En este formato se publican trabajos cuya extensión no sobrepase 5 cuartillas, con información concluyente, pero insuficiente para su análisis en extenso; no se aceptarán resultados preliminares. Se considerarán registros nuevos de especies, siempre y cuando se justifique su relevancia ecológica o de impacto como especies invasoras.

Reseñas de libros. Se publicarán reseñas de libros de aparición reciente.

Notas de opinión. Manuscritos cortos (no más de 5 cuartillas) en donde el autor exprese su opinión acerca de temas biológicos de actualidad, siempre que esté sustentada en literatura científica reciente.

Artículos de revisión. Sólo por invitación, se publicarán trabajos que revisen el estado del conocimiento de temas biológicos de actualidad.

Obituarios. Se publicarán obituarios de biólogos distinguidos.

Instrucciones para los autores

Los manuscritos se enviarán en su versión electrónica (en formato word o rtf) a través de la página:

<http://www.revistas.unam.mx/index.php/bio>

Para información adicional: Instituto de Biología, UNAM, Revista Mexicana de Biodiversidad. Apartado postal 70-153, C.P. 04510 México, D.F. Tel. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64.

Correo electrónico: fvarez@ibiologia.unam.mx; aarizmen@ibiologia.unam.mx

Árbitros. Los autores propondrán al menos 2 árbitros para la revisión de su manuscrito, para lo cual enviarán el nombre completo, institución de adscripción y dirección de correo electrónico de los candidatos. La elección definitiva de los árbitros estará a cargo del editor asociado.

Antes de someter un manuscrito a la Revista Mexicana de Biodiversidad, el autor deberá cerciorarse de haberlo preparado de acuerdo con las normas editoriales. Para facilitar su seguimiento, deberá cotejarse el manuscrito con esta lista de instrucciones.

☐ Si el manuscrito está escrito en inglés y los autores no son anglo-parlantes, un experto deberá revisar el uso del lenguaje antes de enviarse a la revista. Se recomienda American Journal Experts (<http://www.journalexperts.com/>).

☐ El manuscrito deberá acompañarse de una carta de presentación en la que se detalle la relevancia de la investigación

y la pertinencia de su publicación en esta revista.

- ☐ El manuscrito se enviará en formato Word o RTF; los cuadros deberán incluirse al final del texto y las figuras se enviarán en un archivo separado.
- ☐ El texto deberá escribirse a doble espacio con todos los márgenes de 25 mm como mínimo.
- ☐ La letra deberá ser tipo Times New Roman de 12 puntos a lo largo de todo el manuscrito.
- ☐ Deberá dejarse una sangría de 2 cm al inicio de cada párrafo.
- ☐ Las palabras no irán separadas en sílabas al final del renglón, ni se justificará el margen derecho.
- ☐ No se dejará espacio extra entre párrafos.
- ☐ Los renglones del texto y cuadros deberán numerarse consecutivamente.

Nombres científicos

- ☐ Los nombres científicos se escribirán completos la primera vez que se utilicen en el texto. Subsecuentemente, el nombre genérico se abreviará, excepto cuando aparezca al principio de una oración, en títulos o encabezados.
- ☐ Los nombres científicos deberán escribirse en cursivas, no subrayados.
- ☐ Las autoridades y fechas son indispensables sólo en los trabajos de sistemática. En estos casos, sólo se anotarán la primera vez que se mencione el nombre de la especie en el resumen y en el texto.
- ☐ Los manuscritos deberán apegarse al Código Internacional de Nomenclatura.
- ☐ Los autores y fechas citados como autoridades de nombres científicos no deberán incluirse en la sección de literatura citada.

