



Algunas especies del género *Byssosphaeria* (Melanommataceae, Pleosporales) de Veracruz, México

Some species of the genus *Byssosphaeria* (Melanommataceae, Pleosporales) from Veracruz, Mexico

Santiago Chacón-Zapata¹✉ y Fidel Tapia-Padilla²

¹Instituto de Ecología, A. C. Antigua carretera a Coatepec 351 km 2.5, El Haya 91070, Xalapa, Veracruz, México.

²Montevideo 11, Col. Montevideo, 91028 Xalapa, Veracruz, México.

✉ santiago.chacon@inecol.edu.mx

Resumen. Se presenta el estudio y descripción de 5 especies del género *Byssosphaeria* procedentes del estado de Veracruz, derivado principalmente de material recolectado por los autores durante los periodos de agosto a noviembre del 2011 y abril a julio de 2012, además de la revisión de algunos ejemplares depositados en la colección de hongos del herbario XAL. De las especies estudiadas *Byssosphaeria diffusa*, *B. rhodomphala* y *B. schiedermayeriana* son nuevos registros para la micobiota de México. *Byssosphaeria xestothele* para Veracruz y *B. jamaicana* se cita de una nueva localidad. Se presentan ilustraciones y fotografías de los materiales estudiados, así como una clave dicotómica para determinar las especies de *Byssosphaeria* encontradas en Veracruz.

Palabras clave. Ascomycota, Dothideomycetes, nuevos registros, nuevas localidades.

Abstract. A study and description of 5 species of the genus *Byssosphaeria* from Veracruz State, Mexico is presented. The material used was that derived mainly from the author's collections during August to November 2011 and April to July 2012, as well as the revision of some specimens from the fungi collection at the XAL herbarium. Of the studied material, *B. diffusa*, *B. rhodomphala* and *B. schiedermayeriana* are recorded for the first time for Mexican mycobiota. *Byssosphaeria xestothele* is a new record for Veracruz State and a new location is presented for *B. jamaicana*. Illustrations and photographs as well as a key to identify the known species of *Byssosphaeria* found in Veracruz State are provided.

Key words. Ascomycota, Dothideomycetes, new records, new locations.

Introducción

A pesar de que México es uno de los países con más alta diversidad en el mundo, el conocimiento sobre los Ascomycetes aún es muy reducido. De acuerdo con Medel (2007a), hasta el año 2006, el número de especies reportadas de este grupo de hongos en el país era de apenas 687 especies, y un año más tarde González y Hanlin (2008) reportan 880 especies (exceptuando Ascomycetes liquenizados y marinos).

El género *Byssosphaeria* Cooke pertenece al orden Pleosporales, dentro de la familia Melanommataceae, la cual cuenta con 21 géneros y 265 especies (Kirk et al., 2008). Dicho género fue propuesto por Cooke en 1879, pero fue hasta 1984 cuando Barr lo rescató separando algunas especies pertenecientes a *Herpotrichia* Fuckel. Según Kirk et al. (2008) se conocen 12 especies a

nivel mundial de *Byssosphaeria*. Los trabajos que citan y describen especies de *Byssosphaeria* son los de Barr (1984, 1990), Hyde et al. (1999), Chen y Hsieh (2004) y Li y Zhuang (2008). Mungabi y Huhndorf (2009) en un estudio filogenético revelan que *Byssosphaeria* está fuertemente posicionado en la familia Melanommataceae, además, que es un género monofilético. En México se conoce muy poco sobre los miembros de la familia Melanommataceae. Con base en la literatura disponible, hasta ahora sólo se conocen algunos registros de especies pertenecientes a los géneros *Astrosphaeriella* Syd. y P. Syd., *Caryosporella* Kohlmeyer, *Mycopepon* Boise y *Trematosphaeria* Fuckel (Fries, 1851; San Martín, 1996; San Martín y Lavín, 1999; González et al., 2001) y de *Byssosphaeria* sólo se conocen *B. xestothele* (Berk. y M. A. Curtis) M. E. Barr, registrada de San Luis Potosí sobre hojas de *Loranthus crassipes* (Barr, 1984, 1990) y *B. jamaicana* (Sivan.) M. E. Barr, registrada del estado de Veracruz, creciendo sobre bellotas de *Quercus* (Medel, 2007b).

Recibido: 30 agosto 2012; aceptado: 02 abril 2013

Debido a la poca información que se tiene sobre los Pleosporales y, en particular sobre las especies del género *Byssosphaeria* en México, se pretende con este trabajo ampliar el conocimiento de las especies de este grupo de hongos en el país.

Materiales y métodos

Además de los materiales depositados en el herbario del Instituto de Ecología A.C., de Xalapa, Veracruz (XAL), se incluyeron ejemplares procedentes de distintas localidades del centro del estado de Veracruz, mismos que fueron recolectados por los autores durante los periodos de agosto a noviembre del 2011 y abril a julio de 2012. Para verificar las determinaciones se solicitaron ejemplares de algunas especies de *Byssosphaeria* de los herbarios de la Universidad de Harvard (FH); del Jardín Botánico de Nueva York (NY) y del Jardín Botánico de Kew (K). El estudio de las muestras consistió en la descripción macro anatómica de los pseudotecios, la cual se hizo con el apoyo de un microscopio estereoscópico, así como de la observación de estructuras microscópicas para lo cual se utilizó un microscopio de campo claro. Para el estudio del material se realizaron cortes a navaja de los pseudotecios, que fueron montados en KOH al 3 y 5% o solución de Melzer, de acuerdo con los requerimientos. En el microscopio de campo claro se tomaron medidas de ascas, ascosporas, pseudoparáfisis y grosor del peridio, principalmente. La determinación de los ejemplares se basó en las contribuciones de Barr (1984, 1990), Sivanesan (1984), Hyde et al. (1999), Chen y Hsieh (2004), Wen-Ying y Wen-Ying (2008). El concepto genérico se basó en Barr (1984, 1990), corroborado como monofilético por Mungabi y Houhndorf (2009). Todos los materiales de *Byssosphaeria* citados para México son procedentes del estado de Veracruz y están depositados en la colección de hongos del herbario XAL. Se presentan datos descriptivos macroscópicos y microscópicos, así como una breve discusión de cada una de las especies tratadas, basados solamente en ejemplares mexicanos. Se realizaron esquemas y toma de fotografías de estructuras relevantes para las determinaciones.

Descripciones

Byssosphaeria Cooke, Grevillea 7 (43): 84, 1879

El género *Byssosphaeria* se caracteriza por presentar pseudotecios globosos a subglobosos, de 0.2-1.5 mm de diámetro, regularmente embebidos en un subículo, de lisos a vilosos, con el área del poro ostiolar que va de pálido-amarillento a rojo-naranja. Ascas claviformes bitunicadas, ascosporas hialinas, café-pálido, café-oscuro o café-rojizo, elipsoides a fusoides, con 1 a 3

septos, frecuentemente embebidas en una vaina hialina evanescente, pseudoparáfisis trabeculadas.

Byssosphaeria diffusa (Schwein.) Cooke, Grevillea 15(75): 81, 1887

= *Sphaeria diffusa* Schwein., Trans. Am. phil. Soc., Ser. 2, 4(2): 210, 1832

Figs. 1, 9, 10

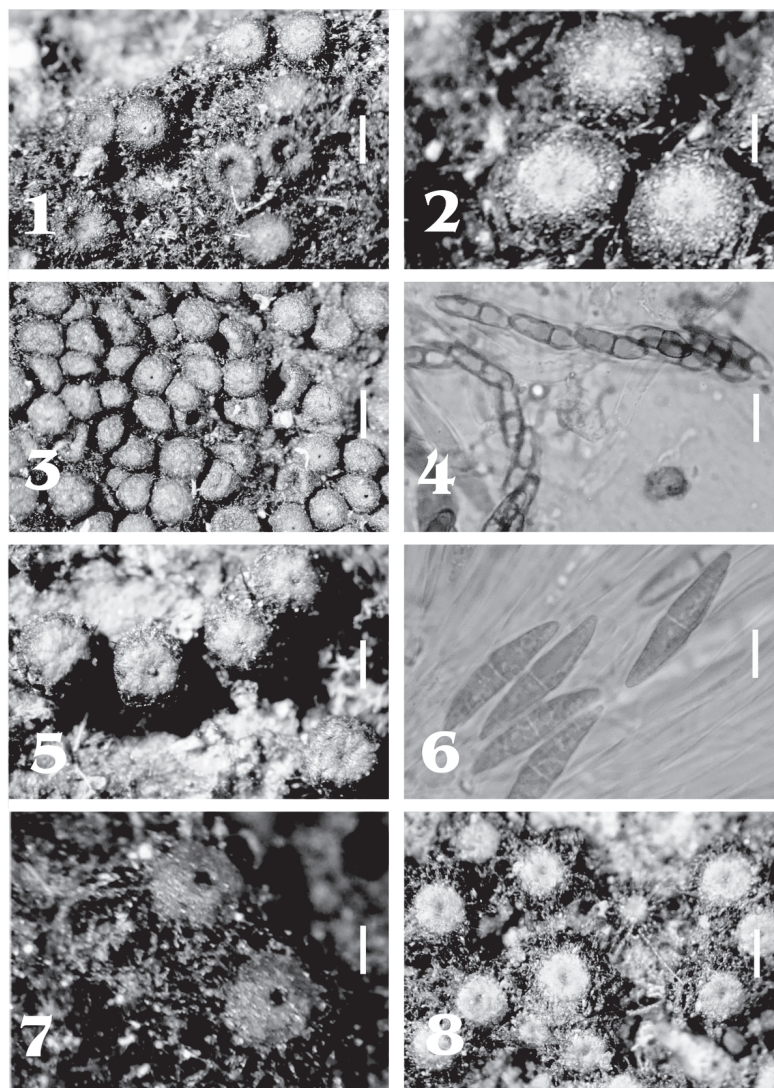
Pseudotecios superficiales, gregarios, sobre un subículo bien desarrollado, ovoides a subglobosos, frecuentemente colapsados, de 400-550 µm de diámetro, ápice con un pequeño ostiolo papilado, rodeado por una zona de color pálido-grisácea, superficie lisa en la parte apical y el resto con abundantes apéndices hifales que forman un subículo, las hifas del subículo son de color café-oscuro. Peridio de 50-100 µm de ancho, formado por células isodiamétricas pseudoparenquimatosas, hialino a amarillentas en la parte apical y café-oliváceo obscuro el resto. Ascas de 75-100 × 6-7 µm, cilíndricas, bitunicadas, hialinas. Pseudoparáfisis trabeculadas de 2-3 µm de ancho, hialinas, subgelatinizadas. Ascosporas de 12-15 (-17) (-20) × 4-6 µm, café-oliváceo a café-amarillentas, algunas con ápices ligeramente más oscuros, constreñidas en la parte central por la presencia de un septo, algunas envueltas en una vaina hialina mucilaginosa, evanescente.

Resumen taxonómico

Hábitat. Se encontró sobre ramas muertas, en un relicto de bosque de *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, a una elevación de 1 900 m.

Material examinado. **Brasil:** Island in rio Madeira at mouth of rio Jaciparana, Federal territory of Rondania, 29 Junio 1968, Dumont y Philcox CUP-BR 3 (como *Herpotrichia diffusa*) (NY). **Estados Unidos:** Alabama, Montgomery County, Octubre 1916, Burke 325 (NY); Octubre 1917, Burke 436 (ambos como *Neopekia diffusa*) (NY). **México:** Veracruz, municipio de Acatlán, parte alta y sur del volcán de Acatlán, 28 junio 2011, Chacón y Utrera 6187.

Comentarios taxonómicos. Esta especie se distingue principalmente por el área del poro blanquecina, gris-pálida o grisácea y las ascosporas con los ápices ± agudos y ligeramente más oscuros que el resto de la ascospora, no conspicuo como en *B. xesthotele*. Sivanesan (1984) describe ascosporas de 16-18 × 4-5 µm [como *Herpotrichia diffusa* (Schwein.) Ellis y Everhard], por su parte Barr (1984, 1990), las cita de 12-18 (-22) × (3-) 4.5-5.5 µm, y Le y Zhuang (2008) de 12-20 × 4-6 µm. El material mexicano no se encontró totalmente maduro, por eso no se incluyeron mediciones de las ascas; sin embargo, fue posible encontrar ascosporas lo suficientemente maduras [de 12-15 (-17) (-20) × 4-6 µm], las cuales entran en el concepto de *B. diffusa*, previamente descrita por los autores arriba

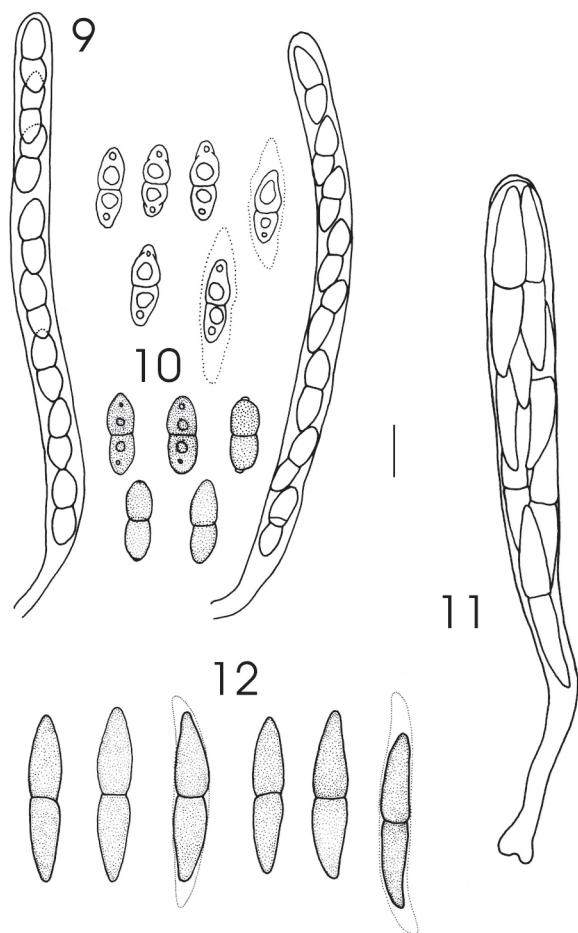


Figuras 1-8. Pseudotecios, ascas y ascosporas de las especies tratadas de *Byssosphaeria*. 1, pseudotecios de *Byssosphaeria diffusa*; Chacón 6187; barra= 180 μ m. 2, pseudotecios de *B. jamaicana*; A. E. Wrigth 1909, Tipo (FH), barra= 180 μ m. 3-4. *B. rhodomphala*. 3, pseudotecios, Chacón 6288, barra= 230 μ m.; 4, ascas con ascosporas, Chacon 6442, barra= 63 μ m. 5-6, *B. schiedermayeriana*. 5, pseudotecios, Chacón y Utrera 6064, barra= 230 μ m.; 6, ascosporas, Chacon y Utrera 6064, barra= 6 μ m. 7-8, *B. xestothele*. 7, pseudotecios, isotipo, *Sphaeria xestothele*, Núm. 4972 (FH), barra= 110 μ m.; 8, pseudotecios, Chacón y Tapia 6232, barra= 150 μ m.

citados. Desafortunadamente, los materiales enviados del herbario NY como *B. diffusa*, provenientes de Brasil y Estados Unidos, se adscriben a *B. schiedermayeriana*. Esta es la primera vez que se registra para México.

Byssosphaeria jamaicana (Sivan.) M. E. Barr, Mycotaxon 20(1): 30, 1984
= *Herpotrichia jamaicana* Sivan., Mycol. Pap. 127: 35, 1971
Figs. 2, 11, 12

Pseudotecios gregarios, globosos, de 330- 450 μ m, ápice redondeado con un pequeño ostiolo escasamente papilado, rodeado por una zona grisáceo-pálida o café-pálida, superficie lisa en la parte apical y el resto con apéndices hifales que dan forma al subículo, las hifas del subículo son de color café-oscuro, sobre un fondo negro. Peridio de 50-70 μ m de grueso, formado por células isodiamétricas pseudoparenquimatosas, rojizo en la parte del ápice y café-oscuro a café-oliváceo el resto. Ascas bitunicadas de 110-130 \times 11-12 μ m, claviformes, biseriadas



Figuras 9-12. Ascas y ascosporas de *Byssosphaeria diffusa* y *B. jamaicana*. 9-10, *Byssosphaeria diffusa*. 9, asca con ascosporas; 10, ascosporas. 11-12, *B. jamaicana*. 11, ascas con ascosporas; 12, ascosporas. Escala: 1cm= 10 μ m.

o triseriadas, hialinas. Pseudoparafisis trabeculadas de 1-2 μ m de ancho, hialinas, subgelatinizadas. Ascosporas fusiformes de (27-) 29-35 (-36) \times 6-7 μ m, café-oliváceo a café-amarillentas, con un septo, el cual las constriñe en la parte central, en algunas ascosporas se observaron ápices tenuemente más oscuros que el resto y rodeadas por una vaina hialina, mucilaginosa, evanescente.

Resumen taxonómico

Hábitat. Colectados sobre restos de madera en descomposición en un cafetal abandonado con acahual y vegetación secundaria, a una altitud de \pm 1 200 m.

Material examinado. **Jamaica:** 1909, A. E. Wright, (holotipo, FH). **México:** Veracruz, municipio de Xalapa, área natural protegida, Parque Natura, 1 Noviembre 2011, Chacón y Tapia 6586. Municipio de San Andrés Tlalnehuayocan, San Antonio Hidalgo, 11 Noviembre 1999, Jarvio 379. **Venezuela:** estado de Aragua, Parque Nacional

Henri Pittier, Rancho Grande Biological Station, Toma trail to water source, elev. 1 200-1 300 m, 3 Diciembre 1990. G. J. Samuels, B. Hein and S. M. Huhndorf 7832 (NY). **Comentarios taxonómicos:** *Byssosphaeria jamaicana* es una especie afín a *B. schiedermayeriana*, pero se diferencia principalmente porque esta última presenta el área que rodea al poro de color naranja a rojizo y no grisáceo-pálido o café-pálido. Por otro lado, aunque *B. salebrosa* (Cooke y Peck) M. E. Barr también presenta el área del poro pálido, pero se distingue porque sus ascosporas son más grandes de (30-) 40-50 \times 6-7 (-9) μ m y porque el pseudotecio carece de apéndices hifales. El tamaño de ascosporas encontrado en el material tipo es de (25-) 30-36 (-38) \times (6-) 7-8 μ m, tamaño que concuerda con el de los materiales mexicanos. *Byssosphaeria jamaicana* se conocía de Jamaica, Puerto Rico y Trinidad y Tobago (Barr, 1984, 1990) y de China (Li y Zhuang, 2008). De México fue citada por Medel (2007b) del estado de Veracruz. En este trabajo se registra de una nueva localidad.

***Byssosphaeria rhodomphala* (Berk.) Cooke, Grevillea 15(75): 81, 1887**

= *Sphaeria rhodomphala* Berk., London J. Bot. 4: 313, 1845

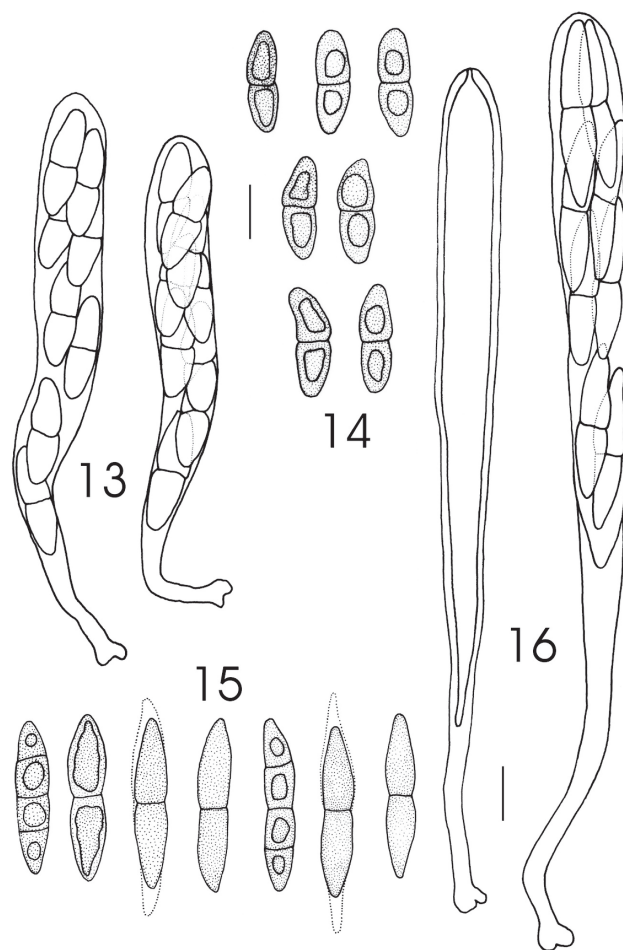
Figs. 3, 4, 13, 14

Pseudotecios superficiales, solitarios a gregarios, sobre un subículo bien desarrollado, subglobosos a levemente turbinados, frecuentemente poco colapsados, de 280-475 μ m de diámetro, ápice con una pequeño ostiolo papilado, rodeado por una zona naranja-rojizo a rojo intenso, el resto es negro, superficie completamente pulverulenta. Peridio de 25-80 μ m de grueso, formado por células isodiamétricas pseudoparenquimatosas, rojizas en la parte apical y café-oliváceo obscuro el resto. Al contacto con KOH desprende una coloración vinácea. Ascas de 95-125 \times 11-12 (-13) μ m, cilíndricas, bitunicadas, hialinas a refringentes hacia la base. Pseudoparafisis trabeculadas, de 1-2 μ m de ancho, hialinas, subgelatinizadas. Ascosporas de (18-) 19-22 (-23) \times 6-7 (-8) μ m, de color café-amarillento a café-oliváceo a café-oscuro, fusoides con los ápices obtusos, constreñidas en la parte central por la presencia de un septo, algunas envueltas en una vaina hialina mucilaginosa, evanescente.

Resumen taxonómico

Hábitat. Encontrados sobre madera en descomposición en un bosque mesófilo de montaña con cafetal abandonado y selva mediana perturbada. A una altitud desde 16 a 1 300 m.

Material examinado. **Estados Unidos:** Ohio, 9 Diciembre 1841, No. 135 (holotipo en K exherbario de M. J. Berkeley). **México:** Veracruz, municipio de Hidalgotitlán, alrededores del panteón de El Macayal, 23 Abril 2012, Tapia 2499.



Figuras 13-16. Ascas y ascosporas de *Byssosphaeria rhodomphala* y *B. schiedermayeriana*. 13-14, *B. rhodomphala*. 13, ascas con ascosporas; 14, ascosporas. 15-16, *B. schiedermayeriana*. 15, ascosporas; 16, asca vacía y con ascosporas, respectivamente. Escala: 1 cm= 10 μ m.

Municipio de Xalapa, Santuario de Bosque de Niebla del INECOL, km 2.5 antigua carretera Xalapa-Coatepec, 22 Agosto 2011, Chacón y Utrera 6247; 26 Agosto 2011, Chacón, Utrera, Tapia y Medrano 6288; 7 Octubre 2011, Chacón, Utrera y Tapia 6442; municipio de Xalapa, área natural protegida, Parque Natura, 1 Noviembre 2011, Chacón y Tapia 6571, Chacón y Tapia 6580; municipio de Xalapa, Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero, km 2.5 antigua carretera Xalapa-Coatepec, 2 Julio 2012, Tapia 2579. **Puerto Rico:** Distrito de Mayagüez, Maricao state Forest, La Quinta área, vicinity of Universidad Católica Estación Biológica, a long Hwy 120 at km 15.8, ca. 600 m, 1-3 Junio 1998, col. W. R. Buck no. 15968 (NY).

Comentarios taxonómicos. Esta especie se distingue principalmente por las ascosporas con los ápices obtusos,

y por el área rojiza que rodea el poro. Sivanesan (1984) describe ascosporas de $17-23 \times 5-7 \mu$ m; como *Herpotrichia rhodosticta* (Berk. y Br.) Sacc.; por su parte Barr (1984, 1990) las describe de $(16-) 18-23 (-25) \times (4-) 6-7 (-9) \mu$ m, y Li y Zhuang (2008) de $12-20 \times 4-6 \mu$ m. En todos los materiales revisados se observó que el peridio al contacto con KOH desprende una coloración vinácea, la cual no había sido reportada por ninguno de los autores antes mencionados. El material tipo presenta ascosporas de $18-21 (-23) (-24) \times (5-) 5.5-6.5 (-7) \mu$ m, con un sólo septo, fusoides con ápices obtusos. Cabe señalar que la reacción vinácea del peridio al contacto con KOH fue observada tanto en el material Tipo como en el ejemplar procedente de Puerto Rico. *Byssosphaeria rhodomphala* es ampliamente conocida a nivel mundial, sin embargo, hasta ahora no se había registrado para México.

Byssosphaeria schiedermayeriana (Fuckel) M. E. Barr, Mycotaxon 20(1): 34, 1984

= *Herpotrichia schiedermayeriana* Fuckel, Jb. Nassau. Ver. Naturk. 27-28: 27, 1874

Figs. 5, 6, 15, 16

Pseudotecios superficiales, regularmente gregarios, sobre un subículo, subglobosos, de $370-700 \mu$ m de diámetro, ápice con un pequeño ostiolo papilado, rodeado por una zona naranja a naranja-rojizo, superficie coriácea negra, en la parte media hacia la base con abundantes apéndices hifales que dan forma al subículo. Peridio de $60-90 \mu$ m de grueso, formado por células isodiamétricas pseudoparenquimatosas, rojizas en la parte apical y café-oliváceo obscuro o café-negruzco el resto. Ascas de $135-160 (-170) \times 12-14 (-15) \mu$ m, cilíndricas, bitunicadas, bi-triseriadas, hialinas a de color café-pálido en ejemplares muy maduros. Pseudoparáfisis trabeculadas de $1-2 \mu$ m de ancho, hialinas, subgelatinizadas. Ascosporas de $(27-) (29-) 30-37 (-40) (-42) \times (5.5) 6-7 \mu$ m, con 1-3 septos, fusoides, café-oliváceo a café-amarillentas, algunas con los ápices más oscuros, constreñidas en la parte central, algunas envueltas en una vaina hialina mucilaginosa, evanescente.

Resumen taxonómico

Hábitat. Encontrados sobre madera en descomposición, en un bosque de *Quercus* y en un cafetal abandonado con acahual, en altitudes de entre los 1 000 y 1 300 m.

Material examinado. **México:** Veracruz, municipio de Emiliano Zapata, Ojuelos, aproximadamente 8 km de El Lencero, 24 Abril 2004, Chacón 5519. Municipio de Xalapa, Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero, km 2.5 antigua carretera Xalapa, Coatepec, 7 Octubre 2010, Chacón y Utrera 6064; municipio de Xalapa, área natural protegida, Parque Natura, 18 Octubre 2011, Chacón y Tapia 6484, Chacón y Tapia 6496, Chacón y Tapia 6498,

Chacón y Tapia 6500; 1 Noviembre 2011, Chacón y Tapia 6577. **Taiwán:** on decorticated wood, 10 Septiembre 1991, Y. M. Ju; 11 September 1991, Y. M. Ju, (NY). **Venezuela:** Maracay, Parque Nacional Henry Pittier, Estación Biológica Rancho Grande, 29 Agosto 1999, Medel 730-B y Chacón 5190.

Comentarios taxonómicos. *Byssosphaeria schiedermayeriana* se distingue principalmente porque el área que rodea al poro apical, de color naranja a naranja-rojizo y por el tamaño de las ascosporas de (27-) (29-) 30-37 (-40) (-42) \times (5.5) 6-7 μm , con 1-3 septos (Hyde et al., 1999). Cabe hacer notar que algunos autores como Barr (1984, 1990) mencionan que las ascosporas pueden no presentar septo o tener hasta 5, 1 vaina mucilaginosa según el estado de madurez. Sin embargo, otros autores como Medel (2007b) consideran el dato de la vaina mucilaginosa como un carácter representativo de la especie. *Byssosphaeria schiedermayeriana* es la especie mejor conocida dentro del género a nivel mundial, sin embargo, hasta ahora no había sido registrada para México.

Byssosphaeria xestothele (Berk. y Curtis) M. E. Barr, Mycotaxon 20(1): 36, 1984

= *Sphaeria xestothele* Berk. y Curt., Grevillea 4 (31): 107, 1876

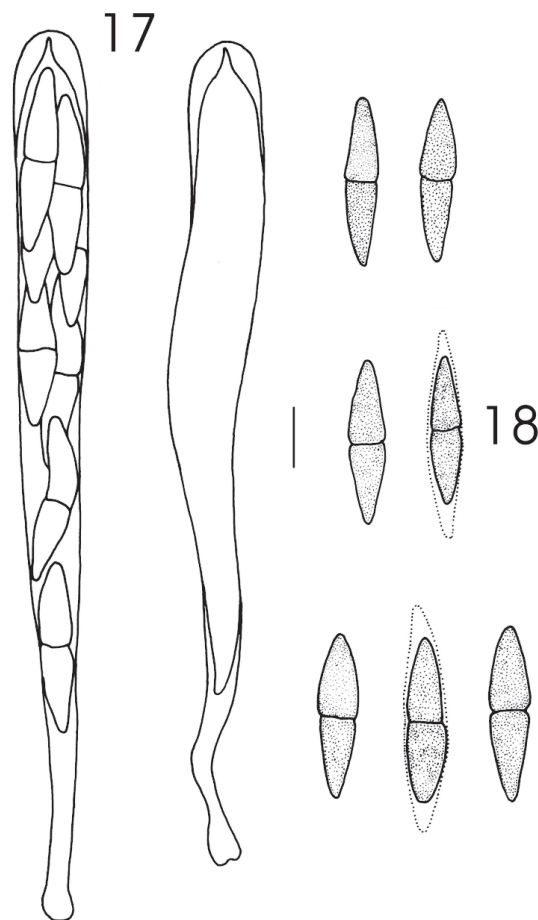
Figs. 7, 8, 17, 18

Pseudotecios superficiales, gregarios a confluentes, ovoides a subglobosos, de 330-550 μm de diámetro, ápice con una pequeño ostiolo papilado, a veces inconspicuo, rodeado por una zona naranja a naranja-rojizo, lisa a finamente surcada el resto es negro, con abundantes apéndices hifales que dan forma al subículo. Peridio de 50-70 μm de grueso, formado por células isodiamétricas pseudoparenquimatosas, rojizas en la parte apical y de color café-oliváceo a café-oscuro hacia la base. Ascas de 120-145 \times 11-13 μm , cilíndricas, bitunicadas, biseriadas, hialinas. Pseudoparáfisis trabeculadas de 1-2 μm de ancho, hialinas, subgelatinizadas. Ascosporas de (22-) 24-30 \times (5.5) 6-6.5 (-7) μm , café-oliváceo a café-pálido, frecuentemente con los ápices más oscuros, constreñidas en la parte central por la presencia de un septo, algunas envueltas en una vaina hialina mucilaginosa, evanescente.

Resumen taxonómico

Hábitat. Encontrado sobre madera en descomposición en un relicto de bosque de *Fagus grandifolia* var. *mexicana*, a una altitud de 1 900 m.

Material examinado. **Estados Unidos:** South Carolina, on branches of *Cornus florida*, Abril 1855, No. 4972 (isotipo, FH). **México:** San Luis Potosí, municipio de Tamazopo, hacienda de Tamazopo, 16 Diciembre 1891 (NY). Veracruz, municipio de Acatlán, parte alta y sur



Figuras 17-18. Ascas y ascosporas de *Byssosphaeria xestothele*. 17, ascas con ascosporas y vacía, respectivamente; 18, ascosporas. Escala: 1 cm= 10 μm .

del volcán de Acatlán, 25 Noviembre 2011, Chacón y Tapia 6632.

Comentarios taxonómicos. *Byssosphaeria xestothele* es muy parecida a *B. schiedermayeriana*, sin embargo, esta última se distingue principalmente porque presenta ascosporas más grandes (27-) (29-) 30-37 (-40) (-42) \times (5.5) 6-7 μm , además de que sus ápices no son oscuros. En el material tipo se encontraron ascosporas de (20-) 23-28 (-30) (-32) \times (4.5-) 5-6 (-6.5) μm , fusiformes, con ápices oscuros, con 1-3 septos, de color café-pálido, café-oliváceo a café-oscuro, lo cual concuerda con el material mexicano. Se revisó también el material de *B. xestothele* del herbario NY citado por Barr (1984, 1990) de San Luis Potosí, México, sin embargo, debido al mal estado que presentaba el ejemplar no fue posible observar estructuras microscópicas relevantes y se dio por hecho la legitimidad del registro. En esta contribución se registra por vez primera del estado de Veracruz.

Clave para determinar las especies estudiadas de *Byssosphaeria*.

1. Poro ostiolar rodeado por una zona rojiza o naranja 2
1. Poro ostiolar rodeado por una zona pálida-grisácea. 4
2. Ascosporas de (18-) 19-22 (-23) μm de largo, con ápices obtusos *B. rhodomphala*
2. Ascosporas de 24-37 μm de largo, con ápices agudos 3
3. Ascosporas de (22-) 24-30 μm de largo *B. xestothele*
3. Ascosporas de (27-) 30-37 (-42) μm de largo *B. schiedermayeriana*
4. Ascosporas de 12-15 (-17) μm de largo *B. diffusa*
4. Ascosporas de (27-) 29-35 (-36) μm de largo *B. jamaicana*

Discusión

Las especies del género *Byssosphaeria* presentan amplia distribución y algunas de ellas han sido señaladas como cosmopolitas. De acuerdo con la literatura disponible la mayoría de las especies se han encontrado en zonas tropicales y subtropicales (Barr, 1984, 1990; Li y Zhuang, 2008), lo cual coincide con los ejemplares estudiados, donde a excepción de *B. diffusa* y *B. xestothele* que proceden de un tipo de vegetación de tipo templado con altitud aproximada de 1 900 m, las restantes se encontraron en ecosistemas tropicales y subtropicales.

Las 5 especies estudiadas son de la región central del estado de Veracruz, premisa que sugiere una mayor potencialidad de la diversidad de especies en nuestro país, sin embargo, para corroborar esto, hacen falta nuevas exploraciones en la entidad, así como en otras regiones del país. Por otra parte, debido a que las especies de *Byssosphaeria*, como sucede con la gran mayoría de los Ascomycota, son de talla pequeña y pasan desapercibidas a la vista de los recolectores, de ahí quizás el aparente desinterés de ser abordadas, aunado a la falta de más especialistas sobre el grupo en el país.

Agradecimientos

Se agradece el apoyo otorgado por las autoridades del Instituto de Ecología, A. C. para la realización de la presente investigación. A la Bióloga Elsa Utrera-Barillas se le reconoce el apoyo brindado durante las exploraciones de campo. A Juan Lara Carmona por su intervención en algunas labores curatoriales. Al Biólogo Manuel Escamilla por el entintado de los esquemas y la edición del material fotográfico. Al Técnico Philip J. Brewster por la traducción del resumen al Inglés. A los curadores de los herbarios FH, K y NY se les agradece el envío y préstamo de ejemplares. Al responsable de la colección de hongos del INECOL se le agradece el haber permitido la revisión de algunos ejemplares depositados en XAL.

Literatura citada

- Barr, M. E. 1984. *Herpotrichia* and its segregates. Mycotaxon 20:1-38.
- Barr, M. E. 1990. Melanommatales (Loculoascomycetes). North American Flora Series II, 13:1-129.
- Chen, C. Y. y W. H. Hsieh. 2004. *Byssosphaeria* and *Herpotrichia* from Taiwan, with notes and the taxonomic relationship these two genera. Sydowia 56:24-38.
- Fries, E. M. 1851. Novarum symbolarum mycologicarum mantissa. Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis Series 3, 1:225-231.
- González, M. C. y R. T. Hanlin. 2008. Distribution and occurrence of Ascomycetes in Mexico. North American Fungi 3:139-145.
- González, M. C., R. T. Hanlin y M. Ulloa. 2001. A checklist of higher marine fungi from Mexico. Mycotaxon 80:241-253.
- Hyde, K. D., T. K. Goh, J. E. Taylor y J. Fröhlich. 1999. *Byssosphaeria*, *Chaetosphaeria*, *Niesslia* and *Ornatisspora* gen. nov, from palms. Mycological Research 103:1423-1439.
- Kirk, P., P. F. Cannon, D. W. Minter y J. A. Stalpers. 2008. Ainsworth and Bisby's Dictionary of Fungi. 10 ed. International Mycological Institute, CAB International. Wallingford. 771 p.
- Li, W. Y. y W. Y. Zhuang. 2008. Notes on the genus *Byssosphaeria* (Melanommataceae) from China. Mycosystema 27:48-53.
- Medel, R. 2007a. Especies de Ascomycetes citados de México IV: 1996-2006. Revista Mexicana de Micología 25:69-76.
- Medel, R. 2007b. First records of the genus *Byssosphaeria* (Pleosporales) in Mexico and Venezuela. Mycotaxon 100:247-250.
- Mungabi, G. K. y S. M. Huhndorf. 2009. Molecular Phylogenetics of Pleosporales; Melanommataceae and Lophiostomataceae re-circumscribed (Pleosporomycetidae, Dothideomycetes, Ascomycota). Studies in Mycology 64:103-121.
- San Martín, F. E. 1996. Una nueva variedad de *Mycopopon smithii* (Ascomycetes, Pleosporales). Acta Botanica Mexicana 35:9-12.
- San Martín, F. E. y P. Lavín. 1999. Cuatro especies y una variedad del género *Astrosphaeriella* (Dothideales, Melanommataceae) de México. Acta Botanica Mexicana 46:19-27.
- Sivanesan, A. 1984. The Bitunicate Ascomycetes and their anamorphs. Cramer, Vaduz. 701 p.



***Bia manuelii* (Euphorbiaceae: Acalyphoideae), a new species from Sierra de Coalcomán, Michoacán, Mexico**

***Bia manuelii* (Euphorbiaceae: Acalyphoideae), una especie nueva de la sierra de Coalcomán, Michoacán, México**

Victor W. Steinmann[✉] and Yocupitzia Ramírez-Amezcu

Instituto de Ecología, A. C., Centro Regional del Bajío. Apartado postal 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México.

✉ victor.steinmann@inecol.edu.mx

Abstract. The genus *Bia* (Euphorbiaceae-Acalyphoideae) is a small assemblage of 6 species ranging from central Mexico to South America that has until recently been included in the genus *Tragia*. The new species *Bia manuelii* is described and illustrated with photographs. This taxon is a narrow endemic known only from 2 collections in the Sierra de Coalcomán, municipality of Coalcomán, in southwestern Michoacán. It grows in tropical deciduous forest at elevations from 990 to 1 110 m. A key is provided to distinguish this species from *Bia cordata* (= *Tragia bailloniana*), the only other species of the genus in Mexico.

Key words: *Bia*, Euphorbiaceae, Michoacán, new species, Sierra de Coalcomán, *Tragia*.

Resumen. *Bia* (Euphorbiaceae-Acalyphoideae) es un género de 6 especies presentes desde el centro de México hasta Sudamérica que hasta hace poco se incluía en el género *Tragia*. Se describe como nueva especie a *Bia manuelii* y se ilustra con fotografías. Este taxón representa un endemismo estrecho, conocido solamente de 2 recolectas en la sierra de Coalcomán, municipio de Coalcomán, en el suroeste de Michoacán. Crece en bosque tropical caducifolio en elevaciones de 990 a 1 110 m. Se proporciona una clave para distinguirla de *Bia cordata* (= *Tragia bailloniana*), la otra especie del género presente en México.

Palabras clave: *Bia*, Euphorbiaceae, Michoacán, especie nueva, sierra de Coalcomán, *Tragia*.

Introduction

The Sierra de Coalcomán in southwestern Michoacán, Mexico forms part of the western-most region of the Sierra Madre del Sur. It is an extensive range with its southern slopes containing many tributaries that drain directly into the Pacific Ocean and its northern slopes forming part of the Balsas Depression watershed. The highest portions reach elevations of nearly 2 900 m, and vegetation of the massif is varied. At lower elevations tropical deciduous forest prevails, whereas at upper elevations there are extensive stands of pine-oak forest. However, in addition to these dominant vegetation types there are also limited areas with oak forest, cloud forest, fir forest, tropical subdeciduous forest, and wetlands.

The range is considered as one of Mexico's priority regions for conservation due to the presence of extensive, well-preserved areas coupled with high levels of endemism for both animals and plants (Arriaga et al., 2000). Included

among the many endemic species of plants are *Cuphea michoacana* R. Foster (Graham, 1988), *Euphorbia coalcomanensis* (Croizat) V. W. Steinm. (Olson et al., 2005), *Mirabilis hintoniorum* Le Duc (Fishbein and Steinmann, 2008), *Pinus rzedowskii* Madrigal and Ceball. Del. (Farjon and Styles, 1997), *Ruellia sarukhaniana* Ramamoorthy (Tripp, 2010), and *Sedum hintonii* Clausen (Anaya, 2005), only to name a few. The range is also home to *Beiselia* Forman, an endemic genus of Burseraceae (Forman, 1987).

During the 1930s and early 1940s the Sierra de Coalcomán was explored extensively by the renowned botanist, George B. Hinton (Hinton and Rzedowski, 1972). Since then, floristic activity in the area has been sporadic and limited, and no detailed studies of its plants have been conducted. Considering the high level of endemism, remoteness of many areas, and the relatively low number of collections from the region, it is not surprising that undescribed species still remain to be discovered in the Sierra de Coalcomán. During a collecting trip in 2008, we encountered a herbaceous, stinging vine of the Euphorbiaceae family. Further study has determined that

Recibido: 03 junio 2012; aceptado: 22 abril 2013

these plants belong to an undescribed species, which is herein proposed as new.

Description

Bia manuelii sp. nov.

Type: **Mexico.** Michoacán: municipio de Coalcomán, 34 km al sur de Coalcomán y 2.4 km al sur de río Ocorla sobre el camino a San José de la Montaña; 18°35'52" N, 103°08'45" W, 1 108 m, 29 ago. 2008, *V. W. Steinmann, Y. Ramírez-Amezcu*a and *J. M. Ramírez-Amezcu*a 6326 (holotype IEB; isotypes: ARIZ, MEXU, MICH). Figs. 1, 2.

Slender, left-twining herb to 3 m tall, monoecious, strongly urticating. Stems with 2 types of indumentum, one layer puberulent with short hairs 0.1-0.3 mm long, the other layer hispid with stiff, urticating hairs 2.5-4 mm long. Leaves alternate; stipules flanking each side of the petiole base, ovate, 1-1.2 cm long, 0.5-1 cm wide, glabrescent or hispidulose along the margin, with 5-7 conspicuous parallel veins; petiole 3-15 cm long, hispidulose; blade broadly elliptic to broadly ovate, strongly 3-lobed, rarely with additional pair of smaller lobes at the base, 6.5-24 cm long, 5.5-23 cm wide, base cordate, main apex and those of the lobes acuminate, palmately 3 or 5 veined, margin coarsely doubly serrate with 2-4 teeth per cm, both surfaces hispid with long, stiff urticating hairs, those of the upper leaf surface often with swollen bases. Inflorescences 3-33 cm long, erect, with a primary staminate axis of 15-30 flowers in an elongate raceme and a short lateral pistillate axis with a single or 2-4 flowers in a densely congested spike 1-1.8 cm long; rachis hispidulous with a shorter puberulent indumentum also present, peduncles 1.3-8.5 cm long. Staminate flowers with bracts narrowly elliptic or lanceolate, 2-3.5 mm long, 0.5-0.8 wide, glabrous except for the ciliate-hispidulose margin, apex acute; pedicels 2-4 mm long, puberulent; tepals 6, linear-lanceolate to narrowly elliptic, 2.5-3 mm long, 0.6-1.1 mm wide, glabrous, apex acute; stamens 17-24, filaments 1.5-2.0 mm long, anthers 0.4-0.5 mm long, apiculate with a minute tuft of hairs at the apex. Pistillate flowers with bracts elliptic, 3 mm long, 1.7 mm wide, margin strigulose-ciliate, apex trilobed, flowers subsessile; tepals 6, ovate to rhomboid, with a narrow claw at the base, unequal, imbricate, 0.4-0.9 cm long, 0.2-0.4 cm wide, inner and outer surfaces glabrous, margin erose with scattered stiff erect hairs interspersed with minute stipitate glands; ovary papillose, globose-trilobed, hispidulose along the keels; styles 3, 4-5 mm long, united into a slender column 1/2 to 3/4 their length, undivided, recurved at the apex, stigmatic surface papillose. Capsules obloid, trilobed (rarely tetralobed), 0.5-0.7 cm, 0.7-1.3 cm wide, hispid with the hairs concentrated mostly along the

keels; columella 0.3-0.5 cm long. Seeds subglobose, 0.5-0.6 cm long, 0.4-0.5 wide, smooth, mottled dark-brown to black, with a conspicuous light brown ventral scar.

Taxonomic summary

Paratype: **Mexico.** Michoacán: municipio de Coalcomán, 18 km al sur de Coalcomán y 1.4 km al sur de Los Ocotes sobre el camino a San José de la Montaña; 18°39'08" N, 103°09'17" W, 990 m, 29 ago. 2008, *V. W. Steinmann, Y. Ramírez-Amezcu*a and *J. M. Ramírez-Amezcu*a 6303 (IEB; MEXU).

Distribution, habitat and phenology: *Bia manuelii* is known only from 2 collections in the Sierra de Coalcomán, municipality of Coalcomán, in southwestern Michoacán, at elevations from 990 to 1 110 m. The 2 localities are separated by 6 km (aerial straight line), and the vegetation at both sites is tropical deciduous forest. Flowering and fruiting times overlap and occur from at least August to September.

Etymology: this species is named in honor of the biologist José Manuel Ramírez-Amezcu, who accompanied us during the expedition in which this species was discovered and assisted with its collection.

Remarks. The genus *Bia* Klotzsch was first proposed to accommodate 2 species closely related to the genus *Tragia* L., but was distinguished by possessing bifurcate inflorescences with the staminate and pistillate portions on separate axes (Klotzsch, 1841). In addition to these features, the genus is characterized by a twining habit, monoecious sexuality, urticating hairs, alternate leaves, pistillate and staminate flowers without petals, undivided styles, and ecarunculate seeds. Shortly after its description, it was relegated to a synonym of *Tragia* (Müller-Agroviensis, 1866), and most subsequent treatments of the Euphorbiaceae family similarly treated it as such (e.g., Pax and Hoffmann, 1912; Webster, 1994; Gillespie, 1994a; Govaerts et al., 2000; Radcliffe-Smith, 2001).