Artículos en extenso. Los manuscritos deberán escribirse en el formato que a continuación se detalla:

- ☐ Las páginas deberán numerarse consecutivamente, iniciando con la página del título.
- ☐ *Cornisa o encabezado de página.* Al inicio de la primera página, escribir el apellido de los autores (usar et al. para más de 2) y un título corto del trabajo, que no debe exceder de 60 espacios, incluyendo los blancos; por ejemplo, **Gutiérrez et al.- Hirudinidae del Pacífico mexicano.**
- ☐ *Título.* A continuación, aparecerá el título del artículo en español al inicio del margen izquierdo y en negritas; en renglón aparte, la versión del título en inglés. Si el manuscrito está en inglés, el título en este idioma aparecerá en primer lugar.
- ☐ El título debe ser breve y descriptivo; no contendrá nombres de autoridades ni fechas de los nombres científicos.
- ☐ En el título, se escribirán con letra los números menores a 11; para el resto del texto se usarán símbolos numéricos para toda cifra, excepto al inicio de la oración en donde se escribirá con letra.
- ☐ No se aceptarán trabajos numerados presentados como parte de una serie.
- ☐ A continuación, se proporcionarán los nombres de los autores, sin negritas, escribiéndolos al inicio del margen izquierdo de un nuevo renglón, indicando con un asterisco el nombre del autor a quien se enviará la correspondencia.
- ☐ En seguida y en un nuevo renglón, se indicarán las direcciones, incluyendo las direcciones electrónicas de todos los autores participantes y señalando con un * la dirección electrónica del autor para correspondencia. Las direcciones se relacionarán con los nombres de los autores utilizando números en superíndice.
- ☐ *Resumen.* Debe escribirse un resumen que no exceda de 200 palabras, en español, que contenga objetivo, métodos utilizados, conclusiones e importancia del trabajo.
- ☐ Esta sección se iniciará con la palabra “Resumen” al margen izquierdo, con letras negritas y seguida de punto. El texto deberá iniciarse inmediatamente después, en un solo párrafo, sin subdivisiones y sin citas bibliográficas.
- ☐ *Palabras clave.* En línea aparte, se proporcionará un máximo de 8 palabras clave, que no estén incluidas en el título.
- ☐ *Abstract.* Todo manuscrito debe incluir una versión en inglés del resumen, así como de las palabras clave (key words), presentados en la misma forma que en español.
- ☐ *Introducción.* El título para esta sección –así como para las de Materiales y métodos, Resultados, Discusión y Agradecimientos– deberá escribirse en negritas, al inicio del margen izquierdo de la página (sin sangría).
- ☐ El texto de esta sección debe escribirse sin subdivisiones. En las secciones subsecuentes puede subdividirse; los subtítulos deben ir en cursivas, sin negritas y el texto se iniciará en el mismo renglón.
- ☐ *Materiales y métodos.* Esta sección deberá proporcionar la información suficiente para permitir la repetición del estudio.
- ☐ *Resultados.* El texto contendrá información nueva y concisa.
- ☐ Los datos que se presenten en cuadros y figuras no deben repetirse en el texto.
- ☐ Evítese detallar métodos e interpretar resultados en esta sección.

- ☐ En los trabajos taxonómicos, el subtítulo “Resultados” se sustituye por “Descripción”.
- ☐ Igualmente sin sangría, se inicia el renglón con el nombre científico del taxón en cursivas, con autoridades, fecha y si es el caso, referencia a figuras.
- ☐ En el siguiente renglón se inicia el texto de la descripción; seguirá a la descripción un “Resumen taxonómico”, que incluye, localidad, número de acceso de la colección donde se han depositado los ejemplares y, en el caso de especies nuevas, etimología.
- ☐ En la sección denominada “Comentarios taxonómicos”, que reemplaza la Discusión de otros artículos, se comparan taxones similares o relacionados. Esta secuencia de subsecciones se repite para cada taxón.
- ☐ Si en los manuscritos taxonómicos la Descripción no incluye todos los resultados, ésta se incorporará a la sección normal de Resultados.
- ☐ Para el caso de descripción de nuevas especies, deberá depositarse el tipo o paratipos de los nuevos taxa en las Colecciones Biológicas Nacionales, albergadas en el Instituto de Biología de la UNAM.
- ☐ Para el caso de los ejemplares depositados en museos, se requiere indicar los números de acceso para el material tipo y ejemplares consultados (*vouchers*). Para el caso de tejidos congelados depositados en museos así como de secuencias de ADN depositadas en bases de datos, se deberán incluir también los números de acceso. Para los registros de fotocolecta, se deberá incluir un número de acceso en la Colección de Fotocolectas Biológicas del IBUNAM.
- ☐ Indíquese el número del permiso de recolecta de los ejemplares cuando sea pertinente.
- ☐ *Discusión*. En esta parte se incluirá una interpretación y una explicación de la relación entre los resultados y los conocimientos previos sobre el tema.
- ☐ *Agradecimientos*. Deberán ser concisos. La ética requiere que se consulte previamente a los colegas cuyos nombres se desee incluir en esta sección.
- ☐ *Literatura citada*. Se listará alfabéticamente.
- ☐ Todas las referencias en el texto deberán aparecer en esta sección y viceversa.
- ☐ No se aceptarán citas de estudios o registros no publicados.
- ☐ En el texto se citará de la siguiente manera:
(Aguilar, 2000) o Aguilar (2000)
(Aguilar y Camacho, 2001) o Aguilar y Camacho (2001)
(Aguilar et al., 2002) o Aguilar et al. (2002)
(Juárez, 1954; Aguilar, 2000) —en orden cronológico—
(Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000) —cronológico y alfabético en el mismo año—
(Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b)
- ☐ **NOTA: No usar cursivas para: et al., ni el símbolo & (*ampersand*).**
- ☐ En la sección de Literatura citada, las citas que aparezcan en el texto, se anotarán en orden alfabético según los ejemplos que se dan a continuación:
Artículo en revista:
Brailovsky, H. y A. Camacho. 2003. Especies nuevas de *Nematopus* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini) centro y sudamericanas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74:135-152.
Libro:
Felsenstein, J. 2003. *Inferring Phylogenies*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 664 p.
Capítulo en libro
Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davies y E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. *In* *Molecular systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz y B. K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 321-383.
Tesis:
Paredes, E. L. 2000. Fauna helmintológica de *Rana vaillanti* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 69 p.
Referencias electrónicas:
Wieczorek, J. 2001. MaNIS/HerpNet/ORNIS Georeferencing guidelines. University of California, Berkeley. <http://manis.mvz.berkeley.edu>; última consulta: 5.VII.2009.
- ☐ Nótese que los títulos de las revistas no se abrevian, que hay espacios entre las iniciales, y que las referencias

electrónicas llevan fecha de la última consulta, después de la dirección.

- ☐ *Llamadas y notas.* No se permite el uso de llamadas con notas a pie de página en el texto. En los cuadros pueden incluirse directamente en el que corresponda.
- ☐ *Cuadros.* La inclusión de cuadros deberá limitarse a casos en que los datos no puedan incorporarse adecuadamente en el texto.
- ☐ Se incluirán al final del texto (después de la sección de literatura citada), se numerarán consecutivamente y en esa misma secuencia se referirán en el texto.
- ☐ El encabezado de cada cuadro se incluirá en la parte superior de éste.
- ☐ Se evitarán las líneas horizontales en el cuerpo del cuadro; las líneas verticales no están permitidas, y el diseño se hará de manera que no rebase los márgenes de una sola página. No se aceptarán foto-reducciones.
- ☐ *Figuras.* Las figuras deberán numerarse siguiendo la secuencia con la que se mencionan en el texto y se enviarán separadamente en un solo archivo en formato PDF o Word, en baja resolución, con la primera versión del trabajo.
- ☐ Se recibirán figuras en blanco y negro; las figuras a color generarán un cargo para el autor.
- ☐ Todos los pies de figura se agruparán en forma de párrafos, en el orden que están numerados, en la última página del manuscrito. Se iniciará cada párrafo con la palabra “Figura” y el número correspondiente en negritas.
- ☐ No es necesario enviar los originales de las figuras la primera vez que se somete a revisión un manuscrito; sin embargo, las copias deberán tener la calidad suficiente para que los revisores puedan evaluar la figura. Se requerirán los originales cuando el manuscrito haya sido aceptado para su publicación. Sólo entonces, en su caso, se enviará la versión electrónica de las figuras en formato TIFF con una resolución de 600dpi si se trata de fotografías, y de 1200dpi si son dibujos, gráficas o mapas.
- ☐ **Notas científicas.**
- ☐ Al igual que los artículos en extenso, las notas deben incluir cornisa, títulos en español/inglés, nombres de autores y sus datos, un resumen en español y su versión en inglés, así como las palabras clave. Agregar antes de títulos la leyenda “Nota científica” como renglón aparte.
- ☐ El texto deberá escribirse de continuo y sin espacio extra entre párrafos.
- ☐ Los agradecimientos se pondrán como último párrafo, sin encabezado.
- ☐ La literatura citada, cuadros y figuras deberán seguir el mismo formato que en los artículos en extenso.