Webster (2007) resurrected the genus on the basis of molecular phylogenetic data (see Wurdack et al., 2005), as well as morphological evidence, i.e., the staminate flowers possessing 8-40 stamens and inflorescences composed of a primary axis bearing staminate flowers and a single lateral axis bearing pistillate flowers. Following his circumscription, *Tragia* is restricted to those species with unbranched inflorescences and staminate flowers with fewer stamens (although it should be mentioned that *Tragia affinis* B. L. Rob. and Greenm. of central Mexico possesses staminate flowers with 9-14 stamens). Webster placed 5 species within the genus *Bia*. Four of these are restricted to South America (*B. alienata* Didr., *B. fallax* (Müll.Arg.) G. L. Webster, *B. fendleri* (Müll.Arg.) G. L. Webster, *B. lessertiana* Baill.), and an additional species is found in Mexico and Central America (*B. cordata* (Baill.) G. L.

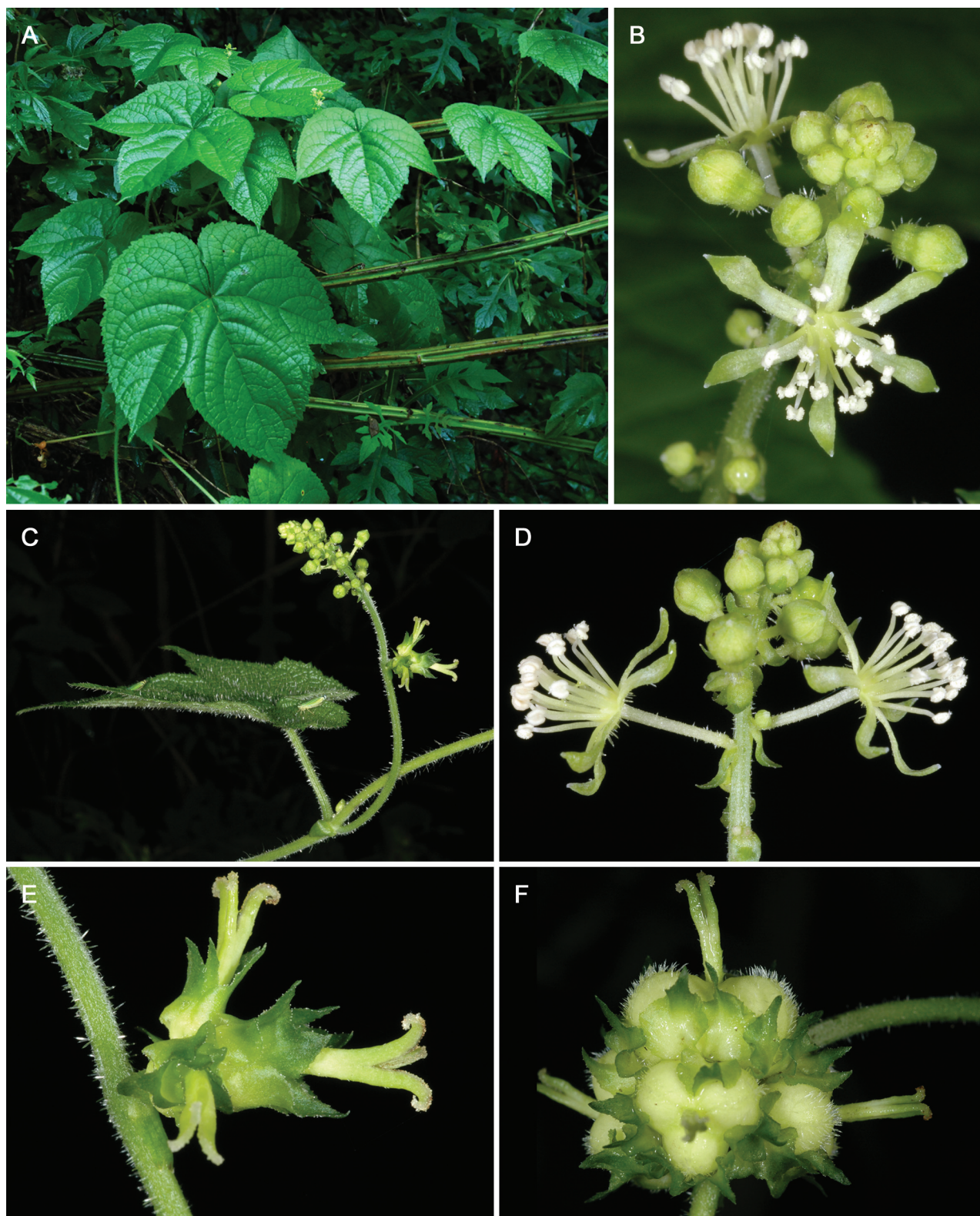


Figure 1. A, flowering branch; B, staminate flowers; C, inflorescence; D, staminate flowers; E, pistillate flowers; F, fruits. All from Steinmann, Ramírez-Amezcu and Ramírez-Amezcu 6303.

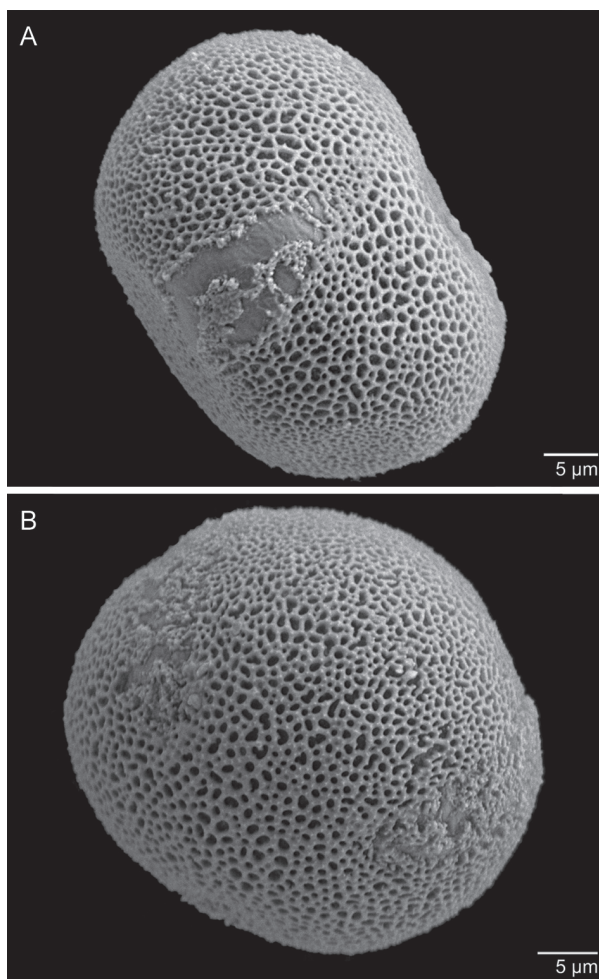


Figure 2. A, B, pollen of *Bia manuelii*. Both from Steinmann, Ramírez-Amezcuca and Ramírez-Amezcuca 6303.

Webster). We follow Webster's proposal to recognize *Bia* as a distinct genus, and with the description of *B. manuelii*, the number of species in the genus increases to 6, therefore bringing the number of Mexican species to 2.

Webster (2007) proposed 2 sections of *Bia*: sect. *Bia* and sect. *Zuckertia* (Baill.) G. L. Webster. Section *Bia* is a South American taxon characterized by staminate flowers with a dissected disk, 8-20 stamens, mucous anthers, and inaperturate, spheroidal to ellipsoid-spheroidal pollen. In contrast, sect. *Zuckertia* occurs in Mexico and Central America and possesses staminate flowers without a disk, 30-40 stamens, apiculate anthers, and tricolpate, oblate-spheroidal pollen. The pollen features were examined in detail by Gillespie (1994b), and pollen of both sections were illustrated. *Bia manuelii* has staminate flowers without a disc, apiculate anthers, and tricolpate pollen (Fig. 2), features that corresponds to sect. *Zuckertia*. However,

the stamen number of *B. manuelii* better matches that of sect. *Bia*. In our opinion, stamen number is generally a characteristic of lesser phylogenetic importance, and we place our new species in a sect. *Zuckertia*. The only other species of the genus occurring in Mexico is *B. cordata* (= *Tragia bailloniana* Müll.Arg.), also of sect. *Zuckertia*, and the following key provided will distinguish these 2 taxa:

1. Leaves unlobed or rarely with a pair of short inconspicuous lobes; stamens 28-35(40); pistillate portion of the inflorescence elongate, racemose with 10-12 flowers; styles 6.5-10.5 mm long; ovary and capsule uniformly pubescent; evergreen rain forest from southern Mexico (Chiapas, Oaxaca, Veracruz, Tabasco) south to Costa Rica. *Bia cordata*
1. Leaves consistently trilobed with a pair of pronounced, conspicuous lateral lobes; stamens 17-24; pistillate portion of the inflorescence with a solitary flower or subcapitate with 2-4 flowers; styles 4-5 mm long; ovary and capsule with the pubescence concentrated mostly along the keels; tropical deciduous forest in western-central Mexico (Michoacán) *Bia manuelii*

Acknowledgments

We thank José Manuel Ramírez-Amezcuca for help with fieldwork; Damián Piña-Bedolla for preparing the figures; J. Mark Porter for his help with the scanning electron microscope; Rancho Santa Ana Botanic Garden; and funding support to the Instituto de Ecología, A. C. (account number 20006) from the Mexican Conacyt and from the Conabio. Lynn J. Gillespie and an anonymous reviewer provided many useful comments and greatly enhanced the text.

Literature cited

- Anaya, A. 2005. The real *Sedum hintonii*. Sedum Society Newsletter 75:10-12.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez and E. Loa (coordinadores). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Conabio, México, D. F. 580 p.
- Farjon, A. and B. T. Styles (1997). *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica Monograph 75. New York Botanical Garden, New York.
- Fishbein, M. and V. W. Steinmann. 2008. Rediscovery of *Mirabilis hintoniorum* (Nyctaginaceae), a striking four-o'clock endemic to the Sierra de Coalcomán, Michoacán. Journal of the Botanical Research Institute of Texas 2:547-550.
- Gillespie, L. 1994a. A new section and 2 new species of *Tragia* (Euphorbiaceae) from the Venezuelan Guayana and French Guiana. Novon 4:330-338.
- Gillespie, L. 1994b. Pollen morphology and phylogeny of the

- tribe Plukenetieae (Euphorbiaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 81:317-348.
- Govaerts, R., D. G. Frodin and A. Radcliffe-Smith. 2000. World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (and Pandaceae), IV Vols. The Royal Botanical Gardens, Kew, London. 1621 p.
- Graham, S. A. 1988. Revision of *Cuphea* section *Heterodon* (Lythraceae). *Systematic Botany Monographs* 20:1-168.
- Hinton, J. and J. Rzedowski. 1972. George B. Hinton, collector of plants in southwestern Mexico. *Journal of the Arnold Arboretum* 53:141-181.
- Klotzsch, J. F. 1841. Neue und weniger gekannte südamerikanische Euphorbiaceen-Gattungen. *Archiv für Naturgeschichte* 7:175-204.
- Müller-Argoviensis, J. 1866. Euphorbiaceae [except Euphorbieae]. *In* *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, ed. A. de Candolle, 15:189-1261. Paris.
- Olson, M. E., J. A. Lomeli and N. Ivalú-Cacho. 2005. Extinction threat in the *Pedilanthus* clade (*Euphorbia*, Euphorbiaceae), with special reference to the recently-rediscovered *E. conzattii* (*P. pulchellus*). *American Journal of Botany* 92:634-641.
- Pax, F. and K. Hoffmann. 1912. Euphorbiaceae-Hippomaneae. *Das Pflanzenreich*, ed. A. Engler, IV. 147. V (Heft 52):1-319.
- Radcliffe-Smith, A. and R. Govaerts. 2001. *Genera Euphorbiacearum*. The Board of Trustees, Royal Botanic Garden, Kew. 455 p.
- Tripp, E. 2010. Taxonomic Revision of *Ruellia* Section *Chiropterophila* (Acanthaceae): a lineage of rare and endemic species from Mexico. *Systematic Botany* 35:629-661.
- Webster, G. L. 1994. Classification of the Euphorbiaceae. *Annales of the Missouri Botanical Garden* 81:3-32.
- Webster, 2007. Taxonomic and nomenclatural changes in American Euphorbiaceae sensu lato. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 25:235-239.
- Wurdack, K. J., P. Hoffmann and M. W. Chase. 2005. Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae sensu stricto) using plastid *rbcL* and *trnL-F* DNA sequences. *American Journal of Botany* 92:397-420.



Hoffmannia arqueonervosa (Rubiaceae), una especie nueva del centro de Veracruz, México

Hoffmannia arqueonervosa (Rubiaceae), a new species in Central Veracruz, Mexico

Gonzalo Castillo-Campos¹✉, Alma Patricia Bautista-Bello¹, María Elena Medina-Abreo¹, José G. García-Franco² y María Luisa Martínez²

¹Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec Núm. 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.

²Red de Ecología Funcional, Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec Núm. 351, El Haya 91070 Xalapa, Veracruz, México.

✉ gonzalo.castillo@inecol.edu.mx

Resumen. Se describe e ilustra a *Hoffmannia arqueonervosa* Cast.-Campos perteneciente a la familia Rubiaceae como una nueva especie del centro de Veracruz, en las faldas orientales del volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. Esta especie muestra similitudes con *Hoffmannia cuneatissima* B. L. Robins.; sin embargo, *H. arqueonervosa* difiere de *H. cuneatissima* por presentar entrenudos y peciolo más largos, hojas glabras y frutos más grandes.

Palabras clave: Rubiaceae, *Hoffmannia*, Cofre de Perote, especie nueva.

Abstract. *Hoffmannia arqueonervosa* Cast.-Campos (Rubiaceae) is described and illustrated as a new species from the gallery forest in the Center of Veracruz and on the eastern slopes of the Cofre de Perote volcano, Veracruz, Mexico. This species is related to *Hoffmannia cuneatissima* B. L. Robins.; however, the petioles and internodes of *H. arqueonervosa* are longer, leaves are glabrous and fruits are larger.

Key words: Rubiaceae, *Hoffmannia*, Cofre de Perote, new species.

Introducción

Hoffmannia Sw. es uno de los géneros grandes de la familia Rubiaceae (Hameliaceae), el cual contiene cerca de 100 especies (Burger y Taylor, 2012), distribuidas principalmente en la región neotropical desde el oeste de las Indias hasta México y Sudamérica (Borhidi, 2006; Burger y Taylor, 1993; Dwyer, 1980; González y Poveda, 2004); la mayor parte de estas especies se encuentra en las áreas montañosas del sur de México y en América Central (Taylor y Gereau, 2011; Williams, 1973). Este género está representado en México por 34 especies de arbustos y hierbas (Borhidi, 2006), de las cuales cerca de 15 se encuentran en Veracruz. De éstas sólo *Hoffmannia cuneatissima* B. L. Robins. presenta algunas características morfológicas similares a *Hoffmannia arqueonervosa* Cast.-Campos (Cuadro 1).

En recientes exploraciones de inventarios florísticos en la vegetación del bosque mesófilo de montaña en el municipio de Coatepec, Veracruz, México, donde se han hecho colectas intensivas, se han registrado

especies raras y características del bosque mesófilo de montaña, como *Illicium floridanum* J. Ellis (Illiciaceae) y *Drymis granadensis* L. var. *mexicana* A. C. Smith (Winteraceae). También se han encontrado otras como *Piper xanthostachyum* C. DC. (Piperaceae) y *Ponthieva brenesii* Schltr. (Orchidaceae) que han sido nuevos registros para Veracruz (Castillo-Campos et al., 2009a), así como *Psychotria perotensis* Cast.-Campos y *Spathacanthus magdalenae* Cast.-Campos que son 2 especies nuevas (Castillo-Campos et al., 2009b; Castillo-Campos et al., 2013). En el bosque de la vegetación ribereña que se ha estado muestreando, realizamos colectas de individuos del género *Hoffmannia* que presentaron características morfológicas diferentes a las especies ya descritas. *Hoffmannia* es un género poco conocido, ya que en una misma población se puede presentar una variación sorprendente de sus diversos caracteres morfológicos, incluidos el tamaño y forma de sus hojas y el color de las flores, haciendo muy difícil la determinación de especies dentro del mismo grupo (Burger, 1999; Dwyer, 1969). Parte de esta variación se debe probablemente a los diferentes niveles de ploidía que se pueden presentar, particularmente a lo largo de un gradiente altitudinal (Kiehn, 1995). De las distintas especies descritas para el género *Hoffmannia*, *H.*

Recibido: 25 noviembre 2012; aceptado: 07 marzo 2013

Cuadro 1. Similitudes y diferencias en las características morfológicas de *Hoffmannia arqueonervosa* y *H. cuneatissima*

Caracteres		<i>Hoffmannia cuneatissima</i>	<i>Hoffmannia arqueonervosa</i>
Forma de vida	Altura máxima (m)	3-5	1.5-2.0
	Entrenudos (cm)	4-5	1.5-8.5
Hoja	Forma	Oblanceolada	Ovada-elíptica
	Pubescencia	Haz ligeramente pubescente, envés glabro	Ambas superficies glabras
	Longitud (cm)	10-16	9.0-17.8
	Ancho (cm)	3.0-4.5	4.8-10.5
	Ápice	Cortamente acuminado	Apiculado
	Base	Atenuada o aguda	Cuneada
	Pares de nervios	8-9	9-12
	Número de inflorescencias por nudo	4	2-7(-8)
Flores	Número de flores por inflorescencia	4-5	1-4(-5)
	Longitud de corola (mm)	4-5	7-11
	Longitud de filamentos de estambres (mm)	0.2	1-2
Pedicelo	Longitud (mm)	2-4	1-4
Fruto	Diámetro (mm)	5	6-11
	Color	Negro	Rojo o rosa

cuneatissima es la más relacionada a *H. arqueonervosa*. Sin embargo, las diferencias entre los 2 taxa son muy notables (Cuadro 1). Por lo tanto, consideramos que los ejemplares de *H. arqueonervosa* colectados recientemente en la vegetación ribereña del bosque mesófilo de montaña en las faldas del Cofre de Perote pertenecen a un taxón no descrito.

Descripción

Hoffmannia arqueonervosa Cast.-Campos, sp. nov. Tipo: **México.** Veracruz: municipio de Coatepec, Piedras Blancas, al suroeste de Rancho Viejo, en las faldas orientales del volcán Cofre de Perote, vegetación riparia, alt. 1 666 m, 8 marzo, 2012. G. Castillo C. et al. 27221 (Holotipo, XAL; isotipos, MEXU, ENCB) (Figs. 1, 2).

Frutex ramis juvenilibus succulentis, folia glabra ovata ad elliptica, nervis 9-12 paribus; inflorescentiae cymosae 2-7(8) per nudum, floribus 1-4(5) per axillam luteis, cum roseo suffusis. H. arqueonervosa Cast.-Campos *affinis* sed *H. cuneatissima* B. L. Robins. *foliis oblanceolatis cum nervis 8-9 paribus, inflorescentiis 4 per nudum, floribus 4-5 per axillam et frutibus nigris, differt.*

Planta arbustiva de 1.5-2 m de alto, tallo erecto de 1.4 cm de diámetro en la base, fisurado, leñoso, ramas jóvenes succulentas, glabras, lustrosas, corrugadas al secarse, entrenudos de 1.5-8.5 cm de longitud. Hojas opuestas,

ascendentes; pecíolo de 2.5-9.8 cm de longitud, de 0.8-3.0 mm de grueso, glabro, en ocasiones ligeramente estrigoso, corrugados al secarse, frecuentemente lenticelados; lámina ovada, elíptica, de 9.0-17.2 cm de longitud, de 4.8-10.5 cm de ancho, haz glabro, ligeramente lustroso, a menudo lenticelado, verde intenso, envés glabro, verde pálido, esparcidamente lenticelado, lustroso, muy poco estrigoso en el nervio central, a veces en los nervios laterales, el margen entero, el ápice apiculado, la base cuneada a redondeada, la nervación broquidódroma; los nervios laterales 9-12 pares; estípulas interpeciolares, caducas, triangulares, succulentas, de 1.2-2.1 mm de longitud, de 1 mm de ancho en la base, estrigosas. Inflorescencia axilar, cimosa, de 2.0-2.8 cm de longitud, de 1.8-2.0 cm de ancho, 2-7(-8) inflorescencias por nudo, flores de 1-4(-5) flores por racimo; pedúnculos de 0.7-1.5 cm de longitud, de 0.2 mm de grueso; pedicelos de 1-4 mm de longitud, de 2 mm de grueso, glabros; cáliz 4-lobado, lóbulo triangular, carnoso, de 0.4-1.1 mm de longitud, de 0.41 mm de ancho en la base; tubo de la corola de 2-4 mm de longitud, de 1.0-1.2 mm de ancho; corola de 7-11 mm de longitud, glabra externa e internamente, los lóbulos 4, en ocasiones 3, lanceolados, de 4.5-8.2 mm de longitud, de 2 mm de ancho en la base, amarillos, matizados de rosa; los estambres 3-4, apendiculares, interlobulares, de 5-6 mm de longitud; anteras, de 4-5 mm de longitud, de 0.4-1.0 mm de ancho, glabras, filamento de 1-2 mm de longitud; estilo de 10-11

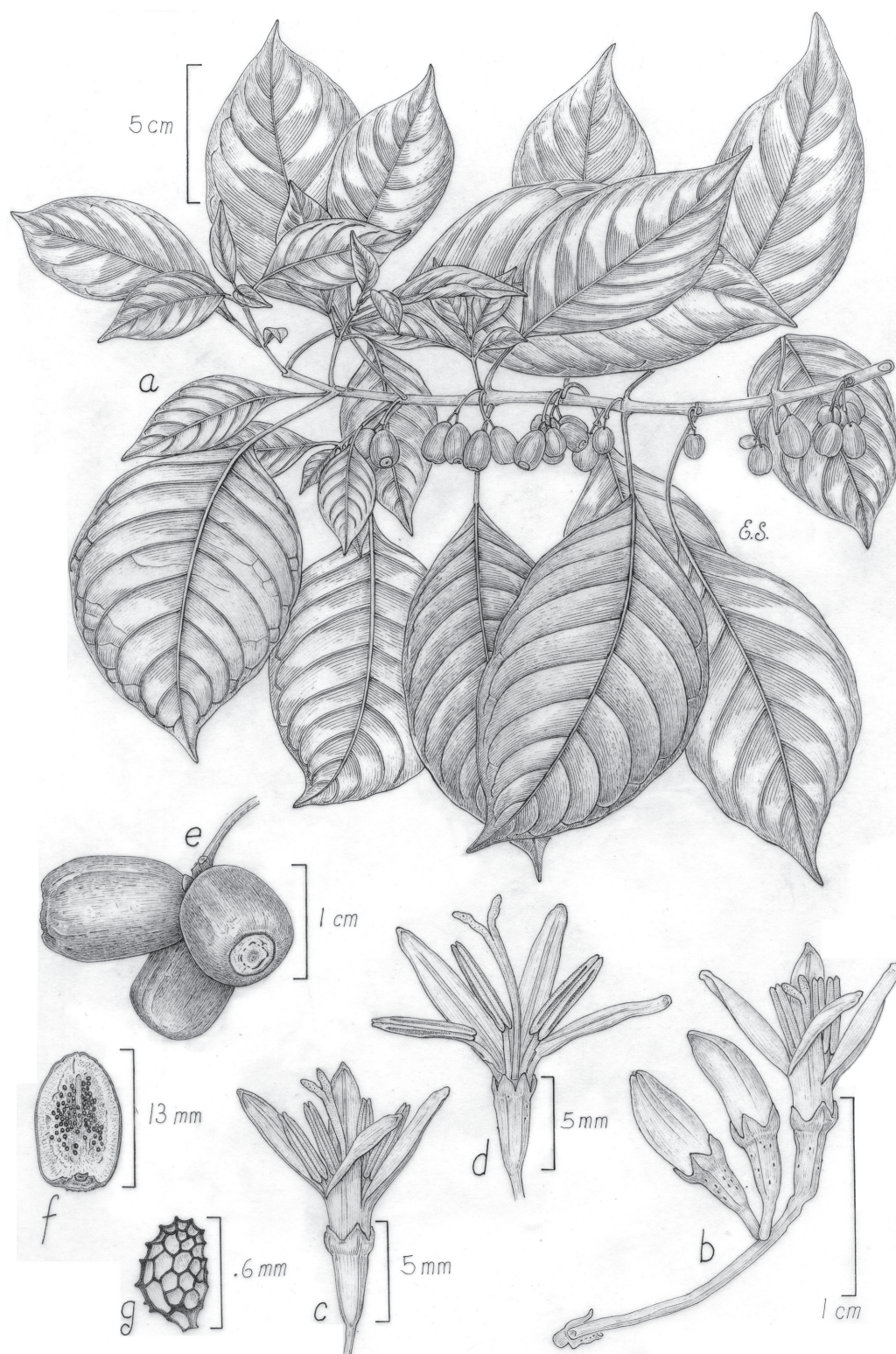


Figura 1. *Hoffmannia arqueonervosa*. a, rama con frutos; b, inflorescencia; c, flor con 4 pétalos; d, flor con 3 pétalos; e, frutos; f, fruto con semillas; g, semilla. Ilustración elaborada por Edmundo Saavedra de los ejemplares G. Castillo-Campos et al. 27221; G. Castillo-Campos y J. G. García F. 27453 depositados en el herbario XAL y de las fotos incluidas en la figura 2.