Ilustración de portada. Se invita a los autores a enviar fotografías relacionadas con el tema de su manuscrito, para que participen en el proceso de selección de la ilustración que se publicará en la portada del número correspondiente.

Guidelines for authors Revista Mexicana de Biodiversidad

Conditions of acceptance. The manuscripts will be received with the understanding that all authors have approved submission. The results or ideas contained in papers must be original, that is, the work has not been published previously or it has not been submitted simultaneously elsewhere for publication. Either articles or notes are evaluated by at least 2 anonymous reviewers selected by the associate editor.

Page charges. First 6 pages are free of charge; authors will be charged \$450.00 pesos (M.N.) for every additional page. If the author responsible for publication is a student (proof doc. required), 4 additional free pages will be authorized.

Color page charges. Authors will be charged for every page with colorful images/figures. The charge will be directly paid to the printing company through bank deposit. The total will be variable and it will be indicated to authors by the technical editor.

Editorial process. Rejected manuscripts will be reconsidered only by editor's invitation. When papers are revised, the manuscript and the reviewers' suggestions will be returned to the author in order to carry out the pertinent modifications. If the last version is not received within 3 months, the paper will be considered withdrawn for publication.

Publications:

Articles. Original papers, in Spanish or English, about systematics, biogeography, ecology and evolution of taxa from the Americas.

Species lists. Will be received only if they include new records for the region and a detailed analysis of the information.

Research notes. Brief manuscripts not over 5 pages, with definitive information (preliminary results will not be published) that does not lend itself to inclusion in a more comprehensive article. New species records will be considered for publication, whenever their relevance is justified.

Book reviews. Review of books recently published will be considered.

Points of view. Brief manuscripts not over 5 pages where the author gives his (her) opinion on biological themes of current interest, based on recent scientific literature.

Revision articles. Manuscripts revising the state of knowledge of biological themes of current interest will be received by invitation only.

Obituaries. Distinguished biologists obituaries will be accepted.

Guidelines for authors

The manuscripts must be submitted in electronic version (Word or RTF format) in the web page:

<http://www.revistas.unam.mx/index.php/bio>

For additional contact:

Instituto de Biología, UNAM, Revista Mexicana de Biodiversidad, Apartado postal 70-153, C.P. 04510 México, D.F.

Tel. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64

e-mail: falvarez@ibiologia.unam.mx; aarizmen@ibiologia.unam.mx

Referees. Authors will suggest at least 2 potential referees for their manuscript by sending complete data of the candidates: name, working institution, and e-mail address. The associate editor will be responsible for the final selection of referees.

Before submitting a manuscript to Revista Mexicana de Biodiversidad, authors must be sure to have followed these guidelines. To facilitate manuscript preparation, manuscript must be revised while checking out each point on this list.

- ☐ A cover letter must be sent together with the manuscript explaining the relevance of the research and pertinence of publication in this journal.
- ☐ Manuscript must be saved in a single file Word or RTF format, with tables at the end of text. Figures will be sent on a separate file.
- ☐ Text should be typed double-spaced, with all margins at least 25 mm wide.
- ☐ Type must be Times New Roman 12 point throughout the entire manuscript.
- ☐ Paragraphs will have a 2 cm indentation.
- ☐ Do not use hyphenation, neither justify right-hand margin.
- ☐ Do not leave extra space between paragraphs in the text.
- ☐ All lines and tables must be numbered consecutively.

Scientific names

- ☐ Scientific names must be typed completely for the first time used in the text. Subsequently, the generic name is to be abbreviated, except when it is used at the beginning of a sentence or in headings.
- ☐ Genera and species should be in italics, not underlined.
- ☐ Author and date citations for scientific names are necessary only in systematic works. In these last cases, authors and dates must be specified only the first time the name appears in the abstract and in the text.
- ☐ The manuscripts must become attached to the International Code of Nomenclature.
- ☐ Author and date citations used only as authorities for scientific names should not be included in the Literature cited section.

Articles. The manuscripts must be organized in the following format:

- ☐ Numbering all pages consecutively, beginning with that for the title.

- ☐ *Running head.* Provide in bold letters and at the beginning of the first page, the last names of authors (use et al. for more than two) and a shortened title; the entire running head may not exceed 60 characters and spaces. Example: **Gutiérrez et al.- Hirudinidae of the Mexican Pacific Ocean.**
- ☐ *Title.* If the manuscript is in English, the title in English must appear at the beginning of the left hand margin in bold letters. Provide a Spanish version of the title starting in a new line. If the manuscript is in Spanish, the title in this language should appear first.
- ☐ Titles should be short and descriptive. Do not use author and date citations for scientific names.
- ☐ In the title only, numbers less than 11 are spelled out.
- ☐ Numbers indicating papers in a series will not be accepted.
- ☐ The titles are followed by the authors' names, in regular letters, written in a new line, beginning at the left hand margin. With an asterisk, indicate the corresponding author.
- ☐ Next, in a new line, provide the addresses, including the e-mail addresses of all participating authors, showing: *, the e-mail of the correspondent one. Addresses must be related to the author names using numbers in superscript.
- ☐ *Abstract.* Provide an abstract of the paper that does not exceed 200 words. It must include the objective, methods used, conclusions, and significance of the study.
- ☐ This section is headed with the word "Abstract" at the beginning of the line, in bold letters, ending with a period. Text is run in after the colon, is not subdivided, and does not contain literature citations.
- ☐ *Key words.* In a separate line, provide a maximum of 8 key words, not included in the title.
- ☐ *Resumen.* The manuscript must include a Spanish version of the Abstract, beginning with the word "Resumen", likewise of the key words, formatted in the same style as described above.
- ☐ *Introduction.* The title for this section (also for Material and methods, Results, Discussion, and Acknowledgments) must be typed in bold letters and started at the left hand margin of the page (without indentation).
- ☐ Subdivided text will not be accepted in this section. Subsequent sections can be subdivided; subtitles must go in itlaics, not bold and text must follow in the same line.
- ☐ *Material and methods.* Provide enough information to permit repetition of the study.
- ☐ *Results.* This section should contain new and concise information.
- ☐ Tables and figures are to be used as appropriate, but information herein should not be repeated in the text.
- ☐ Avoid detailing methods and interpreting results.
- ☐ Taxonomic studies have a particular format, the Results section is replaced by a section headed "Description".
- ☐ Start at the left-handed margin of the line with the italicized scientific name of the taxon studied. Authorities, dates and reference to figures follow.
- ☐ Initiate the description as a new paragraph. The text is followed with a "Taxonomic summary", that comprises a listing data: the locality, the accession numbers of collections where specimens were deposited, and etymology (in new species cases).
- ☐ The taxonomic summary is followed by a "Remarks" section, which replaces the discussion of other articles and gives comparisons to similar or related taxa. This sequence of subsections is repeated for each taxon.
- ☐ If in taxonomic manuscripts the description section does not include all of the results, the format outlined is to be incorporated into the usual section of Results.
- ☐ In those cases where new species are described, types or paratypes of the new taxa must be deposited in the National Biological Collections hosted by the Instituto de Biología, UNAM.
- ☐ Museum accession numbers for appropriate type material and for voucher specimens are required. Frozen tissues deposited in a museum, and DNA sequences included in data bases must provide accession numbers. For photo collection records, accession numbers in Colección de Fotocolectas Biológicas del IBUNAM are required.
- ☐ The collecting license number is required in pertinent cases.
- ☐ *Discussion.* An interpretation and explanation of the relationship of the results to existing knowledge should appear in this section.
- ☐ *Acknowledgements.* They should be concise. Ethics require that colleagues be consulted before being mentioned in this section.
- ☐ *Literature cited.* Citations are arranged alphabetically. All references cited in the text must appear in this section, and vice versa. Citations of unpublished studies or reports are not acceptable.
- ☐ Style in the text:

(Aguilar, 2000) or Aguilar (2000)
 (Aguilar and Camacho, 2001) or Aguilar and Camacho (2001)
 (Aguilar et al., 2002) or Aguilar et al. (2002)
 (Juárez, 1954; Aguilar, 2000)—in cronological order—
 (Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000)—cronological and alphabetical in the same year—
 (Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b)

- ☐ **NOTE: Do not use italics for: et al., neither *ampersand* (&) in any case.**

- ☐ Style in the literature cited section:

Journal article:

Brailovsky, H. and A. Camacho. 2003. Especies nuevas de *Nematopus* (Hemiptera: Heteroptera: Coreidae: Nematopodini) centro y sudamericanas. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 74:135-152.

Book:

Felsenstein, J. 2003. *Inferring Phylogenies*. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 664 p.

Chapter in edited book:

Hillis, D. M., B. K. Mable, A. Larson, S. K. Davies and E. A. Zimmer. 1996. Nucleic acids IV: Sequencing and cloning. *In* *Molecular systematics*, D. M. Hillis, C. Moritz and B. K. Mable (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 321-383.

Thesis or dissertation:

Paredes, E. L. 2000. Fauna helmintológica de *Rana vaillanti* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 69 p.

Electronic references:

Wieczorek, J. 2001. MaNIS/HerpNet/ORNIS Georeferencing guidelines. University of California, Berkeley. <http://manis.mvz.berkeley.edu>; last access: 5.VII.2009.

- ☐ Note that abbreviations are not used for titles of serial publications, that spaces appear between initials, and that electronic references show the date of last access indicated after e-address.
- ☐ *Footnotes*. These are not permitted in the text. Those for tables are typed directly under the table to which they pertain.
- ☐ *Tables*. Tables are used only to present data that cannot be incorporated conveniently into the text.
- ☐ These are included at the end of the text (after literature cited section), numbered in a continuous series and so referenced, in sequence, in the text.
- ☐ Captions are typed above the data on the same page.
- ☐ Avoid horizontal lines in the body of the table; vertical lines are not permitted. Tables must be designed to fit in one page. Photo-reductions are not acceptable.
- ☐ *Figures*. These are numbered consecutively in the same sequence mentioned in the text. All figure captions are to appear consecutively on a separate file (low resolution PDF or Word in the first version of the manuscript).
- ☐ Black and white figures are accepted; color figures may generate a charge for the author.
- ☐ The captions are written in paragraph style, beginning with the word "Figure" and the corresponding number in bold letters.
- ☐ Originals of line drawings are not required for review purposes; provide instead good quality copies in order to be evaluated by reviewers. When manuscript is accepted for publication, the original documents will be required. Electronic version of figures should be sent in TIFF format, with a resolution of 600dpi in the case of photographs, and 1200dpi in the case of line drawings.

Research notes.

- ☐ Manuscripts are to be organized in the following sequence: research notes have a running head, and "Research note" at the beginning of the first page. Immediately after, provide the title of the note in bold type, names of authors and addresses as described for regular articles, indicating the corresponding author. Notes must include an abstract and

key words (both with Spanish version).

- ☐ The text is written without sections and without extra spacing between paragraphs.
- ☐ Acknowledgements may be given, without heading, as the last paragraph.
- ☐ Literature cited, tables, and figures should follow the same format as articles.

Front cover illustration. Authors are invited to send pictures that are related with their manuscript, in order to participate in the front cover illustration selection process.

Revisores-volumen 83

El Comité Editorial agradece sinceramente a los siguientes especialistas, el arbitraje de los trabajos publicados en el volumen 83, números 1, 2, 3 y 4 (2012) de la Revista Mexicana de Biodiversidad.