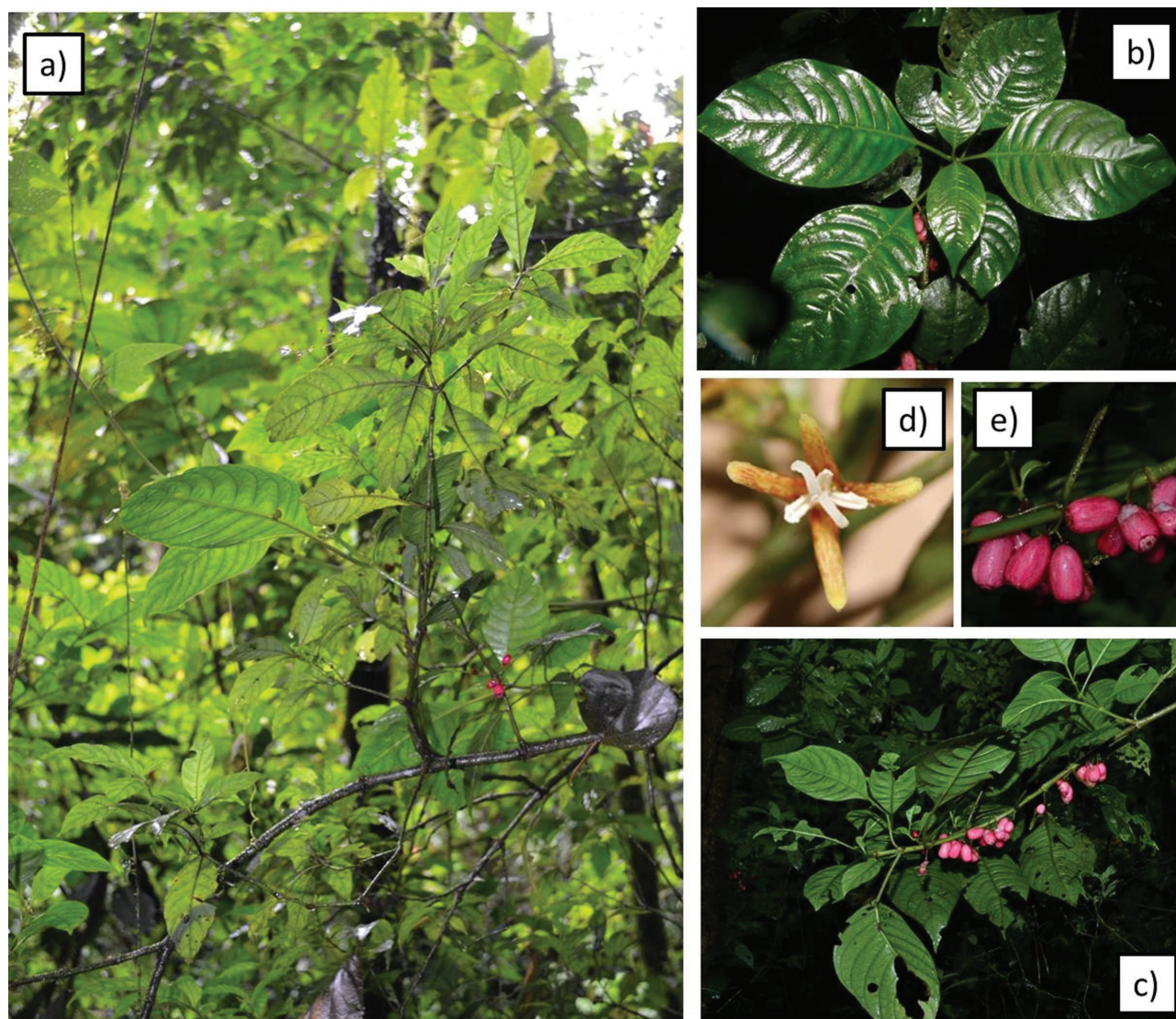


Figura 2. Fotografías que muestran diferentes estructuras de *Hoffmannia arqueonervosa* Cast.-Campos. a, rama; b, haz de las hojas mostrando las nervaduras; c, envés de las hojas mostrando la nervadura y el arreglo de los frutos en la rama; d, flor; e, frutos. Fotografías tomadas por el primer autor y por J. G. García F.

mm de longitud, de 0.1 mm de grueso; estigma bifurcado, de 3-4 mm de longitud, de 2.1 mm de ancho, lóbulos, de 2.0-2.5 mm de longitud, generalmente retrorsos cuando están bien desarrollados; ovario 4-acostillado, de 2.4-3.8 mm de longitud, glabro. Fruto cilíndrico, ocasionalmente globoso, rojo o rosa, glabro, lustroso, de 0.9-1.7 cm de longitud, de 0.6-1.1 cm de ancho; semillas numerosas, de forma irregular, pardas, reticuladas, de 0.4-0.6 mm de longitud, de 0.3-0.4 mm de ancho. Todas las medidas de las estructuras morfológicas de este taxa se realizaron con material fresco.

Resumen taxonómico

Ejemplares examinados. Municipio de Coatepec, Piedras blancas, aproximadamente 5 km al suroeste de Rancho Viejo, en las faldas orientales del volcán Cofre de Perote, A. P. Bautista 8 (XAL); G. Castillo-Campos y J. G. García-Franco 27453 (XAL).

Fenología. *H. arqueonervosa* florece de febrero a abril cuando disminuye la precipitación y fructifica de agosto-septiembre, cuando se incrementan las lluvias.

Hábitat. *H. arqueonervosa* es una especie escasa en el estrato arbustivo de la vegetación ribereña en la localidad de Piedras Blancas, que aún se encuentra en buen estado de conservación. El sitio tiene un clima templado húmedo, el

más cálido de los templados, con temperatura media anual mayor a 18° C y una precipitación total anual de 1 490.5 mm, que se presenta durante todo el año, concentrándose entre los meses de junio a septiembre (García, 1988; Zamora y Castillo-Campos, 1997). En la vegetación ribereña que limita con el bosque mesófilo de montaña *sensu* Rzedowski (1978), se asocia en el estrato arbóreo principalmente con *Alchornea latifolia* Sw., *Bernardia interrupta* (Schltdl.) Müll. Arg., *Clethra mexicana* D. C., *Cinnamomum effusum* (Meisn.) Kosterm., *Meliosma alba* (Schltdl.) Walp., *Myriocarpa longipes* Liebm. y *Guarea glabra* Vahl. En el estrato arbustivo los taxa más comunes son: *Deppea grandiflora* Schltdl., *Hoffmannia psychotriifolia* (Benth.) Griseb., *Hoffmannia excelsa* (Kunth) K. Schum., *Messenia deppeana* (Schltdl. y Cham.) Hanst., *Parathesis melanosticta* (Schltdl.) Hemsl. y *Phenax urticifolius* (Poir.) Wedd. El estrato herbáceo está caracterizado por una diversidad de helechos entre los que destacan *Arachniodes denticulata* (Sw.) Ching, *Asplenium auriculatum* (Thunb.) Kuhn y *Blechnum falciforme* (Liebm.) C. Chr.

Distribución. A pesar de amplios recorridos por otras áreas de la vegetación ribereña en Veracruz, los ejemplares que se han recolectado hasta el momento, restringen la distribución de la nueva especie a la vegetación ribereña de las faldas orientales del volcán Cofre de Perote en el centro del estado de Veracruz. Por lo tanto, es probable que esta especie sea endémica de ese lugar.

Etimología. El epíteto hace referencia a la forma arqueada de la nerviación del envés de la lámina de las hojas.

Comentarios taxonómicos. En el estado de Veracruz se conocen cerca de 15 especies del género *Hoffmannia*; entre éstas, la que presenta mayor similitud con *H. arqueonervosa*, es *H. cuneatissima* (Cuadro 1). Sin embargo, *H. arqueonervosa* difiere de la anterior por presentar entrenudos, pecíolos, corola y filamentos de los estambres más largos, hojas ovada-elípticas, glabras, frutos rojos o rosas (Cuadro 1). Por su parte, *H. cuneatissima* presenta entrenudos, pecíolos más cortos y hojas oblanceoladas con el haz ligeramente pubescente y frutos negros (Cuadro 1). *H. cuneatissima* es endémica a México, distribuida por el Pacífico desde Sinaloa hasta Guerrero y Morelos (Borhidi 2006) y recientemente registrada para el norte de Veracruz.

Agradecimientos

Al Dr. J. Rzedowski por la traducción en latín y sus atinados comentarios, a E. Saavedra por la elaboración de la ilustración y a A. Hernández por su apoyo de campo. A los curadores de los herbarios MEXU, ENCB y XAL (Instituto de Biología, UNAM, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN e Instituto de Ecología, A.

C, Xalapa, Veracruz), respectivamente, por permitirnos revisar las colecciones. Este trabajo se desarrolló con el apoyo de la Sep y el Conacyt (Núm. 1001542), y del Instituto de Ecología, A. C. (902-10/134 GCC; 2011/10-144 JGGF; 2011/10-516 MLM).

Literatura citada

- Borhidi, A. 2006. Rubiaceas de México. Academiai Kiado, Budapest. 512 p.
- Burger, W. C. 1999. Two new species of *Hoffmannia* (Rubiaceae) from Panama, with remarks on the circumscription of Mesoamerican species of the genus. *Novon* 9:13-17.
- Burger, W. C. y C. M. Taylor. 1993. Flora Costaricensis. Family No. 202 Rubiaceae. *Fieldiana Botany* 33:1-333.
- Burger, W. C. y Taylor C. M. 2012. *Hoffmannia* Sw. In Rubiaceae a Verbenaceae G. M. Davidse, S. M. Sousa, S. Knapp y F. Chiang (eds.). *Flora Mesoamericana* 4:1-533.
- Castillo-Campos, G., J. G. García-Franco, K. Mehltreter y M. L. Martínez. 2009a. Registros nuevos de *Ponthieva brenesii* (Orchidaceae) y *Piper xanthostachyum* (Piperaceae) para el estado de Veracruz, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:565-569.
- Castillo-Campos, G., K. Mehltreter, J. G. García-Franco y M. L. Martínez. 2009b. *Psychotria perotensis* (Rubiaceae, Psychotrieae), a new species from the montane cloud forest in Veracruz, Mexico. *Novon* 19:426-431.
- Castillo-Campos, G., J. G. García-Franco y M. L. Martínez. 2013. *Spathacanthus magdalenae* sp. nov. (Acanthaceae), a new riparian forest species of Veracruz. *Nordic Journal of Botany* 31:449-452.
- Dwyer, J. D. 1969. The genus *Hoffmannia* (Rubiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 56:269-286.
- Dwyer, J. D. 1980. Rubiaceae. In *Flora of Panama*, R. E. Woodson y R. E. Schery (eds.). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 67:1-522.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de Köppen. Offset Larios, México, D. F. 252 p.
- González, A. L. y L. Poveda A. 2004. *Hoffmannia stephaniae* (Rubiaceae), una nueva especie de Costa Rica. *Lankesteriana* 4:183-185.
- Kiehn, M. 1995. Chromosome survey of the Rubiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82:398-408.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 383 p.
- Taylor, C. M. y R. E. Gereau. 2011. Rubiacearum americanarum magna hama pars XXVI: new species of *Hoffmannia* (Hamelieae) and more comments on the genus. *Novon* 21:94-117.
- Williams, L. 1973. *Hoffmannia* from Mexico and Central America. *Fieldiana (Botany)* 36:51-60.
- Zamora, C. P. y G. Castillo-Campos. 1997. Vegetación y flora del municipio de Tlalnelhuayocan, Veracruz. *Universidad Veracruzana, Xalapa*. 88 p.



Larval trematodes of *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) in a ricefield in Corrientes Province, Argentina

Tremátodos larvales de *Biomphalaria straminea* (Mollusca: Planorbidae) en una arrocería en la provincia de Corrientes, Argentina

María Virginia Fernández¹✉, Mónica Inés Hamann¹ and Margarita Ostrowski-de Núñez²

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro de Ecología Aplicada del Litoral, Ruta 5 Km 2.5, W 3400 AMD, Corrientes, Argentina.

²Laboratorio de Helmintología, Departamento de Biodiversidad y Biología Experimental, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Ciudad Universitaria, Pabellón II, 1428 EGA Buenos Aires, Argentina.

✉ mvirginiafernandez@yahoo.com.ar

Abstract. A total of 3 494 snails from *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) were collected from December 2010 to May 2011, in a ricefield in Corrientes province, Argentina, and 5 species of larval trematodes belonging to Strigeidae (*Furcocercaria* sp. XIV, *Furcocercaria* sp. XV, *Furcocercaria* sp. XVI), Diplostomidae (*Furcocercaria* sp. XVII) and Schistosomatidae (*Furcocercaria* sp. XVIII) found in 115 snails (3.29%) are described. Prevalence of infection ranged between 0.11% (e.g., *Furcocercaria* sp. XVIII) and 4.22% (e.g., *Furcocercaria* sp. XVI) in the snails examined. *Furcocercaria* sp. XIV, *Furcocercaria* sp. XV and *Furcocercaria* sp. XVI were the most common species present in nearly all months of the sampling period, whereas *Furcocercaria* sp. XVII and *Furcocercaria* sp. XVIII were rarer species. Infection rates of most larval digeneans were highest in March. The species of furcocercariae in *B. straminea* from the agricultural habitat described in the present study are now added to the 4 species of furcocercariae already reported for the region from the genus *Biomphalaria*.

Key words: Digenea, freshwater snails, larval stages, agricultural habitat, Argentina.

Resumen. Un total de 3 494 caracoles de *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) fueron recolectados desde diciembre de 2010 a mayo de 2011 en una arrocería en la provincia de Corrientes, Argentina y 5 especies (*Furcocercaria* sp. XIV, *Furcocercaria* sp. XV, *Furcocercaria* sp. XVI, *Furcocercaria* sp. XVII y *Furcocercaria* sp. XVIII) encontradas en 115 caracoles (3.29 %) se describieron. La prevalencia de infección varió entre 0.11 % (*Furcocercaria* sp. XVIII) y 4.22 % (*Furcocercaria* sp. XVI) en los caracoles examinados. *Furcocercaria* sp. XIV, *Furcocercaria* sp. XV y *Furcocercaria* sp. XVI fueron las especies más comunes presentes en casi todos los meses del periodo de muestreo, mientras que *Furcocercaria* sp. XVII y *Furcocercaria* sp. XVIII fueron las especies más raras. Las tasas de infección de la mayoría de los digeneos larvales fueron altas en marzo. Las especies de furcocercarias descritas en el presente estudio en *B. straminea* de un hábitat agrícola, se suman a las 4 especies de furcocercarias reportadas en la región para el género *Biomphalaria*.

Palabras clave: Digenea, caracoles de agua dulce, estadios larvales, hábitat agrícola, Argentina.

Introduction

In South America, some snail species of the genus *Biomphalaria* Preston, 1910, such as *B. glabrata* (Say, 1818), *B. straminea* (Dunker, 1848), *B. tenagophila* (D'Orbigny, 1835), *B. peregrina* (D'Orbigny, 1835) are of public health importance due to their role as potential vectors of *Schistosoma mansoni* Sambon, 1913. Brazil is the most affected country in the Americas, with 4-6

million infected persons (Lambertucci, 2010). In recent years, the geographical range of the endemic areas of schistosomiasis in this country has been expanding, reaching its southernmost transmission focus in Rio Grande Do Sul State (Graeff-Teixeira et al., 1999, 2004), adjacent to northeastern Argentina. The presence of this parasite has not yet been reported in our country, although 2 of the natural vectors in Brazil, the snails *B. tenagophila* and *B. straminea*, are common in areas at risk of infection (Rumi et al., 2008).

Studies about the fauna of larval trematodes in planorbid molluscs (*B. occidentalis* Paraense, 1981, *B.*

Recibido: 03 octubre 2012; aceptado: 21 febrero 2013

tenagophila, *B. orbignyi* Paraense, 1975, *B. peregrina* and *B. straminea*) have been carried out in natural environments of Corrientes province, Argentina (Ostrowski-de Núñez et al., 1990, 1991, 1997; Hamann et al., 1991), but there is little information concerning agroecosystems with alternating periods of desiccation and flooding, such as ricefields (Rumi and Hamann, 1990). These environments provide favorable conditions for the development of dense populations of planorbid, which in turn are important from a health perspective for being in direct contact with humans (Rumi, 1986). Additionally, Corrientes province, with more than half of its cultivated area occupied by rice crops, is the main rice producer of Argentina (Aacrea, 2003). Therefore, it is important to obtain information on the larval trematode species that infect snails of the genus *Biomphalaria*, before the possible introduction of *S. mansoni* in the area. Furthermore, *B. straminea* is widely distributed in northeastern Argentina (Rumi, 1991; Rumi et al., 2008). The main goals of this study are to describe the larval trematodes found in *B. straminea* collected in a ricefield of Corrientes province, Argentina, and to determine the prevalence of larval infection.

Materials and methods

Study area. The study site was an agricultural area of 25 ha, with 4 cultivated rice parcels connected or associated to the Paraná river basin, located approximately 30 km south from Corrientes city, in Corrientes province, Argentina (27°40'23.5" S, 58°48'21.6" W). During the sampling months, December 2010 to May 2011, water depth ranged between 5 and 10 cm in the cultivated parcels, and between 10 and 50 cm in the irrigation canals. Water temperature ranged between 17° C (May 2011) and 28° C (February 2011). Table 1 shows data of monthly temperature and precipitation for this period.

In the initial phase of flooding, no vegetation was observed in the irrigation canals; later on, the predominant hydrophilic vegetation consisted of *Sagittaria montevidensis* Cham. and Schlecht, *Ludwigia peploides* (Kunt) P. H. Raven, *Hydrocotyle ranunculoides* L. f., and *Limnobium* sp. During the months of sampling several waterfowl species were observed: *Egretta* sp., *Nomonyx*

dominicus Linnaeus, 1766, *Jacana jacana* Linnaeus, 1766, *Vanellus chilensis* Molina, 1782, *Himantopus mexicanus* Vieillot, 1817, *Aramus guarauna* Linnaeus, 1766, *Mycteria americana* Linnaeus, 1758, *Tringa flavipes* Gmelin, 1789 and *Plegadis chihi* Vieillot, 1817.

Sampling and laboratory procedure. Snails were collected during the flooding period, from the time of sowing to soon after harvesting of the rice, between December 2010 and May 2011. The samples were taken manually by 2 persons who sampled during 1.5 hours, from the cultivated parcels and irrigation canals, or using simple mesh nets, locally named "copos" (25 cm frame diameter). In the laboratory the snails were kept individually in vials with 20 ml of tap water, and were observed for the emergence of cercariae. Apparently uninfected snails were dissected to check for other larval intramolluscan stages (e.g. immature infections and metacercariae). Cercariae were studied alive, with and without vital dyes. Drawings were made using a camera lucida attached to a Carl Zeiss Jena microscope. Cercariae fixed in hot 4% formalin were preserved in vials with 70% ethanol, and deposited in the Helminthological Collection of the Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), Corrientes, Argentina. Photographs were taken with an Olympus DH10 camera mounted on an Olympus BH2 interference contrast microscope, and a Leica DFC 295 camera mounted on a Leica DM 2500 microscope. Specimens studied by scanning electron microscopy (SEM) were dehydrated in an ethanol series, dried using the critical point technique, coated with gold-palladium and examined with a Jeol 5800 LV Scanning Electron Microscope. Measurements of heat-killed and formalin-fixed specimens are expressed in micrometers (µm), with range followed by the mean in parentheses. The "open nomenclature" recommended by Odening (1971) was adopted for new species of cercariae.

To determine the second intermediate hosts, laboratory-reared *Cnesterodon* sp. and specimens of *Cheirodon piaba* Lütken, 1874 collected from an artificial tank were exposed to the emerged cercariae. The fish were maintained in small aquaria under controlled conditions until dissection, which was carried out 24-36 hours post-exposure (PE). Prevalence of infection was calculated according to Bush et al. (1997).

Table 1. Temperature (°C): minimum-maximum (mean ± standard deviation) and mean precipitation (mm) ± SD during a rice cultivation cycle in a ricefield of Corrientes province, Argentina

	December	January	February	March	May
Temperature	19.7-31.4 (25.4 ± 4.9)	22.1-33.3 (27.1 ± 4.1)	21.0-30.3 (25.4 ± 3.4)	19.5-30.5 (24.3 ± 4.5)	13.8-23.4 (18.1 ± 4.4)
Precipitation	12.9 ± 13.4	16.1 ± 16.4	17.9 ± 24.2	7.9 ± 12.2	6.2 ± 7.8

Results

Furcocercaria sp. XIV (Figs. 1a-c).

Measurements based on 10 specimens. Body 103-140 (122) long by 34-57 (48) wide, and anterior organ 27-34 (30) long by 23-32 (34) wide, covered with minute spines. Sensory hairs on body not observed. Ventral sucker post-equatorial, 20-25 (22) long by 20-25 (23) wide, with a circle of irregularly arranged spines surrounding its opening. Prepharynx absent, pharynx small, esophagus long, bifurcating short distance anterior to ventral sucker. Intestinal ceca long, septated into 5 cells, reaching near excretory vesicle. Four pairs of coarsely granulated penetration glands, situated one behind the other, latero-posterior to ventral sucker. Excretory system with small excretory vesicle, 4 pairs of flame cells in body and one pair in tail stem. Flame cell formula: $2([1+1] + [1+1] + 1) = 10$. Excretory duct passing through tail stem, bifurcating at caudal fork, opening on each furca near its end. Tail stem 119-142 (126) long by 32-46 (39) wide, without caudal bodies, but with tegumental spines, and 6 pairs of sensory hairs: 2 pairs on each margin near body, 2 pairs in the middle, and 2 pairs near furcae. Furcae 128-158 (141) long, each with 2 rows of minute spines and 2 short marginal sensory hairs, one on proximal and one on distal end.

At resting position, the body and tail stem are kept straight, with the furcae spread at a small angle. Cercariae emerge from sporocysts. In some cases metacercariae of normal *Tetracotyle* form were observed encysted in their own sporocysts; cysts round-oval of 182-210 (192)/ 130-143 (134) with thick double wall.

Taxonomic summary

Prevalence: 1.45, December 2010; 0.44, January; 0.11, March 2011.

Accession number: CECOAL 11020201.

Remarks. *Furcocercaria* sp. XIV shows characteristics typical of the genus *Strigea* regarding the number and position of penetration glands, the flame-cell formula, and the morphology of cysts (*Tetracotyle*). It is similar to *Furcocercaria* sp. XIII (aff. *Strigea* sp.) Ostrowski-de Núñez et al., 1997 from *B. tenagophila* and *B. orbingyi* of San Roque, Corrientes, Argentina, and to *Furcocercaria* sp. V Ostrowski-de Núñez, 1977 from *B. peregrina* of Luján River, Buenos Aires, Argentina, regarding the number and position of penetration glands, flame cell formula, and the presence of encysted metacercariae in their own sporocysts; but they differ by having sensory hairs on the body, larger body size, smaller penetration glands and different resting position. Furthermore, *Furcocercaria* sp. XIII has unpigmented eyespots and fewer sensory hairs on the tail stem, and in *Furcocercaria* sp. V, supernumerary

flame cells were observed; these features were not present in *Furcocercaria* sp. XIV.

Furcocercaria sp. XV (Figs. 1d-f).

Measurements based on 15 specimens. Body 110-152 (130) long by 53-82 (66) wide, and anterior organ 35-45 (41) long by 24-40 (33) wide, covered with minute spines; one pair of sensory hairs on lateral margins of body at level of excretory vesicle. Ventral sucker 28-31 (29) long by 30-36 (32) wide, situated somewhat posterior to middle of body, with more than 2 alternating circles of spines surrounding its opening. Prepharynx present, pharynx small, esophagus long. Intestinal ceca small, septated into 5 cells, extending until anterior border of ventral sucker. Four pairs of large, coarsely granulated penetration glands, situated one behind the other, latero-posterior to ventral sucker. Excretory system with small Y-shaped excretory vesicle, 5 pairs of flame cells in the body, and 2 pairs in the tail stem. Flame cell formula: $2([2 + 1] + [2] + 2) = 14$. Excretory duct passing through tail stem, bifurcating at caudal fork, opening on each furca about midway down its length. Tail stem 143-259 (163) long by 39-53 (49) wide, without spines nor caudal bodies, and with 6 pairs of sensory hairs on lateral margins, 2 pairs near body, 2 pairs in the middle, and 2 pairs near furcae. Furcae 163-202 (183) long, with 4 rows of minute spines.

At resting position body and tail stem are maintained straight, and furcae spread at an angle of more than 90°.

Taxonomic summary

Prevalence: 1.94, December 2010; 0.89, January; 0.65, February; 2.85, March; 0.17, May 2011.

Accession number: CECOAL 11020202.

Remarks. This cercaria is similar to those of the genus *Strigea* by position and number of penetration glands but differs from them by the flame-cell formula, which in turn resembles that of *Alaria* (*Paralaria*) (flame cell formula $5+2=14$). *Furcocercaria* sp. VIII Ostrowski-de Núñez et al., 1997 from *B. orbigny* and *B. peregrina* of San Roque, Corrientes, Argentina, and *Furcocercaria* sp. I Ostrowski-de Núñez, 1972 from *B. peregrina* of Laguna de Monte, Buenos Aires, Argentina have the same number and position of penetration glands as the present cercaria, but differ by the presence of caudal bodies in the tail stem, unpigmented eyespots and fewer flame cells in the body, although 2 pairs of flame cells in the tail stem have been mentioned for *Furcocercaria* sp. I. Further, *Furcocercaria* sp. VIII is similar in body size, but possesses a higher number of sensory hairs on the body, a different resting position, and supernumerary flame cells.

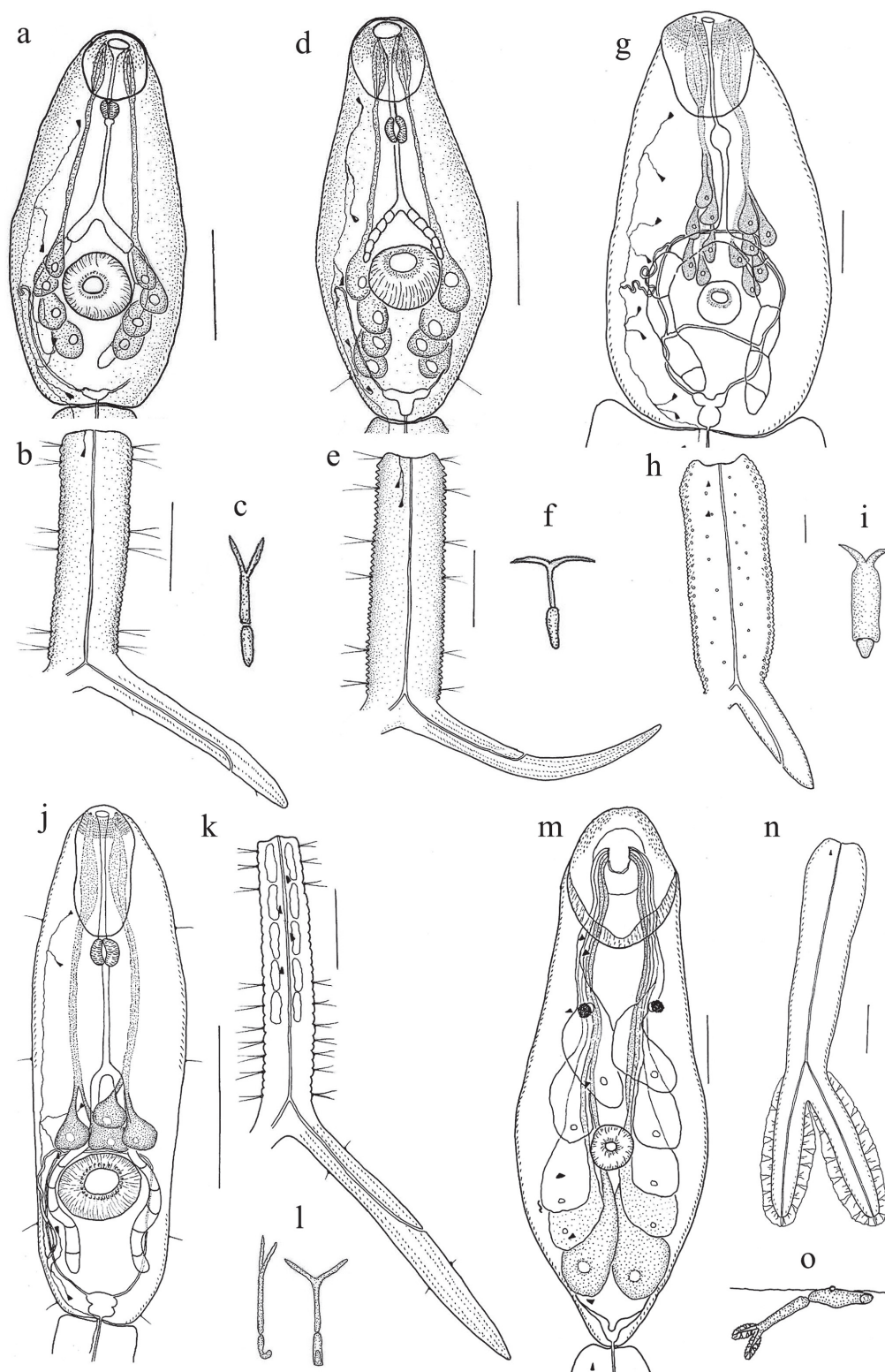


Figure 1. *Furcocercaria* sp. XIV: a, cercarial body; b, tail; c, resting position. *Furcocercaria* sp. XV: d, cercarial body; e, tail; f, resting position. *Furcocercaria* sp. XVI: g, cercarial body; h, tail; i, resting position. *Furocercaria* sp. XVII: j, cercarial body; k, tail; l, resting position. *Furocercaria* sp. XVIII: m, cercarial body; n, tail; o, resting position. Scale bars = 50 μ m.

***Furcocercaria* sp. XVI (Figs. 1g-i; 2a, d, e).**

Measurements based on 10 specimens. Body 174-222 (200) long by 90-120 (111) wide, tegument covered with large spines, 3-5 (4) long, except on anterior and posterior region of ventral sucker. Sensory hairs on body not observed. Anterior organ 46-57 (48) long by 34-44 (40) wide, densely covered with small spines. Ventral sucker small, post-equatorial, 21-25 (22) long by 21-23 (22) wide, with 2 alternating circles of spines surrounding its opening. Some sensorial papillae could be observed

anteriorly and posteriorly to ventral sucker. Pharynx inconspicuous, non-muscular. Esophagus long, bifurcation of intestine nearly mid-way between pharynx and ventral sucker. Intestinal ceca septated into 5 cells with yellow-orange content. Penetration glands difficult to distinguish, 6 pairs grouped in front of ventral sucker. Excretory system with small Y-shaped excretory vesicle, 8 pairs of flame cells in body, and 2 pairs in tail stem. Flame cell formula: $2([2+2]+[2+2]+2)=20$. Two transverse commissures present, one anterior and one posterior to ventral sucker.

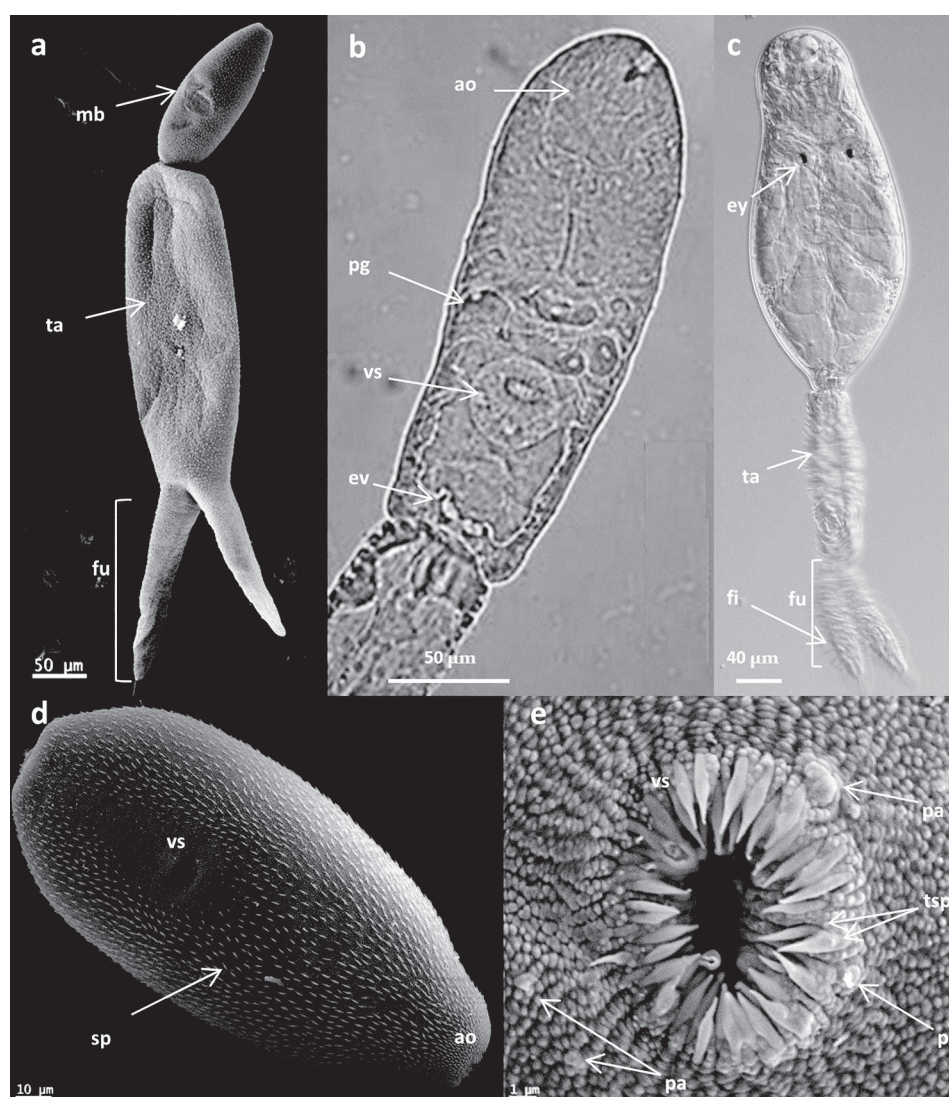


Figure 2. Scanning electron micrographs *Furcocercaria* sp. XVI: a), entire cercaria; d), cercarial body covered with larger spines; e), detail of the ventral sucker with 2 circles of spines surrounding its opening. Light micrographs *Furcocercaria* sp. XVII: b), cercarial body. Light micrographs using Nomarski interference-contrast (NIC) optics *Furcocercaria* sp. XVIII: c), entire cercaria. Abbreviations: mb, main body; ta, tail stem; fu, furcae; ao, anterior organ; pg, penetration glands; vs, ventral sucker; ev, excretory vesicle; ey, eyespots; fi, finfolds; sp, spines; tsp, 2 rows of spines; pa, papillae.

Excretory ducts passing through tail stem, opening on each furca somewhat posterior to mid-way down its length. Tail stem broader, 360-420 (388) long by 138-222 (173) wide, with spines, but without sensory hairs. Furcae small, 168-282 (218) long, with small spines.

At resting position the cercarial body is retracted into the proximal part of straight tail stem, the furcae spread at an angle of approximately 90°. Cercariae emerge from sporocysts preferentially between 7 am. and 15 pm.

Taxonomic summary

Prevalence: 1.45, February; 4.22, March; 1.32, May.

Accession number: CECOAL 11022103.

Remarks. These furcocercariae were exposed to *Cnesterodon* sp. and their ingestion was observed. The fish were dissected 36 hours PE, and larvae were found free in the body cavity, not yet encysted. The life cycle of a species with a similar cercaria, *Apharyngostrigea simplex*, was described by Ostrowski-de Núñez (1989), starting with adults from naturally infected *Egretta thula*. The cercariae were obtained by exposure of *B. straminea* to eggs present in the faeces of the infected bird; exposure of fish to these cercariae resulted in infection of the former with different free developmental stages and finally encysted metacercariae of the “tetracotyle” form in the body cavity, within 3 weeks. *Furcocercaria* sp. XVI differs from the cercariae of *A. simplex* by the absence of sensory hairs in the body and tail stem, and by its larger body, tail, furca and sucker.

***Furcocercaria* sp. XVII (Figs. 1 j-l; 2 b).**

Measurements based on 10 specimens. Body 154-172 (163) long by 25-41 (31) wide, covered with spines, except space between bifurcation of esophagus and ventral sucker. Four pairs of sensory hairs on lateral margins of body: one at level of anterior organ, one at cecal bifurcation, one at level posterior to ventral sucker and one at level of excretory vesicle. Anterior organ 34-41 (39) long by 16-21 (19) wide, with 7-9 irregular rows of spines. Ventral sucker post-equatorial, 18-21 (19) long by 18-21 (19) wide, with one circle of 21-27 hooks surrounding its opening. Prepharynx absent; pharynx muscular; esophagus long, bifurcating at mid-body. Intestinal ceca long, septated into 5 to 6 cells. Four pairs of finely granulated penetration glands, lying immediately in front of ventral sucker: 2 overlapping dorso-ventrally between the bifurcation of esophagus and ventral sucker, the other 2 lying one on either side of the former. Excretory system with small excretory vesicle, 6 pairs of flame cells in body and 2 pairs in tail stem. Flame cell formula: $2([2+2] + [2] + 2) = 16$. Two pairs of ciliary patches in common collecting ducts. Transverse commissure anterior to ventral sucker. Excretory ducts opening on the margin of each furca about midway down

its length. Tail stem 166-195 (180) long by 23-32 (28) wide, with 5 pairs of caudal bodies, and 10 pairs of sensory hairs on each side: 3 pairs near body, and 7 pairs near furcae. Furcae 177-209 (195) long, with 4 rows of minute spines and 2 pairs of short marginal sensory hairs.

At resting position the body is kept bent and the tail stem straight, with the furcae spread at an angle of about 90°.

Taxonomic summary

Prevalence: 1.02, March; 0.09, May.

Accession number: CECOAL 11031404.

Remarks. This cercaria penetrated experimentally in *Cheirodon piaba*, where it was visible by the sanguinolent traces in different parts of the body, especially intense in the head of the fish; 17-24 hours post-exposure the fish were dissected, showing many young metacercariae free in the brain and eyes. These metacercariae retained many features of the cercaria, such as similar size, presence of ventral sucker, penetration glands, intestinal ceca and excretory system.

The morphology of the present cercaria is similar to those of the genera *Tylodelphys* and *Austrodiplostomum*, e.g. *Furcocercaria* sp. A (cf. *Tylodelphys* sp.) Ostrowski-de Núñez and Quaggiotto, 1995, from *Chilina* sp. of Río Negro province, Argentina, regarding the flame cell formula, position and number of penetration glands, number of hooks in the ventral sucker, body spination, and resting position in the water, among other characteristics, but differs by having smaller body size, more numerous sensory hairs on the body, and in that its first intermediate host is a planorbid. *Furcocercaria* sp. XVII is also similar to the cercariae of *Austrodiplostomum mordax* Szidat and Nani, 1951 from *B. peregrina*, and of *A. compactum* (Lutz, 1928) from *B. prona* (Martens, 1873), but differs by having smaller body size, fewer sensory hairs on the body and the tail stem, and 21-27 vs 39-46 and 26-29 hooks, respectively, on the ventral sucker (Ostrowski-de Núñez, 1982). As well as *Furcocercaria* A, *Furcocercaria* sp. XVII penetrated experimentally in fishes, migrating to the same locations, the brain and eyes. Similarly, *A. mordax* metacercariae are found in the brain, but never in the eyes, and *A. compactum* metacercaria occur in the eyes, and more rarely in the brain (Ostrowski-de Núñez, 1982).

***Furcocercaria* sp. XVIII (Figs. 1 m-o; 2 c).**

Measurements based on 12 specimens. Body 264-312 (288) long by 114-132 (123) wide, and anterior organ 92-113 (103) long by 62-80 (74) wide, covered with minute spines. Posterior region of penetration organ muscular. Ventral sucker post-equatorial, 25-32 (29) long by 25-39 (33) wide, without spines surrounding its opening. Pigmented eyespots with lens present. Five pairs of large

penetration glands, grouped into 2 anterior pairs, very finely granulated, and 3 posterior pairs, more coarsely granulated, relative to ventral sucker. Excretory vesicle small, 7 pairs of flame cells in the body, and one pair in the tail stem. Flame cell formula: 2 ([4] + [3] + 1) = 16. A pair of ciliary patches in common collecting ducts. Caudal duct of excretory system opens on tip of each furca. Tail stem 192-258 (220) long by 36-48 (40) wide, with spines. Furcae 96-144 (123) long, with spines and undulating dorso-ventral finfold, extending along whole length of furca.

Cercariae emerge from sporocysts, preferentially between 7 am. and 7 pm. The cercariae have little movement; at resting position the body remains attached to the water surface by the ventral sucker, with the tail stem and furcae kept at approximately 45°.

Taxonomic summary

Prevalence: 0.11%, March.

Accession number: CECOAL 11031405.

Remarks. The pharynx, esophagus and intestinal ceca were not observed in the present cercaria; the intestinal tract is often poorly developed in this type of cercariae, and was possibly overlooked. Regarding the morphological characters (pigmented eyespots, anterior organ with a posterior muscular part, 5 pairs of penetration glands, small ventral sucker, spines on the body, dorso-ventral finfolds on the furcae) the present cercaria is similar to those of the family Schistosomatidae. Two schistosome cercariae have been described for Argentina that use planorbid snails as intermediate hosts: a), *Cercaria quequeni* Szidat, 1951 from *B. peregrina* of Quequen River, Buenos Aires province, Argentina, differs from the present cercaria by having non-pigmented eyespots, fewer flame cells (4+1), the 2 anterior pairs of penetration glands are more coarsely granulated, while the 3 posterior pairs are finely granulated, the ventral sucker is nearly equatorial, spines are only present in the anterior region of the tail stem, it has a smaller body and larger tail stem, and a different resting position; b), *Cercaria planorbicola* Szidat and C. de Szidat, 1960 from *B. peregrina* of Quequen River, Buenos Aires province, Argentina, is similar to *Furcocercaria* sp. XVIII by having pigmented eyespots with lens, the 3 anterior pairs of penetration glands more finely and the posterior glands more coarsely granulated, and a similar resting position, but differs by the absence of spines in the body, smaller body and furcae sizes and larger tail stem, it is noted that flame cells were not observed in this cercaria.

Prevalence of larval trematode infections

A total of 3 494 snails were examined, of which 115 (3.29 %) were infected with furcocercariae. Prevalence of

infection of the different cercariae, and sample size for each month are shown in figure 3. Prevalence of infection ranged between 0.11% (*Furcocercaria* sp. XVIII) and 4.22% (*Furcocercaria* sp. XVI). *Furcocercaria* sp. XIV, *Furcocercaria* sp. XV and *Furcocercaria* sp. XVI were the most common species present in nearly all months sampled, while *Furcocercaria* sp. XVII and *Furcocercaria* sp. XVIII were rarer species. Occurrence of all the species described was recorded in March, when peaks in infection prevalence were also recorded for most samples (*Furcocercaria* sp. XV, *Furcocercaria* sp. XVI and *Furcocercaria* sp. XVII); only *Furcocercaria* sp. XIV peaked in December.

Discussion

Previous studies of furcocercariae in different planorbid snails have been performed in non-agricultural habitats of northeastern Argentina (Ostrowski-de Núñez et al., 1990, 1991, 1997; Hamann et al. 1991, 1993). The present study described 5 furcocercariae parasitizing *B. straminea* in an agricultural habitat, which can now be added to the 4 species of furcocercariae reported for the genus *Biomphalaria* in the region. Furthermore, *Furcocercaria* sp. XVIII is the third species of *Schistosomatidae* reported to be using planorbid snails as intermediate hosts in Argentina, along with *Cercaria quequeni* and *Cercaria planorbicola*. These species are particularly noteworthy as they are potential producers of cercarial dermatitis after recurrent exposures to cercariae (Ostrowski-de Núñez, 1978).

The prevalence of the different furcocercariae was generally low (0.11-4.22%); this result agrees with those reported in several studies of the prevalence of cercariae from field collections (Anderson and May, 1979; Brockelman et al., 1986; Lawmbo, 1988; Ostrowski-de Núñez et al., 1990, 1991, 1997; Väyrynen, 2000). In turn, the prevalence level seems to be related with the size of the samples: when the number of snails collected is high, the prevalence of infection is relatively low, and vice versa (Ewers, 1964; Ostrowski-de Núñez et al., 1991). In the present study the number of snails collected was generally high, increasing with each month sampled, while the prevalence did not exceed 5% for each furcocercaria.