The Editorial Committee deeply acknowledges the following specialists, for the revision of the papers published in volume 83, issues 1, 2, 3, and 4 (2012) of the Revista Mexicana de Biodiversidad.

| | | |
|--------------------------------|-----------------------------------|--------------------------------|
| Anelio Aguayo Lobo | Ana Contreras Ruiz Esparza | Noé González |
| Sofía Aguilar Miguel | María Correa Cano | Alvar González Christen |
| José Aké Castillo | Daniel Crawford | Noé González Ruiz |
| José Luis Alcántara Carbajal | Fabiana Cuezco | José Antonio Guerrero Enríquez |
| Roberto Carlos Almazán Núñez | Fabio Cupul Magaña | Alberto Guglielmone |
| Cristina Aponte | Gustavo Darrigran | Gislaine Guidelli |
| Eugenio Alberto Aragón Noriega | Miguel Ángel de la Torre Loranca | Betina Gullo |
| Enrique Arbeláez Cortés | María del Coro Arizmendi | Carmen Guzmán Cornejo |
| Elizabeth Arellano Arenas | Carlos A. Delgado | Laura Guzmán Dávalos |
| José Ramón Arévalo Sierra | Pablo Dellapé | Michel Hendrickx |
| Héctor Arita Watanabe | Cuauhtémoc Deloya López | Gabriela Heredia Abarca |
| María Clara Arteaga Uribe | Mariano Devoto | Uriel Hernández Salinas |
| Rafael Ávila Flores | Nelly Diego Pérez | Sergio Daniel Hernández Flores |
| Francisco Bautista Zúñiga | Fabiana Drago | Silvia Hernández Betancourt |
| Ian Beveridge | Silvana Durante | L. Gerardo Herrera Montalvo |
| Robert L. Bezy | Juan Encina Domínguez | Teófilo Herrera Suárez |
| Francisco Botello | Paula Enríquez | Mircea Hidalgo Mihart |
| Harry Brailovsky | Tania Escalante Espinoza | Leticia Huidobro Campos |
| Julieta Brambila | Federico Escobar | Larry Hribar |
| Gemma Bramley | Héctor Espinosa Pérez | Sergio Ibáñez Bernal |
| Julián Bueno Villegas | Alfonso Esquivel Herrera | Patricia Illoldi |
| Manuel Caballer Gutiérrez | Teresa Patricia Fera Arroyo | Armando Jaramillo Legorreta |
| Ernesto Campos González | María Jesús Ferrara Guerrero | Agustín Jiménez Ruiz |
| María Cano | Francisco Flores Pedroche | Alejandro Kong Luz |
| Diego Carpintero | María Eugenia Fraile Ortega | Matt Lavin |
| Julieta Carranza | Oscar Francke | Carolina Lenis Vélez |
| Gustavo Casas Andreu | Michael G. Frick | Gwilym P. Lewis |
| Citlalli Castillo Guevara | Sonia Gallina Tessaro | Andrés Lira |
| Rúben Castro Franco | Felipe Galván Magaña | Juan Carlos López Vidal |
| Santiago Catalano | Francisco García Rodríguez | Gerardo López Ortega |
| José Rogelio Cedeño Vázquez | Alfonso García Aldrete | Marilú López Mejía |
| Fernando Cervantes Reza | María del Socorro García Madrigal | Consuelo Lorenzo Monterrubio |
| Luis Cervantes | Abisaí García Mendoza | Margarita Lotácono |
| Inés César | Scott Gardner | Wilson Lourenco |
| Cuauhtémoc Chávez | Roberto Garibay Orijel | Sofía Loza Cornejo |
| Robin Chazdon | Fortunato Garza Ocañas | Lía Lunaschi |
| María Marta Cigiliano | David Gernandt | Alejandro Maeda Martínez |
| Hughes Colín | Héctor Gómez de Silva | Susana Magallón Puebla |
| Atilano Contreras Ramos | Adrián González Acosta | Salvador Mandujano Rodríguez |
| Sarahy Contreras Martínez | Patricia González Domínguez | Cecilia Margaría |