The life cycles and definitive hosts of the cercariae described herein are not known. The definitive hosts for *Furcocercaria* sp. XV, *Furcocercaria* sp. XVI, and *Furcocercaria* sp. XVIII are possibly birds, according to similar furcocercariae for which life cycles are known. In the case of *Furcocercaria* sp. XIV, mammals may also act as definitive hosts (Ostrowski-de Núñez, 1977; Ostrowski-de Núñez, 1989; Yamaguti, 1975). Additionally, rice fields provide an excellent habitat for aquatic birds, which was

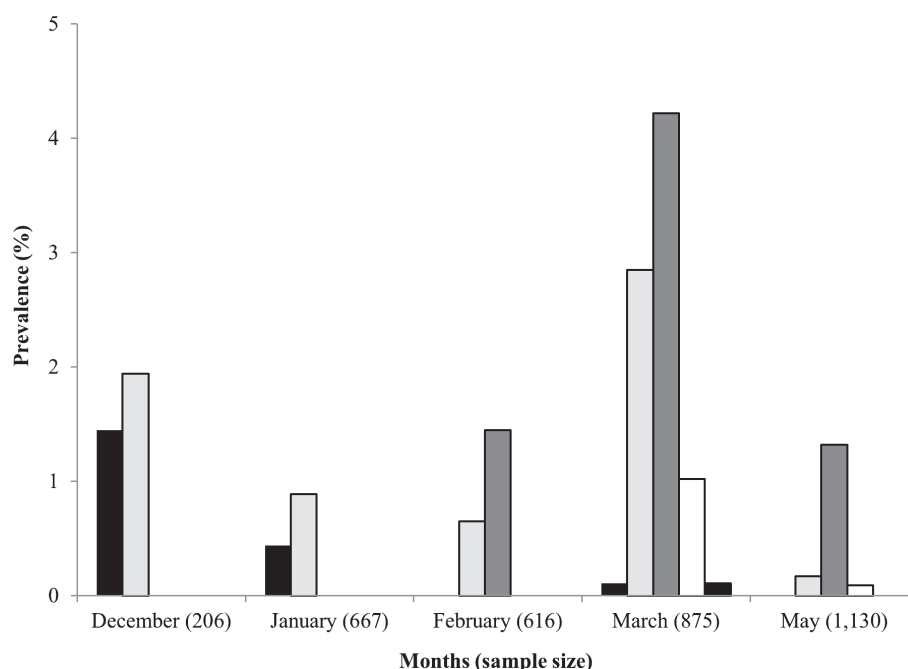


Figure 3. Monthly prevalence of infection of the larval trematodes in *B. straminea* during a rice cultivation cycle (December 2010 - May 2011). ■ - *Furcocercaria* sp. XIV, □ - *Furcocercaria* sp. XV, ■ - *Furcocercaria* sp. XVI, □ - *Furcocercaria* sp. XVII, ■ - *Furcocercaria* sp. XVIII.

reflected in the number of species recorded during the sampling.

Due to the importance of *B. straminea* as an intermediate host of *S. mansoni*, the study of larval trematodes in agricultural habitats should be encouraged in order to obtain further information about species that may affect the interaction between *S. mansoni* and its host (Spatz et al., 2012).

Literature cited

- Aacrea (Asociación argentina de consorcios regionales de experimentación agrícola). 2003. «Agro alimentos Argentinos». Trabajo de Compilación y Análisis de Información realizado por el área de economía de Aacrea. Buenos Aires. 271 p.
- Anderson, R. M. and R. M. May. 1979. Prevalence of schistosome infections within molluscan populations: observed patterns and theoretical predictions. *Parasitology* 79:63-94.
- Brokelman, W. Y., E. S. Upatham, V. Viyanant, S. Ardsungnoen and R. Chantanawat. 1986. Field studies on the transmission of the human liver fluke, *Opisthorchis viverrini*, in northeast Thailand: population changes of the snail intermediate host. *International Journal of Parasitology* 16:545-552.
- Bush, A. J., K. D. Lafferty, J. M. Lotz and A. W. Shostak. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83:575-583.
- Ewers, W. H. 1964. The influence of the density of snails on the incidence of larval trematodes. *Parasitology* 17:141-313.
- Graeff-Teixeira, C., C. B. Anjos, V. C. Oliveira, C. E. P. Velloso, M. B. S. Fonseca, C. Valar, C. Moraes, C. Garrido and R. S. Amaral. 1999. Identification of a transmission focus of *Schistosoma mansoni* in the southernmost Brazilian state, Rio Grande do Sul, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94:9-10.
- Graeff-Teixeira, C., C. Valar, C. K. de Moraes, A. Mostardeiro Salvany, C. de Ornellas Brum, R. Lucyk Maurer, R. Ben, L. B. L. F. Mardini, M. Bañolas Jobim and R. Santos Do Amaral. 2004. The initial epidemiological studies in the low endemicity schistosomiasis area in esteio, Rio Grande do Sul, the southernmost Brazilian State, 1997 to 2000. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 99:73-78.
- Hamann, M. I., A. Rumi and M. Ostrowski-de Núñez. 1991. Potenciales vectores de esquistosomiasis y trematodes asociados en ambientes urbanos y suburbanos del Chaco, Argentina. Primeros resultados. *Biología Acuática* 15:254-255.
- Hamann, M., A. Rumi and M. Ostrowski-de Núñez. 1993. Aspectos biológicos sobre los parásitos y la dinámica poblacional de *Drepanotrema* spp. (Molusca, Planorbidae) en un biotopo léntico del nordeste argentino. *Ambiente Subtropical* 3:19-38.
- Lambertucci, J. R. 2010. Acute schistosomiasis mansoni: revisited and reconsidered. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 105:422-435.

- Lawmbo, N. J. S. 1988. Transmission of urinary schistosomiasis in Sukumaland, Tanzania. I. Snails infection rates and incidence of infection in school children. *Journal of Helminthology* 62:213-217.
- Odening, K. 1971. Perspektiven der Cercarienforschung. *Parasitologische Schriftenreihe* 21:11-205.
- Ostrowski-de Núñez, M. 1972. Fauna de agua dulce de la republica argentina. I. Anotaciones sobre furcocercarias. *Neotrópica* 18:137-140.
- Ostrowski-de Núñez, M. 1977. Fauna de agua dulce de la republica argentina. VIII. Furcocercarias (Trematoda) nuevas de moluscos de las familias Planorbidae y Ancyliidae. *Physis* 37:117-125.
- Ostrowski-de Núñez, M. 1978. Fauna de agua dulce de la republica argentina. VII. Cercarias de la familia Schistosomatidae (Trematoda, Digenea). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Parasitología* 2:65-76.
- Ostrowski-de Núñez, M. 1982. Die Entwicklungszyklen von *Diplostomum* (*Autrodiplostomum*) *compactum* (Lutz, 1928) Dubois, 1970 und *D. (A.) mordax* (Szidat und Nani, 1951) n.comb. in Südamerika. *Zoologischer Anzeiger* 5:393-404.
- Ostrowski-de Núñez, M. 1989. The life history of a Trematode, *Apharyngostrigea simplex* (Johnston 1904), from the Ardeid bird *Egretta thula* in Argentina. *Zoologischer Anzeiger* 5:322-336.
- Ostrowski-de Núñez, M., M. I. Hamann and A. Rumi. 1990. Larval trematodes of *Shistosoma mansonii* transmitting snails, *Biomphalaria* spp., in northeastern Argentina. *Acta Parasitológica Polónica* 35:85-96.
- Ostrowski-de Núñez, M., M. I. Hamann and A. Rumi. 1991. Population dynamics of planorbid snails from a lentic biotope in northeastern Argentina. Larval trematodes of *Biomphalaria occidentalis* and analysis of their prevalence and seasonality. *Acta Parasitológica Polónica* 36:159-166.
- Ostrowski-de Núñez, M. and A. Quaggiotto. 1995. Trematodes larvales (Digenea) de las familias Diplostomidae, Strigeidae y Echinostomatidae en la Región Patagónica Argentina. *Boletín Chileno de Parasitología* 50:28-33.
- Ostrowski-de Núñez, M., M. I. Hamann and A. Rumi. 1997. Estudios de trematodes larvales en *Biomphalaria* spp. (Mollusca, Planorbidae) de la localidad de San Roque, provincia de Corrientes, Argentina. *Physis* 54:7-15.
- Rumi, A. 1986. Estudio morfológico, taxonómico y bio-ecológico de los planorbidos argentinos. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Argentina. 208 p.
- Rumi, A. 1991. La Familia Planorbidae Rafinesque, 1815 en la República Argentina. *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina* 15:1-51.
- Rumi, A. and M. Hamann. 1990. Potential schistosome-vector snails and associated trematodes in ricefields of Corrientes, Argentina. Preliminary results. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 85:321-328.
- Rumi, A., D. E. Gutiérrez, V. Núñez and G. A. Darrigran. 2008. Malacología latinoamericana. Moluscos de agua dulce de Argentina. *Revista de Biología Tropical* 56:77-111.
- Spatz, L., S. M. Gonzalez Cappa, and M. Ostrowski-de Núñez. 2012. Susceptibility of wild populations of *Biomphalaria* spp. from neotropical South America to *Schistosoma mansonii* and interference of *Zygocotyle lunata*. *Journal of Parasitology* 98:1291-1295.
- Szidat, L. 1951. Cercarias schistosomicas y dermatitis schistosomica humana en la República Argentina. *Comunicaciones Museo Argentino de Ciencias Naturales Zoología* 2:129-150.
- Szidat, L. and C. de Szidat. 1960. Eine neue Dermatitis-erregende Cercarie der Trematoden Familie Schistosomatidae aus *Tropicorbis peregrinus* (d'Orbigny) des Río Quequén. *Z. f. Parasitenkunde* 20:359-367.
- Väyrynen, T., R. Siddall, E. T. Valtonen and J. Taskinen. 2000. Patterns of trematodes parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. *Annales Zoologici Fennici* 37:189-199.
- Yamaguti, S. 1975. A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates. Kyoto, Japan. 590 p.



Lista sistemática de la malacofauna terrestre del municipio de Atoyac, Veracruz

Systematic checklist of the terrestrial malacofauna from Atoyac, Veracruz

Victoria Araiza¹ y Edna Naranjo-García^{2✉}

¹Departamento de Zoología, Laboratorio de Variación Biológica y Evolución, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Plan de Ayala esq. Prolongación de Carpio s/n, Col. Casco de Santo Tomás, 11340 México, D. F., México.

²Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Avenida Universidad 3000, 04510 México, D. F., México.

✉ naranjo@unam.mx

Resumen. Estudios previos sobre la diversidad de gasterópodos del municipio de Atoyac demostraron la presencia de 37 especies de gasterópodos terrestres. Sin embargo, debido a la desaparición del paisaje natural por el incremento en los últimos años de cultivos cafeteros y cañeros en el municipio y a la falta en México de los ejemplares referidos en los diferentes estudios, se hace interesante documentar la diversidad actual del municipio empleando técnicas de colecta dirigidas al estudio de la malacofauna terrestre, por lo que se visitaron 21 localidades del municipio de Atoyac en los años 2007 y 2008. Se registraron 57 especies y 21 subespecies de gasterópodos terrestres distribuidos en 19 familias. Las familias más diversas son Spiraxidae con 17 especies, Subulinidae (11), Euconulidae (8), Helicinidae (7) y Orthalicidae (6). Las especies con más amplia distribución son *Hawaiiia minuscula minuscula*, *Helicina (Tristamia) zephyrina zephyrina*, *Schasicheila (Atoyac) alata* y *Leptopeas micra*. Se incrementa la malacofauna conocida para el municipio en 21 especies, 10 subespecies y 7 familias; 5 especies *Pyrgodomus simpsoni*, *Pupisoma dioscoricola*, *Salasiella camerata*, *Pseudosubulina minuta* y *Punctum minutissimum* se registran por primera vez para el estado de Veracruz y 7 son posibles nuevas especies para la ciencia.

Palabras clave: elenco de Mollusca, biodiversidad, macromoluscos, micromoluscos, México.

Abstract. Previous studies about the gastropod diversity of Atoyac, demonstrated the presence of 37 terrestrial gastropods species. However, due to the disappearance of the natural landscape due to the increase in recent years of coffee and cane crops in the municipality and the lack in Mexico of specimens reported in those studies, it is interesting to document the actual diversity of the municipality, using collecting techniques directed to the study of the terrestrial malacofauna, so 21 localities were visited in Atoyac, Veracruz in 2007 and 2008. Fifty seven species, 21 subspecies and 19 families of terrestrial gastropods were found. The families with the largest number of species are Spiraxidae (with 17 species), Subulinidae (11), Euconulidae (8), Helicinidae (7) and Orthalicidae (6). The species with the widest distributions are: *Hawaiiia minuscula minuscula*, *Helicina (Tristamia) zephyrina zephyrina*, *Schasicheila (Atoyac) alata* and *Leptopeas micra*. The malacofauna known in Atoyac increases in 21 species, 10 subspecies and 7 families; 5 species *Pyrgodomus simpsoni*, *Pupisoma dioscoricola*, *Salasiella camerata*, *Pseudosubulina minuta* and *Punctum minutissimum* are registered for the first time for Veracruz and 7 are possible new species.

Key words: Mollusca suite, biodiversity, macromolluscs, micromolluscs, Mexico.

Introducción

El conocimiento sobre los moluscos terrestres en el municipio de Atoyac, Veracruz hasta el presente, en general, se deriva de recolectas realizadas por naturalistas europeos y estadounidenses entre 1870 y 1926, como parte de exploraciones a México, Centro y Sudamérica. Fischer y Crosse (1870-1902) registraron las primeras 4 especies en

Atoyac; seguidas por 17 especies reconocidas por Martens (1890-1901). Posteriormente, Pilsbry (1899) registró 3 especies. Más tarde Baker (1926), bajo los auspicios del Dr. Bryant Walker de la Universidad de Michigan recolectó en Veracruz; Córdoba y los alrededores del pueblo de Atoyac; Puebla, Distrito Federal y en Yucatán (Baker, 1928). Los hallazgos sobre moluscos de Atoyac los registra en 4 publicaciones. En la contribución de 1928, Baker registra 9 especies; 4 especies en 1930; 6 especies en 1940 y 4 especies en 1941; Solem (1955, 1956) continúa con el estudio del material recolectado en 1926 por H.

Recibido: 05 septiembre 2012; aceptado: 30 marzo 2013

B. Baker, registrando la especie *Drymaeus sulphureus* (Pfeiffer, 1856) en 1955 y *Aperostoma mexicanum salleanum* (Martens, 1865) en 1956. Correa-Sandoval et al. (2007) recopilaron los registros mencionados en los trabajos de Baker, finalmente Thompson (2008, 2011) en su lista anotada compendia la información de los registros para México y América Central. En total se conocen 11 publicaciones sobre moluscos terrestres que incluyen registros para el municipio de Atoyac, Veracruz. Esta contribución aborda la biodiversidad de la malacofauna terrestre hallada en la actualidad en el municipio.

La sierra de Atoyac se encuentra ubicada en la zona central y montañosa del estado de Veracruz (Fig. 1; 18°55' N, 96°46' O). Está constituida por cerros de topografía cárstica y posee una altitud que varía de los 350 a los 950 m (Acevedo y Castillo, 1987). Chiang (1970) registró para esta zona encinar de *Quercus oleoides* y selva mediana subperennifolia de *Brosimum alicastrum*. De las observaciones realizadas en el campo es evidente que la vegetación ha sido modificada, en la actualidad encontramos plantaciones de caña, café, plátano y limón.

El clima es del tipo Aw tropical húmedo con lluvias en verano, temperatura media anual de 26° C, con lluvias abundantes en junio y septiembre. Su precipitación media anual es de 3 200 mm (Centro Nacional de Estudios Municipales, 1988).

Materiales y métodos

Se realizaron 4 salidas de campo a 21 localidades (Apéndice 1), en marzo de 2007 y septiembre, noviembre y diciembre de 2008. La recolección de ejemplares se realizó: a) manualmente, realizando búsquedas de 15 min a 1 h para encontrar el máximo de especies grandes según las recomendaciones de Kerney y Cameron (1979); y b) la recolección de los ejemplares pequeños menores a 5 mm se realizó trazando un cuadro de 1 m², según Pérez et al. (1994), el cual se subdividió en cuadrantes de 20 × 20 cm tomando al azar muestras de humus y hojarasca, estas muestras se tamizaron y revisaron en el laboratorio. También se trazaron cuadros de 25 × 25 cm y se tomó toda la hojarasca y humus dentro de él, de acuerdo con el

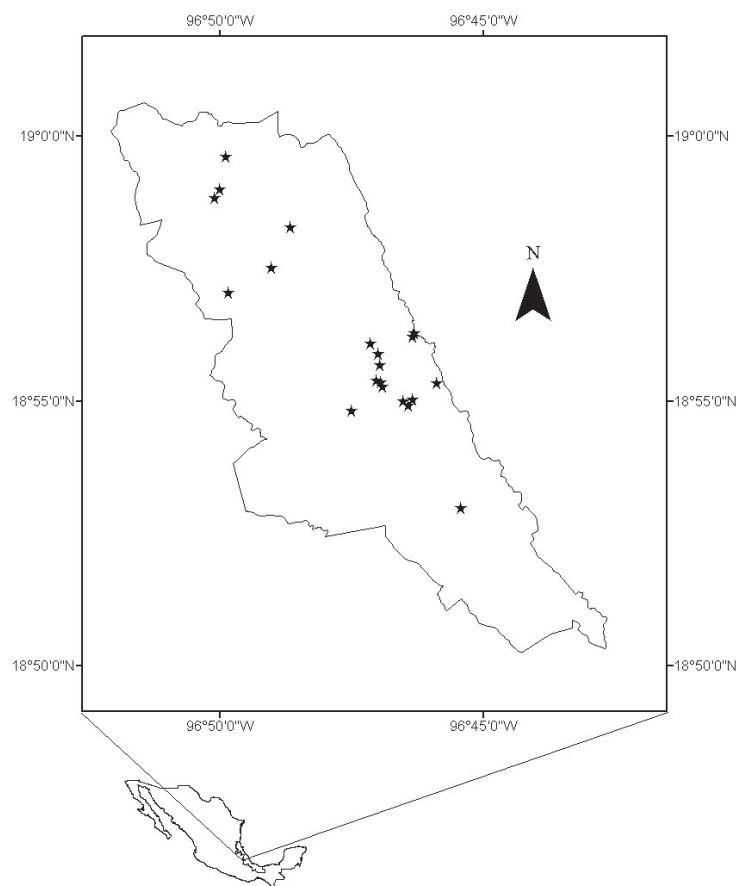


Figura 1. Ubicación del municipio de Atoyac, Veracruz y localidades visitadas.

método propuesto por Naranjo-García y Gómez (2004) y se utilizaron pinzas largas para la recolecta de la hojarasca del dosel (Naranjo-García y Gómez, 2004).

Los animales se relajaron sumergiéndolos en un recipiente con agua hervida fría agregando mentol o una pizca de tabaco y se conservaron en alcohol al 70%, o cuando la muestra era mayor, otra parte se conservó en alcohol al 95%. El listado taxonómico de las especies presentes en el municipio de Atoyac, Veracruz sigue el ordenamiento de Thompson (2008, 2011).

Los ejemplares recolectados están depositados en la Colección Nacional de Moluscos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y en la Colección Conquiliológica de Referencia del Laboratorio de Arqueozoología M. en C. Ticul Álvarez Solórzano del Instituto Nacional de Antropología e Historia.

Resultados

Se recolectaron un total de 1 998 ejemplares (Apéndice 2) encontrándose 57 especies de gasterópodos terrestres y 21 subespecies distribuidos en 19 familias, 19 taxones se identificaron hasta género, de éstos 7 son posibles nuevas especies; además, se obtuvieron 2 ejemplares juveniles de la familia Veronicellidae. La familia más numerosa fue Spiraxidae con 17 especies. Le siguieron Subulinidae con 11, Euconulidae con 8, Helicinidae con 7 y Orthalicidae con 6.

Las especies y subespecies encontradas en el mayor número de localidades fueron *Hawaiiia minuscula minuscula* (14), *Helicina (Tristamia) zephyrina zephyrina*, *Schasicheila (Atoyac) alata* y *Leptopeas micra* en 12, y *Chondropoma (Chondropomium) cordovanum* en 11; además, 25 especies se registraron en una sola localidad (Apéndice 2). Las localidades con mayor número de especies fueron la 16 y la 1 (Manzanillo y Boca del Monte, con 32 especies), la número 2 (Palmera, con 25) y la 13 (Nacimiento Chiquihuite, con 21).

Las posibles nuevas especies pertenecen a los géneros *Leptinaria* (con 4 posibles especies), *Cecilioides* (2) y *Pallifera* (1). Los ejemplares obtenidos de ellas son conchas, insuficientes para su descripción, pues hace falta el cuerpo del animal.

Discusión

En este estudio se recolectaron 7 especies y 3 subespecies, 12.82% de la recolecta total, pertenecientes a 3 familias de la subclase Prosobranchia, de las 7 familias de este grupo conocidas en el país. Los prosobranquios parecen preferir las áreas más tropicales y húmedas (Naranjo-García y Fahy, 2010) como es el caso de Atoyac.

Mientras que se obtuvieron 50 especies y 18 subespecies (87.17%) integrantes de 16 familias de la subclase Pulmonata (Apéndice 2), casi el 50% de las familias en esta subclase conocidas en México (41 familias) (Naranjo-García, 2003).

Un ejemplar de *Schasicheila (Atoyac) alata* (Pfeiffer, 1849) y un ejemplar de la familia Veronicellidae fueron colectados vivos en la hojarasca del dosel de los árboles, en un día lluvioso durante el mes de septiembre de 2008, ambas especies fueron colectadas también en la hojarasca del suelo, podemos inferir que habiendo suficiente humedad los moluscos se desplazan por su entorno con toda libertad así se les puede ver en el suelo o en el dosel (Naranjo-García, 2003).

Helicina (Tristamia) zephyrina zephyrina (macromolusco) y *H. minuscula* (micromolusco) fueron las especies más frecuentes en este municipio. Las especies poco frecuentes recolectadas en una localidad y en número pequeño o un sólo ejemplar son 15 (Apéndice 2). En la localidad 6 (La Esperanza) *H. zephyrina zephyrina* se come las hojas del árbol de limón (*Citrus limon* Köhler, 1897) y se encuentra ampliamente distribuida por los terrenos de cultivo; sin embargo, los campesinos no han notado efectos del caracol sobre las plantas.

En el área de Atoyac, Veracruz se habían registrado un total de 37 especies de gasterópodos terrestres en los trabajos de Fischer y Crosse (1870-1902), Martens (1890-1901), Baker (1928, 1930, 1940, 1941) y Solem (1955, 1956). Las especies registradas en dichos trabajos son macromoluscos con excepción de *Miradiscops puncticipitis*, *Habroconus elegantulus* y *H. selenkai* (Cuadro 1). En el municipio de Atoyac se exploraron 21 localidades donde se encontró casi el doble de gasterópodos terrestres registrados con anterioridad en el área; además, se registran posibles nuevas especies pertenecientes a los géneros *Leptinaria*, *Cecilioides* y *Pallifera*.

En el país el género *Cecilioides* está representado por 2 especies en 2 subgéneros: *Cecilioides (Karolus) consobrinus primus* y *C. (Caecilianopsis) jod* (Thompson, 2008, 2011). La única diferencia entre ambas especies es la microscópica estriación en espiral que presenta *C. jod* (Pilsbry, 1909-1910), no habiendo otra diferencia es posible que se trate de la misma especie. En este estudio se encontraron ejemplares que difieren de la descripción dada para *C. (Karolus) consobrinus primus* y para *C. jod*, en tamaño, forma y escultura. Ya que sólo se recolectaron conchas de estos ejemplares, se agruparon en 2 posibles nuevas especies. Otro hecho interesante sobre *C. (K.) consobrinus primus* y *C. (C.) jod* es la diferencia en su distribución en el país. *Cecilioides (K.) consobrinus primus* está distribuida ampliamente en la vertiente del golfo de México y en el norte de la vertiente del Pacífico

Cuadro 1. Especies registradas por autor y año para el área de Atoyac, Veracruz. *Especie o subespecie no encontrada en este estudio

		<i>Baker</i>				<i>Fischer y Crosse</i>	<i>Martens</i>	<i>Pilsbry</i>	<i>Solem</i>
Familia	1928	1930	1940	1941	1870-1902	1890-1901	1899	1955	1956
HELICINIDAE									
<i>Helicina delicatula</i> Shuttleworth, 1852	X				X	X			
<i>Helicina flavida</i> Menke, 1828					X	X			
<i>Helicina fragilis elata</i> Shuttleworth, 1852	X								
* <i>Helicina notata</i> Pfeiffer, 1856					X	X			
<i>H. zephyrina</i> Duclos, 1833	X								
<i>Lucidella lirata</i> (Pfeiffer, 1847)	X								
<i>Schasicheila alata</i> (Pfeiffer, 1849)	X				X	X			
* <i>Schasicheila fragilis</i> Pilsbry, 1899	X								
* <i>Pyrgodomus microdina abdita</i> Baker, 1928	X								
NEOCYCLOTIDAE									
* <i>Aperostoma mexicanum mexicanum</i> (Menke, 1830)									X
<i>Aperostoma mexicanum salleanum</i> (Martens, 1865)	X					X			
ANNULARIIDAE									
<i>Chondropoma cordovanum</i> Pfeiffer, 1856	X					X			
ORTHALICIDAE									
<i>Orthalicus princeps</i> (Broderip, 1833)						X	X		
<i>Bulimulus coriaceus</i> (Pfeiffer, 1856)						X			
<i>Drymaeus attenuatus</i> (Pfeiffer, 1851)						X			
* <i>Drymaeus attenuatus varicosus</i> (Pfeiffer, 1851)						X			
<i>Drymaeus droueti</i> (Pfeiffer, 1856)						X	X		
* <i>Drymaeus emeus</i> (Say, 1829)						X			
<i>Drymaeus sulphureus</i> (Pfeiffer, 1856)						X	X	X	
UROCOPTIDAE									
<i>Eucalodium speciosum minimum</i> Martens, 1897						X			
<i>Microceramus mexicanus</i> (Martens, 1897)						X			
SUBULINIDAE									
* <i>Lamellaxis martensi</i> (Pfeiffer, 1856)			X						
<i>Lamellaxis martensi modestus</i> Strebel, 1882			X						

Cuadro 1. Continúa

<i>Beckianum beckianum</i> (Pfeiffer, 1846)	X		
SPIRAXIDAE			
* <i>Euglandina candida</i> (Shuttleworth, 1852)		X	
* <i>Varicoglandina stigmatica</i> (Shuttleworth, 1852)		X	X
<i>Guillarmodia pupa</i> (Baker, 1941)		X	
* <i>Salasiella joaquinae</i> Strebel, 1877			X
* <i>Streptostyla plicatula</i> Strebel, 1877		X	
* <i>Pseudosubulina costata</i> (Baker, 1939)	X		
<i>Volutaxis (Volutaxis) sulciferus atoyacensis</i> (Baker, 1940)	X		
* <i>Volutaxis sulciferus sulciferus</i> (Morelet, 1851)	X		
SCOLODONTIDAE			
* <i>Miradiscops puncticipitis</i> (Pilsbry, 1926)	X		
EUCONULIDAE			
* <i>Habroconus elegantulus</i> (Pilsbry, 1919)	X		
<i>Habroconus selenkai</i> (Pfeiffer, 1866)	X		
ZONITIDAE			
* <i>Patulopsis veracruzensis veracruzensis</i> (Pfeiffer, 1856)	X		
XANTHONYCHIDAE			
* <i>Trichodiscina cordovana</i> (Pfeiffer, 1858)			X

(Naranjo-García y Fahy, 2010), mientras *C. jod* se conoce exclusivamente de la localidad tipo en Tamaulipas (Pilsbry, 1907).

Pallifera es el único género de la familia Philomycidae localizado hasta ahora en México. En el estado de Veracruz se reconocen 2 especies *Pallifera costaricensis crosseana* y *P. sallei* (Crosse y Fischer, 1869), Baker (1930) discute su gran variación a nivel de especie, por lo que es necesario un estudio detallado que incluya la anatomía para confirmar la especie registrada en Atoyac.

Diecinueve de las 37 especies registradas por Fischer y Crosse (1870-1902), Martens (1890-1901), Baker (1928, 1930, 1940, 1941) y Solem (1955, 1956) fueron encontradas al realizar este estudio. Baker (1928, 1930, 1940, 1941) recolectó 18 especies en un sitio escarpado, al lado izquierdo de las cascadas de Atoyac, con una altitud

de 441 m. La localidad de la presente contribución más cercana a las cascadas visitadas por Baker (1928), es la 15 (Grutas), donde se hallaron 12 de las 18 registradas por este autor (Cuadro 1).

En este estudio se registran por primera vez para Veracruz *Pyrgodomus simpsoni*, *Pupisoma dioscoricola*, *Salasiella camerata*, *Pseudosubulina minuta* y *Punctum minutissimum*. Respecto al municipio de Atoyac 21 especies, 10 subespecies y 7 familias (Apéndice 2) son nuevos hallazgos. Con los registros en el pasado en las obras mencionadas y este trabajo suman en total 70 especies y 26 subespecies halladas en el municipio de Atoyac.

Del total de ejemplares encontrados en el área de estudio 877 (43.89%) son micromoluscos (23 especies y 8 subespecies), las cuales corresponden al 54.83% de los nuevos registros.

Agradecimientos

Agradecemos al Instituto de Biología por el financiamiento parcial de las salidas de campo; así como al Instituto Nacional de Antropología e Historia y a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional, por financiar la otra parte de las salidas al campo. Agradecemos ampliamente su colaboración y apoyo en la recolecta en el campo a: Mario Valencia, Carlos Jiménez, Perla Imelda García, Inés Gómez, Iván Alarcón Durán, Adolfo Ibarra, Emilio de Jesús Vega y Rosa María Rosales.

Literatura citada

- Acevedo, R. y G. Castillo. 1987. Vegetación de la sierra de Atoyac, Veracruz, México. In X Congreso Mexicano de Botánica. 27 de septiembre-3 de octubre, Guadalajara, Jalisco, México. 278 p.
- Baker, H. B. 1928. Mexican mollusks collected for Dr. Bryant Walker in 1926, I. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 193:1-65.
- Baker, H. B. 1930. Mexican mollusks collected for Dr. Bryant Walker in 1926, II. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 220:1-45.
- Baker, H. B. 1940. Mexican Subulinidae and Spiraxidae with new species of *Spiraxis*. The Nautilus 53:89-94.
- Baker, H. B. 1941. Outline of American Oleacinidae and new species from Mexico. The Nautilus 55:51-61.
- Centro Nacional de Estudios Municipales. 1988. Enciclopedia de los municipios de México. Los municipios de Veracruz. Secretaría de Gobernación, vol. 29. Talleres Gráficos de la Nación. México, D. F. 535 p.
- Chiang, F. 1970. La vegetación de Córdoba, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 37 p.
- Correa-Sandoval, A., N. E. Strenth y M. C. Salazar-Rodríguez. 2007. Zoogeografía de los gasterópodos terrestres del sur de Nuevo León. Acta Zoológica Mexicana 23:143-162.
- Fischer, P. y H. Crosse. 1870-1902. Mission Scientifique au Mexique et dans L'Amérique Centrale. Études sur les mollusques terrestres et fluviatiles du Mexique et du Guatemala, París. Part I: 1-702. Part II: 1-731.
- Kerney, M. P. y R. A. Cameron. 1979. A Field guide to the land snails of Britain and north-west Europe. Collins, Londres. 288 p.
- Martens, E. Von. 1890-1901. Biologia Centrali-Americana. Land and freshwater mollusca. Taylor and Francis, London. 706 p.
- Naranjo-García, E. 2003. Moluscos continentales de México: terrestres. Revista de Biología Tropical 51:483-493.
- Naranjo-García, E. y C. Gómez-Espinosa. 2004. Moluscos. In Técnicas de muestreo para manejadores de recursos naturales, F. Bautista, H. Delfin y J. L. Palacio (eds.). Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 211-233.
- Naranjo-García, E. y N. E. Fahy. 2010. The lesser families of Mexican terrestrial molluscs. American Malacological Bulletin 28:59-80.
- Pérez, A. M., J. C. Villaseca y N. Zione. 1994. Composición, estructura y algunos aspectos del nicho ecológico en las comunidades de moluscos terrestres de cuatro formaciones vegetales del Jardín Botánico Nacional de Cuba. Revista de Biología Tropical 12:143-160.
- Pilsbry, H. A. 1899. Bulimulidae. Manual of Conchology: structural and systematic, with illustrations of the species. Serie 2, vol. II. Academy of Natural Sciences, Philadelphia. 258 p.
- Pilsbry, H. A. 1907. Descriptions of new Mexican land shells. The Nautilus 21:26-29.
- Pilsbry, H. A. 1909-1910. *Caecilioides*, *Glessula* and *Partulidae*. Manual of Conchology: structural and systematic, with illustrations of the species. Serie 2, vol. XX. Academy of Natural Sciences, Philadelphia. 336 p.
- Solem, A. 1955. Mexican mollusks collected for Dr. Bryant Walker in 1926. XI *Drymaeus*. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan 566:1-20.
- Solem, A. 1956. The helicoid cyclophorid mollusks of Mexico. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 108:41-59.
- Thompson, F. G. 2008. An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of Mexico and Central America. 903 p. http://www.flmnh.ufl.edu/malacology/mexico-central_america_snail_checklist; última consulta: 10.I.2013.
- Thompson, F. G. 2011. An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of Mexico and Central America. Florida Museum of Natural History Bulletin 50:1-299.

Apéndice 1. Localidades visitadas en el Municipio de Atoyac, Veracruz.

<i>Localidades</i>	<i>Posición</i>	<i>Altitud</i>	<i>Fecha de colecta</i>
1. Boca del Monte, 1.1 km N, 0.5 km E del palacio municipal de Atoyac.	18°55'21" N, 96°46'56.6" O	589 m	marzo 2007 septiembre 2008
2. Palmera, 0.2 km N, 0.6 km E por el sendero a un lado de la antigua estación de ferrocarril de Atoyac.	18°55'1.1" N, 96°46'20" O	420 m	marzo 2007
3. Santa Elena, 0.1 km S, 1.15 km O del palacio municipal de Atoyac.	18°54'49.1" N, 96°47'29.3" O	457 m	marzo 2007 noviembre 2008
4. Boca del Monte (jardín), a 500 m de la primaria Emiliano Zapata con dirección a la carretera a Paso del Macho.	18°55'22.8" N, 96°47'01.0" O	549 m	septiembre 2008
5. Casa abandonada, a 300 m de la antigua estación de ferrocarril.	18°54'55.1" N, 96°46'24.7" O	453 m	septiembre 2008
6. La Esperanza, a 10 km de Potrero.	18°52'58.9" N, 96°45'26.0" O	736 m	septiembre 2008
7. Túneles, 0.9 km N del palacio municipal de Atoyac.	18°55'20" N, 96°45'52.4" O	467 m	septiembre 2008
8. Camino a Vara Negra, 1 km N del jardín de Boca del Monte.	18°55'40.9" N, 96°46'57.6" O	601 m	septiembre 2008
9. Cruce Vara Negra, 1 km N del jardín de Boca del Monte.	18°55'53.0" N, 96°46'59" O	607 m	septiembre 2008
10. Vara Negra, 2 km N de Boca del Monte.	18°56'04.8" N, 96°47'08.2" O	622 m	septiembre 2008
11. Entrada a Boca del Monte, sobre la carretera a Paso del Macho.	18°54'59.8" N, 96°46'30.7" O	461 m	septiembre 2008
12. Rancho Mota, 1.5 km S del palacio municipal del pueblo Atoyac.	18°54'48.44" N, 96°47'3.04" O	464 m	noviembre 2008
13. Nacimiento Chiquihuite, 3 km N del palacio municipal de Atoyac, carretera a Paso del Macho.	18°56'12.82" N, 96°46'20.18" O	461 m	noviembre 2008
14. Arroyo Canaletas, 3.5 km N del palacio municipal de Atoyac por la carretera a Paso del Macho.	18°56'17.16" N, 96°46'18.19" O	449 m	noviembre 2008
15. Grutas, 0.9 km N, 1.5 km E por la avenida del ferrocarril del pueblo Atoyac rumbo a Paso del Macho.	18°55'16" N, 96°45'54" O	441 m	noviembre 2008
16. Manzanillo, 27 km de Atoyac por la carretera Córdoba-Atoyac, desviación a Manzanillo en el km 10.	18°57'02.11" N, 96°49'49.27" O	871 m	noviembre 2008
17. Progreso, 82 km del pueblo Atoyac por la carretera Córdoba-Atoyac, desviación a Manzanillo.	18°59'36.5" N, 96°49'52.81" O	1 038 m	diciembre 2008
18. La Aurora, 76 km del palacio municipal por la carretera Córdoba-Atoyac, desviación a Manzanillo.	18°58'59.85" N, 96°50'00.05" O	1 094 m	diciembre 2008
19. Colonia Guadalupe, 40 km de Atoyac por la carretera Córdoba-Atoyac, desviación a Manzanillo.	18°58'50.13" N, 96°50'05.72" O	1 098 m	diciembre 2008
20. La Charca, 10 km N de Manzanillo	18°58'16.22" N, 96°48'39.59" O	823 m	diciembre 2008
21. El Mirador, a 4 km N de Manzanillo	18°57'31.04" N, 96°49'00.72" O	978 m	diciembre 2008

Apéndice 2. Listado taxonómico de las especies presentes en el municipio de Atoyac, Veracruz. Los números representan las localidades de muestreo y recolección (Apéndice 1). Simbología: NR= nuevos registros para el municipio; SPN= especies posiblemente nuevas para la ciencia; NRE= nuevos registros para el estado; PF= especies poco frecuentes.

Subclase Prosobranchia		<i>Orthalicus princeps princeps</i> (Broderip, 1833)	1, 3, 13, 15
Orden Archaeogastropoda		<i>Bulimulus coriaceus</i> (Pfeiffer, 1856)	2, 3, 10, 13, 14, 15, 19, 20, 21
Familia Helicinidae		<i>Drymaeus (Mesembrinus) attenuatus</i> (Pfeiffer, 1851)	PF 18
<i>Helicina (Gemma) fragilis elata</i> Shuttleworth, 1852	1, 4, 5, 9, 10, 13, 14	<i>Drymaeus (Mesembrinus) droueti sporledereri</i> (Pfeiffer, 1866)	PF 10, 16
<i>Helicina (Tristramia) delicatula</i> Shuttleworth, 1852	1, 3, 6, 7, 13, 16, 17, 18, 20	<i>Drymaeus (Mesembrinus) sulphureus</i> (Pfeiffer, 1856)	PF 21
<i>Helicina (Tristramia) zephyrina zephyrina</i> Duclos, 1833	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 10, 13, 15, 16	<i>Drymaeus (Mesembrinus) heterogeneus</i> (Pfeiffer, 1866)	NR/PF 4
<i>Lucidella (Poenia) lirata</i> (Pfeiffer, 1847)	1, 2, 3, 5, 6, 10, 13	Familia Urocoptidae	
<i>Schasicheila (Atoyac) alata</i> (Pfeiffer, 1849)	1, 2, 3, 9, 10, 13, 16, 17, 18, 20, 21	<i>Eucalodium (Resupinata) speciosum</i> minimum Martens, 1897	1, 3, 10
<i>Pyrgodomus simpsoni</i> (Ancey, 1886)	NRE 1, 3, 10	<i>Microceramus mexicanus</i> (Martens, 1897)	1, 3, 4, 10, 13, 15, 16, 20, 21
<i>Helicina</i> sp.	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10, 11, 13, 15, 16, 17, 21	Familia Ferussaciidae	NR
Familia Neocyclotidae		<i>Ceciloides (Karolus) consobrinus primus</i> (De Folin, 1870)	1, 2, 6, 13, 15, 18, 19, 20
<i>Aperostoma mexicanum salleanum</i> (Martens, 1865)	1, 13	<i>Ceciloides</i> sp. 1	SPN 2, 17, 18, 20, 21
<i>Aperostoma walkeri</i> Baker, 1928	NR 1, 16, 21	<i>Ceciloides</i> sp. 2	SPN 1, 2, 5, 15
Familia Annulariidae		Familia Subulinidae	
<i>Chondropoma (Chondropomium) cordovanum</i> Pfeiffer, 1856	1, 3, 6, 10, 13, 15, 16, 17, 18, 20, 21	<i>Allopeas gracile</i> (Hutton, 1934)	NR/PF 2
Subclase Pulmonata		<i>Beckianum beckianum</i> (Pfeiffer, 1846)	19, 21
Orden Basommatophora		<i>Lamellaxis martensi modestus</i> Strebel, 1882	1, 2, 18
Familia Carychiidae	NR	<i>Lamellaxis mexicanus mexicanus</i> (Pfeiffer, 1866)	NR 1, 2, 5, 16
<i>Carychium exiguum</i> (Say, 1822)	NR 2, 16, 17, 19, 21	<i>Leptopeas argutus</i> (Pilsbry, 1906)	NR 19, 20, 21
Orden Systelommatophora		<i>Leptopeas micra</i> (Orbigny, 1835)	NR 1, 2, 3, 5, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 21
Familia Veronicellidae	NR	<i>Subulina octona</i> (Bruguière, 1789)	NR/PF 2
Especie 1	8, 10	<i>Leptinaria</i> sp. 1	SPN 6
Especie 2	4, 21	<i>Leptinaria</i> sp. 2	SPN 12
Orden Stylommatophora		<i>Leptinaria</i> sp. 3	SPN 18
Familia Vertiginidae	NR	<i>Leptinaria</i> sp. 4	SPN 2
<i>Pupisoma (Ptychoputula) dioscoricola dioscoricola</i> (C. B. Adams, 1845)	NRE 1, 5	Familia Spiraxidae	
<i>Pupisoma (Ptychoputula) dioscoricola insigne</i> Pilsbry, 1920	NR 1, 2, 5	<i>Euglandina sowerbyana estephaniae</i> (Strebel, 1875)	NR 3, 6, 10, 15
<i>Pupisoma (Ptychoputula) mediamericanum</i> Pilsbry, 1920	NR/PF 16	<i>Guillarmodia (Guillarmodia) pupa</i> (Baker, 1941)	1, 13, 16, 20
<i>Gastrocopta (Gastrocopta) pellucida hordeacella</i> (Pilsbry, 1890)	NR/PF 15		

<i>Salasiella (Salasiella) margaritacea</i> (Pfeiffer, 1857)	1, 2, 5, 6, 10	Familia Orthalicidae	
<i>Salasiella camerata</i> Baker, 1941	NRE/PF 16	<i>Guppya gundlachi orosciana</i> Martens, 1892	NR/PF 10
<i>Salasiella (Perpusilla) minima</i> Pilsbry, 1903	NR 13, 16	<i>Guppya sterkii</i> Baker, 1930	NR 2, 20
<i>Salasiella (Perpusilla) modesta</i> (Pfeiffer, 1862)	NR/PF 16	<i>Guppya</i> sp. 1	7, 15, 16, 18, 21
<i>Streptostyla (Streptostyla) irrigua similis</i> Strebel, 1877	NR 20	<i>Guppya</i> sp. 2	16
<i>Streptostyla (Chersomitra) lurida</i> (Shuttleworth, 1852)	NR 18, 21	Familia Gastrodontidae	NR
<i>Pseudosubulina (Micromena) minuta</i> (Baker, 1939)	NRE 1, 16, 17, 19, 21	<i>Striatura (Striatura) meridionalis</i> (Pilsbry y Ferriss, 1906)	NR 16, 19, 20
<i>Volutaxis (Volutaxis) sulciferus atoyacensis</i> (Baker, 1940)	1, 15, 16, 21	Familia Zonitidae	
<i>Euglandina</i> sp. 1	16	<i>Hawaiiia minuscula minuscula</i> (Binney, 1840)	NR 1, 2, 5, 6, 10, 13, 14, 16, 17, 19, 20, 21
<i>Euglandina</i> sp. 2	21	<i>Mesomphix (Omphalina) lucubratus lucubratus</i> (Say, 1829)	NR/PF 18
<i>Euglandina</i> sp. 3	21	<i>Patulopsis (Omphalinella) veracruzensis jalapensis</i> (Strebel, 1880)	PF 16
<i>Euglandina</i> sp. 4	16, 20	<i>Mesomphix</i> sp.	21
<i>Streptostyla</i> sp. 1	18, 21	Familia Philomycidae	NR
<i>Streptostyla</i> sp. 2	17, 20	<i>Pallifera</i> sp.	SPN 1, 2, 5, 6, 9
<i>Streptostyla</i> sp. 3	1, 2, 16, 21	Familia Xanthonychidae	NR
Familia Punctidae	NR	<i>Trichodiscina coactiliata</i> (Férussac, 1838)	NR 1, 6, 13, 16
<i>Punctum (Punctum) minutissimum</i> (Lea, 1841)	NRE 6, 17	<i>Trichodiscina suturalis</i> (Pfeiffer, 1846)	NR 2, 5, 13, 14
Familia Charopidae	NR	Familia Thysanophoridae	
<i>Chanomphalus pilsbryi</i> (Baker, 1927)	NR 1, 2, 5, 13, 15, 16, 17	<i>Thysanophora (Thysanophora) conspurcatella conspurcatella</i> (Morelet, 1851)	NR 2, 5, 13, 15
Familia Euconulidae		<i>Thysanophora (Lyroconus) plagiptycha</i> (Shuttleworth, 1854)	NR 1, 3, 4, 13, 15, 16, 17
<i>Habroconus (Habroconus) selenkai</i> (Pfeiffer, 1866)	PF 5	<i>Thysanophora (Miroconus) paleosa</i> Strebel y Pfeffer, 1880	NR 17
<i>Habroconus (Habroconus) trochulinus</i> (Morelet, 1851)	NR/PF 16	<i>Thysanophora</i> sp.	2, 13, 14, 15, 16, 20, 21
<i>Guppya biolleyi</i> Martens, 1892	NR 2, 5, 13, 16, 21		
<i>Guppya gundlachi gundlachi</i> (Pfeiffer, 1840)	NR 1, 16		



Una especie nueva de *Pseudonereis* (Polychaeta: Nereididae) de Mazatlán, golfo de California, incluyendo una clave para las especies del mundo

A new species of *Pseudonereis* (Polychaeta: Nereididae) from Mazatlán, Gulf of California, including a key to all species of the world

Tulio F. Villalobos-Guerrero[✉] y María Ana Tovar-Hernández

Geomare A. C., Mazatlán, Sinaloa, México. Geomare A. C. Av. Miguel Alemán 616-4B, Col. Lázaro Cárdenas, 82040 Mazatlán, Sinaloa, México.
[✉] tulio1786@msn.com

Resumen. Se describe una especie nueva de poliqueto neréidido esclerobionte para el puerto de Mazatlán, Sinaloa, México. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. presenta características únicas que la diferencian de las 10 especies válidas en todo el mundo. Entre ellas, destaca la forma y distribución de los paragnatos, el tamaño del cirro dorsal y su posición, la presencia de lóbulos en los neurópodos, el grado de desarrollo de la lígula ventral y el tipo y distribución de las setas. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. habita en boyas metálicas de señalización marítima, a una temperatura entre 20.8 y 31.5° C, salinidad de 25.6-34.6 ups y oxígeno disuelto 3.1-6.6 mg/L. Se proporciona una clave para las especies de *Pseudonereis* del mundo.