| | | |
|---------------------------------|-----------------------------|------------------------------|
| Juan Márquez | Silvio Nihei | Sergio Roig Juñent |
| Andrés Martínez Aquino | Felipe Noguera | Rafael Rojas |
| Roberto Martínez | Jody O' Connor | Alberto Rojas Martínez |
| Cristina Martínez Garza | María Adelaida Ocampo López | Alejandro Rós Chelén |
| Pablo Martínez | Roger Orellana Lanza | Gorgonio Ruiz Campos |
| Ana Edith Mata Zayas | Mirza Ortega Olivares | Constantino Salazar |
| Camilo Mattoni | Laurence Packer | Gerardo Salazar Chávez |
| María Esther Meave del Castillo | José Panero | Saúl Sánchez Soto |
| Rosario Medel | Edmundo Pardo | Eduardo Santana Castellón |
| Luis Medrano González | Scott L. Parker | Carlos Santibáñez |
| Luis Mejía Ortíz | Michael Patten | Georgina Santos Barrera |
| Salvatore Mele | David Pawson | Antonio Santos Moreno |
| Virginia Meléndez Ramírez | Verónica Pereyra | Juan Schmitter Soto |
| Eric Mellink | Edmundo Pérez Ramos | Jorge Servín |
| Fausto Méndez de la Cruz | Juan Pérez Jiménez | Manuel Soriano García |
| Roberto Mercado Hernández | Lilia Pérez Ramírez | Victoria Sosa |
| Leticia Mirón Melo | Gerardo Pérez Ponce de León | Teresa Terrazas Salgado |
| Scott Monks | María Perotti | Tarin Toledo Aceves |
| Tiberio Monterrubio Rico | Sandra Pompa Mansilla | Miguel Ulloa Sosa |
| Elizabeth Morales | Estela Quirán | Jorge Vargas Contreras |
| Josefina Morales Guerrero | Martha P. Ramírez Pinilla | Luis Bernardo Vázquez |
| José Francisco Morales | Andrés Ramírez | Alejandra Vázquez-Lobo Yurén |
| Elizabeth Morales | César Ríos Muñoz | Olivia Yáñez |
| Claudia Moreno Ortega | Gerardo Rivas Lechuga | Sergio Zamudio Ruiz |
| Miguel Ángel Morón Ríos | Peter J. Roberts | Santiago Zaragoza |
| José Luis Navarrete Heredia | Pilar Rodríguez | Heliot Zarza Villanueva |
| Michael Nee | Dení Rodríguez Vargas | |
| Adrián Nieto Montes de Oca | Arturo Roig Alsina | |

Instituto de Biología
Universidad Nacional Autónoma de México

Director

Víctor Manuel G. Sánchez-Cordero Dávila

Secretario Académico

Atilano Contreras Ramos

Secretaria Técnica

Noemí Chávez Castañeda

La Revista Mexicana de Biodiversidad aparece cuatro veces al año, publicada y distribuida por el Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. Dirección: Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán, c.p. 04510, México, D.F. Tel. 5622-9167. Impresa en los Talleres de SyG, Editores, S.A. de C.V. Cuapinol #52, Col. Pedregal de Sto. Domingo, Coyoacán 04369, México, D.F. Tel. 5617-5610; sygeditorespress@gmail.com; sygeditores@prodigy.net.mx. Certificado de Licitud de Título 13420; Certificado de Licitud de Contenido 10993, ambos ante la Comisión Calificadora de Publicaciones y Revistas Ilustradas de la Secretaría de Gobernación. Certificado de reserva de derechos al uso exclusivo (Especie: REVISTA): 04-2009-102819392500-102; Certificado de reserva de derechos al uso exclusivo (Especie: DIFUSIÓN VÍA RED DE CÓMPUTO): 04-2009-102214353400-203 Instituto Nacional del Derecho de Autor. Editor responsable: Fernando Álvarez. Volumen 83, número 4, diciembre 2012.

Para convenios de canje o donación dirigirse al editor responsable:

Dr. Fernando Álvarez. Revista Mexicana de Biodiversidad. Instituto de Biología, UNAM. Apartado postal 70- 153, 04510 México, D.F. Tels. (5255) 56 22 91 67; Fax. (5255) 55 50 01 64. falvarez@ibiologia.unam.mx, o bien, consultar la tienda virtual del Instituto de Biología en el sitio <http://www.etienda.unam.mx/>