Palabras clave: boya metálica, esclerobionte, poliquetos, *Pseudonereis deleoni* sp. nov., taxonomía.

Abstract. A new species of sclerobiont polychaete (Polychaeta, Nereididae) is described from Mazatlán, Sinaloa, Mexico. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. is unique among the 10 worldwide valid species in the genus by having a set of remarkable features: shape and distribution of paragnaths, dorsal cirrus length and position, presence of lobes on neuropodia, development of ventral ligule, and type and distribution of chaetae. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. inhabits in metallic buoys (channel markers), temperature between 20.8 and 31.5°C, salinity of 25.6-34.6 ups and dissolved oxygen 3.1-6.6 mg/L. A taxonomic key for species of *Pseudonereis* from the world is provided.

Key words: metallic buoy, fouling, polychaetes, *Pseudonereis deleoni* sp. nov., taxonomy.

Introducción

Entre los poliquetos, Nereididae es probablemente la familia más reconocida, tanto por los libros de texto de zoología y biología marina como por su ocurrencia en el mundo entero. La importancia de esta familia se manifiesta por su alta diversidad, distribución y abundancia en prácticamente todos los ecosistemas bénticos marinos, desde la zona supralitoral hasta la zona abisal a más de 5 000 m de profundidad (de León-González, 2009). Incluso, 4 especies de la familia son terrestres, propias de los bosques húmedos tropicales y 50 especies han logrado su diversificación exitosamente en cuerpos de agua dulce (Glasby et al. 2009); 2 de estas últimas se describieron para el territorio mexicano (Hernández-Alcántara et al. 2008).

En México se conocen 84 especies de neréididos distribuidas en 20 géneros (de León-González, 2009), entre ellas, 4 especies de *Pseudonereis* Kinberg, 1866:

Pseudonereis cortezi (Kudenov, 1979), *P. gallapagensis* Kinberg, 1866, *P. pseudonoodti* (Fauchald, 1977) y *P. variegata* (Grube et Krøyer in Grube, 1858). *Pseudonereis cortezi*, *P. gallapagensis* y *P. pseudonoodti* están presentes en el Pacífico; mientras que *P. variegata* presenta distribución en los litorales de los océanos Pacífico y Atlántico, aunque algunos registros son cuestionables (Salazar-Vallejo, 1996; Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa, 2004).

Pseudonereis fue emendado por Bakken y Wilson (2005) en su trabajo sobre la filogenia de la subfamilia Nereidinae. Posteriormente, Bakken (2007) efectuó la revisión mundial del género y lo modificó para incluir la presencia o ausencia de barras en el área VI en forma de escudo; la presencia de barras en forma de “p” en las áreas VII-VIII, además de paragnatos cónicos y la presencia o ausencia del lóbulo neuropodal superior. De acuerdo con el análisis filogenético de Bakken (2007), el carácter que define a *Pseudonereis* es la presencia de paragnatos cónicos arreglados en pectinas en las áreas II, III y IV. Actualmente, el género contiene 10 especies válidas en

Recibido: 09 agosto 2012; aceptado: 27 febrero 2013

todo el mundo. Los atributos morfológicos empleados para separar entre especies del género son el número y tipo de paragnatos por área, la posición y longitud del cirro dorsal, la longitud de la lígula neuropodal ventral y la presencia-ausencia de los lóbulos neuropodales superior y post-setal (Bakken, 2007).

Históricamente, Mazatlán ha sido uno de los puertos más importantes del Pacífico mexicano, tanto por su intensa actividad comercial, pesquera y turística como por el interés de los científicos mexicanos y estadounidenses para estudiar la fauna presente en las islas, en la bahía y en el estero adyacente. A pesar de que la poliquetofauna de Mazatlán está relativamente bien estudiada en sustratos de origen natural (43 familias, 155 géneros y 320 especies), los esfuerzos para conocer los poliquetos asociados a sustratos duros de origen antrópico son recientes: actualmente se reconocen 10 especies esclerobiontes en el puerto, 9 sedentarias y 1 errante (Tovar-Hernández et al., 2009; Villalobos-Guerrero, 2012).

En este estudio se describe una especie nueva de *Pseudonereis* para el puerto de Mazatlán, sureste del golfo de California, recolectada en boyas metálicas de señalización marítima; además, se incluye una clave dicotómica para las especies de *Pseudonereis* del mundo.

Materiales y métodos

El puerto de Mazatlán está situado en la parte baja e intermedia del sistema lagunar costero Estero de Urias en el sureste del golfo de California (Fig. 1).

Se recolectó la biota esclerobionte encuadrada en 0.25 m² de superficie de 5 boyas metálicas (estaciones) dispuestas en el canal de navegación del puerto. La técnica de recolecta fue buceo libre y raspado de la superficie con espátula. El material biológico fue colocado en bolsas subacuáticas con amplitud de luz de malla de 0.5 mm. Posteriormente, fue depositado en cubetas para su traslado al laboratorio. Se registró la temperatura, la salinidad y el oxígeno disuelto con una sonda multiparamétrica, y las coordenadas geográficas mediante un geoposicionador satelital. Se obtuvo el permiso de recolecta: No. DGOPA.05587.050608.1431 de la Dirección general de ordenamiento pesquero y acuícola de la Sagarpa. Asimismo, para la recolección de la biota esclerobionte adherida a las boyas de canal de jurisdicción federal, se obtuvo la autorización de la Administración portuaria integral de Mazatlán S. A. de C. V. y de la Secretaría de marina-armada de México.

La biota fue separada en grandes grupos taxonómicos. Se colocó en frascos empleando pinzas de disección y pipetas plásticas. Los poliquetos se separaron a nivel familia y fueron debidamente etiquetados. Se fijaron en formol al 10% en agua marina, conservándolos en la solución durante 24 horas. Se enjuagaron y mantuvieron en agua corriente durante el mismo periodo; se transfirieron a etanol al 70% para su preservación. El holotipo, paratipos y material adicional fue depositado en la Colección Científica de Referencia de Poliquetos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Académica Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México con clave de registro

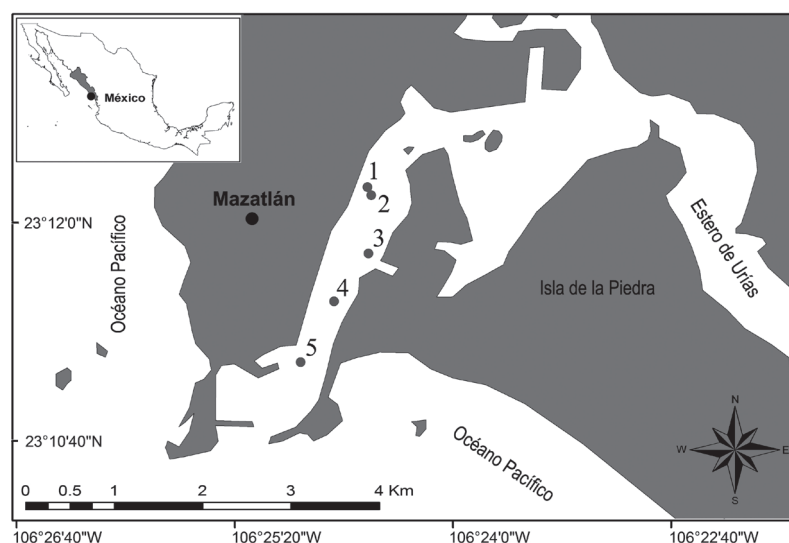


Figura 1. Estaciones de muestreo en el canal de navegación, puerto de Mazatlán, Sinaloa. Coordenadas geográficas de las estaciones: estación 1 (23°12'13.0'' N, 106°24'31.4'' O), estación 2 (23°12'10.0'' N, 106°24'30.1'' O), estación 3 (23°11'48.7'' N, 106°24'31.0'' O), estación 4 (23°11'31.1'' N, 106°24'43.9'' O), estación 5 (23°11'08.9'' N, 106°24'55.8'' O).

MAZ.POL.078.1198.

Se utilizó la nomenclatura establecida para la familia Nereididae por Bakken y Wilson (2005) y Bakken et al. (2009). Se realizó un corte ventral longitudinal en el centro de la región oral para observar los detalles de los anillos oral y maxilar, de las áreas de cada anillo, y de los paragnatos y mandíbulas. Se prepararon laminillas semipermanentes para algunos parápodos de la región anterior, media y posterior. Se midió la longitud total (LT), la longitud al setígero 15 (L15) y el ancho máximo del setígero 15 (A15, sin incluir setas y parápodos). Se efectuaron análisis de correlación simple mediante el programa Statistica 8.0 para determinar si existe dependencia entre las tallas de los ejemplares y el número de paragnatos; asimismo, se estimaron las medias aritméticas y desviaciones estándar de los caracteres variables.

Descripción

Pseudonereis deleoni sp. nov. Fig. 2.

Diagnosis. Paragnatos: área I= 2 conos; II= 34 barras-P, en 3 líneas; III= 78 barras-P, en 4 líneas; IV= 105 barras-P, en 3 líneas; V= 1 cono largo; VI= 1 barra en forma de escudo; VII-VIII= 21, una banda con conos y barras-P alternados. Cirro dorsal terminal desde los setígeros 44-56; 4 veces más largo que la lígula ventral. Neurópodo con lóbulo inferior, superior y postsetal en todos los setígeros; lígula ventral bien desarrollada, casi tan larga como la lígula acicular. Notosetas: espiníferos homogonfos (2-5 en setígeros anteriores, 2-4 en medios y 1-3 en posteriores). Neurosetas del fascículo dorsal: espiníferos homogonfos (1-3 en setígeros anteriores, 1-4 en medios y 1-3 en posteriores) y falcíferos heterogonfos (1-3 en setígeros anteriores, 2 en medios y 1-3 en posteriores). Neurosetas del fascículo ventral: espiníferos heterogonfos presentes desde el setígero 22 (1-2 en setígeros medios y 1 en posteriores) y falcíferos heterogonfos (4-6 en setígeros anteriores, 4-5 en medios y 4 en posteriores).

Descripción. Ejemplares de la población de Mazatlán, incluyendo holotipo y paratipos. Individuos completos de 11-46 mm LT ($n=19$, $\mu=26.1\pm8.7$) y con 52-91 segmentos ($n=19$, $\mu=74\pm10$). Total de ejemplares, 3.5-10 mm de longitud al setígero 15 ($n=32$, $\mu=6.6\pm1.7$) y 0.5-2.2 mm de ancho al setígero 15 ($n=32$, $\mu=1.3\pm0.4$). Ancho al setígero 15 ($n=32$, $r=0.896$, $p<0.05$) y el número de segmentos ($n=19$, $r=0.837$, $p<0.05$) (Fig. 3) incrementan conforme aumenta la talla.

Cuerpo cilíndrico en sección transversal, acintándose y ahusándose gradualmente hacia la región posterior (Fig. 2A). Prostomio con margen anterior entero, ligeramente más largo que ancho, sin escisión pero con una depresión

poco profunda en el centro. Un par de palpos con palpóforos relativamente largos; palpostilos lobulares cónicos. Un par de antenas cirriformes, similares en longitud a los palpos frontales o ligeramente más largas. Dos pares de ojos en arreglo subrectangular, lenticulados, oscuros. Cuatro pares de cirros tentaculares, en general, cortos con cirróforos anuliformes, excepto el del par posterior superior que es subcilíndrico; el cirro más largo se extiende hasta los setígeros 3-5 ($n=31$, $\mu=4\pm1$). Peristomio ligeramente más largo que la longitud del setígero 1. Faringe con mandíbulas oscuras, 5-11 dientes ($n=32$, $\mu=8\pm2$) dirigidos distalmente. Paragnatos presentes en ambos anillos faríngeos; de 3 tipos: cónicos, barras puntiagudas o barras-P y barras con forma de escudo. Anillo maxilar: AI= 1-2 ($n=32$, $\mu=2\pm0$), en línea longitudinal recta; AII= 17-47 ($n=32$, $\mu=35\pm6$), AII= 22-48 ($n=32$, $\mu=34\pm6$), barras-P en 3 líneas, raramente 2 o 4, en arreglo triangular, crecientes, ligeramente curvas; AIII= 56-120 ($n=32$, $\mu=78\pm15$), barras-P en 4 líneas, raramente 3 o 5, en arreglo triangular, la más anterior 4 veces más corta que la más posterior; AIV= 73-140 ($n=31$, $\mu=106\pm14$), AIV= 74-144 ($n=32$, $\mu=105\pm15$), barras-P en 3 líneas libres, algunas veces 4 y raramente 2, con algunos conos adicionales cerca de las mandíbulas (Fig. 2I-J). Anillo oral: AV= 1 ($n=32$, $\mu=1\pm0$), cono relativamente grande; AVI= 1 ($n=32$, $\mu=1\pm0$), AVI= 1 ($n=32$, $\mu=1\pm0$), barra larga en forma de escudo (Fig. 2I); AVII-VIII= 18-23 ($n=31$, $\mu=21\pm1$), área VII-VIII en una banda definida con paragnatos cónicos (cortos) y barras-P (grandes), los cónicos más anteriores que las barras-P, alternándose un tipo con el otro (Fig. 2J).

Notópodo con 2 lígulas notopodales (dorsal y ventral); lóbulo presetal, postsetal y proceso acicular, ausentes. Setígeros 1 y 2 únicamente con lígula notopodal dorsal. Lígula notopodal dorsal redondeada, tan larga como la lígula notopodal ventral en setígeros anteriores (Fig. 2B-C), marcadamente más larga y más ancha en setígeros posteriores (Fig. 2D); la expansión comienza alrededor del setígero 30. Cirro dorsal simple, cirriforme, sito medialmente en la lígula dorsal de setígeros anteriores, subterminal alrededor del setígero 25-30 (Fig. 2E), y terminal desde los setígeros 44-56 (Fig. 2D); 4 veces la longitud de la lígula notopodal ventral en setígeros 10-20 (Fig. 2C). Lígula notopodal ventral redondeada, torna a cirriforme gradualmente hacia setígeros posteriores; más corta que la lígula acicular neuropodal en setígeros anteriores, tan larga como la lígula acicular neuropodal en medios y más larga en posteriores. Neurópodo con lígula neuropodal ventral, lóbulo inferior, superior y neuropodal postsetal en todos los setígeros. Lígula bien desarrollada en todos los setígeros, casi tan larga como la lígula acicular neuropodal; redondeada en setígeros anteriores,

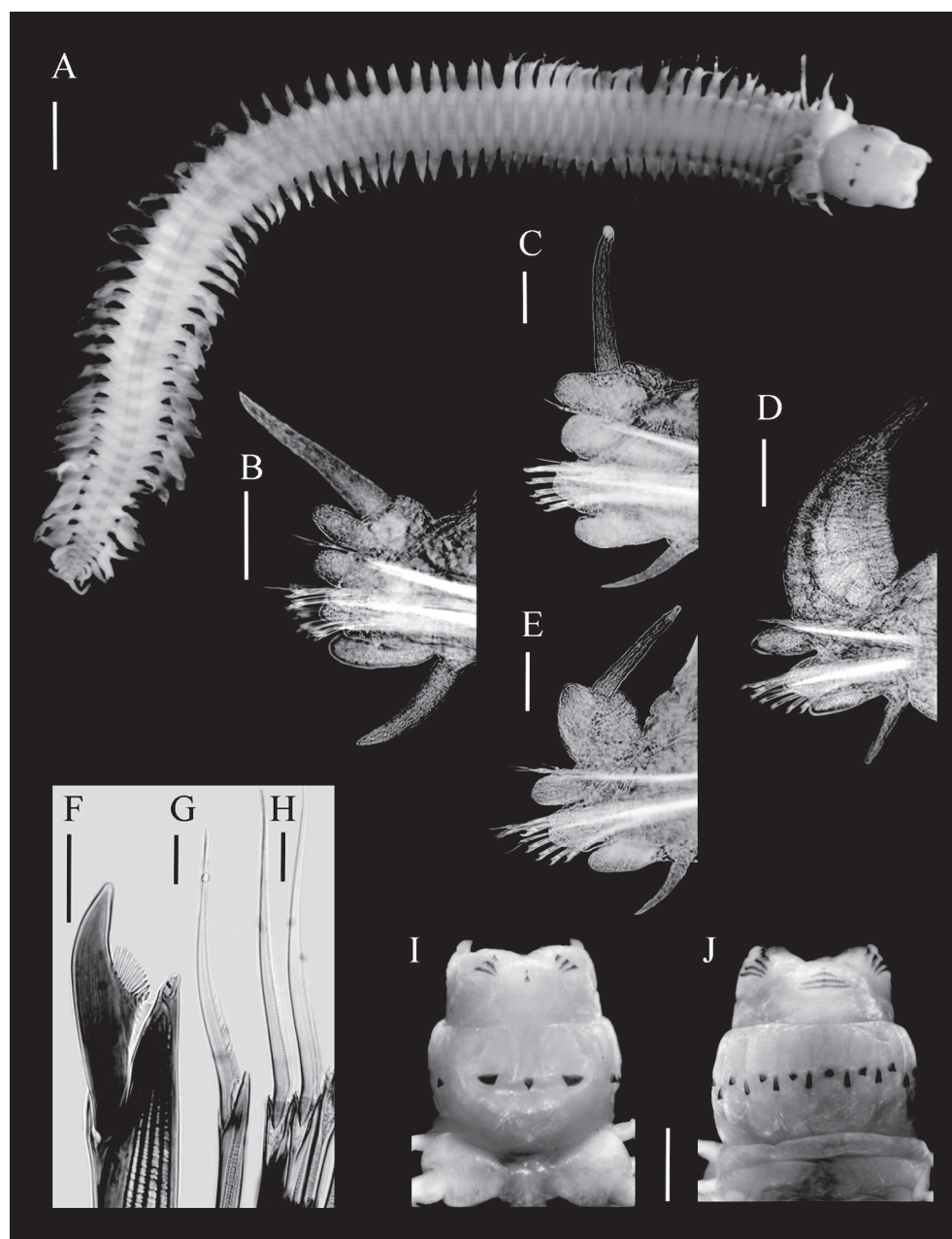


Figura 2. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. Holotipo (EMU-9604): A, vista dorsal; I, faringe, vista dorsal; J, faringe, vista ventral. Paratipo (EMU-9207): B, setígero 3, vista anterior; C, setígero 11, vista anterior; D, setígero 70, vista anterior; E, setígero 30, vista anterior; F, falcígero heterogonfo, setígero 42; G, espinígero heterogonfo, setígero 42; H, espinígero homogonfo, setígero 44. Escalas: A= 1 mm; B-E= 200 µm; F= 20 µm; G, H= 25 µm; I, J= 500 µm.

similar en forma y tamaño a la lígula notopodal ventral, torna ligeramente a cirriforme y aumenta su tamaño gradualmente en setígeros medios y posteriores. Lóbulo inferior y superior redondeados y prominentes en setígeros anteriores, el inferior más grande y voluminoso; reducen su tamaño gradualmente hacia setígeros posteriores. Cirro

ventral cirriforme, delgado, sito por debajo de la base de la lígula neuropodal ventral (nunca en el margen), tan largo como la lígula neuropodal ventral (Fig. 2B-E).

Notosetas: espinígeros homogonfos con apéndice largo, serrado en el borde interno, denticiones cortas inician en la base del apéndice; con 2-5 por fascículo en setígeros

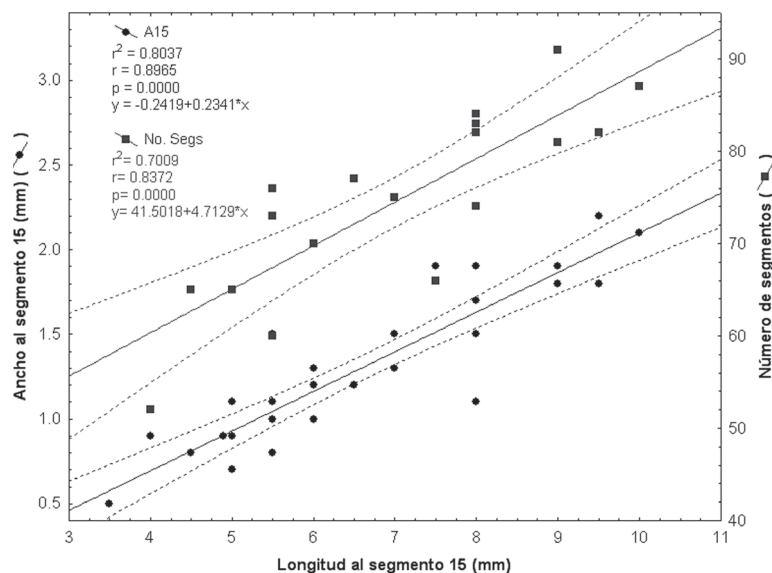


Figura 3. Correlaciones entre caracteres biométricos y merísticos en *Pseudonereis deleoni* sp. nov. Ancho al segmento 15 (n= 32, r= 0.896, $p < 0.05$) y número de segmentos (n= 19, r= 0.837, $p < 0.05$) contra la longitud al segmento 15.

anteriores, 2-4 en medios y 1-3 en posteriores. Neurosetas divididas en fascículos dorsal y ventral. Fascículo dorsal: espiníferos homogonfos (Fig. 2H) y falcíferos heterogonfos (Fig. 2F). Fascículo ventral: espiníferos heterogonfos (Fig. 2G) y falcíferos heterogonfos. Falcíferos con apéndice corto, aserrado finamente con 8-11 denticiones cortas que inician en la base del apéndice hasta la mitad; los del fascículo dorsal ligeramente más grandes y recurvados que los del ventral. Falcíferos en el fascículo dorsal con 1-3 en setíferos anteriores, 2 en medios y 1-3 en posteriores; el ventral con 4-6 en setíferos anteriores, 4-5 en medios y 4 en posteriores. Espiníferos homogonfos con apéndice largo, serrado, con denticiones relativamente largas que inician en la base del apéndice; con 1-3 por fascículo en setíferos anteriores, 1-4 en medios y 1-3 en posteriores. Espiníferos heterogonfos con apéndice largo, serrado, con denticiones tan largas como el ancho de la base del apéndice; presentes a partir de los setíferos 18-26 (n= 29, $\mu = 22 \pm 2$); con 1-2 por fascículo en setíferos medios y 1 en posteriores. El setífero en el que inicia el espinífero heterogonfo no depende de la talla de los ejemplares (n= 29, $r = 0.343$, $p > 0.05$). Dos acículas por parápodo, aguzadas, negras. Pigidio con 2 cirros anales largos, delgados, se extienden 5 a 7 setíferos bajo el vientre (n= 15).

Dos ejemplares machos (paratipo EMU-9605, adicional EMU-9610) con metamorfosis evidente: ojos grandes, par anterior yuxtapuesto con el posterior, parápodos prenatorios hasta el segmento 13. Una hembra del material adicional (EMU-9612) con ojos no yuxtapuestos,

parápodos prenatorios hasta el segmento 17. Setas en forma de remos o paleas reemplazan a los falcíferos y espiníferos típicos. Cirros dorsales sin crenulaciones a lo largo del cuerpo. Un ejemplar macho del material adicional (EMU-9611) con una distribución anormal de los paragnatos en las áreas del anillo oral. Área VI con una barra y 2 conos adicionales, 1 por costado; y AVII-VIII con 2 hileras medianamente definidas con paragnatos cónicos y barras-P. Un ejemplar asexado con un cono en AVI y otro con mismas características en AVId.

Coloración post-fijación: cuerpo pardo claro en la región anterior, disminuye gradualmente a amarillo pálido en segmentos medios y posteriores. Prostomio con pigmentación pardusca en el dorso, delimita una cuña blanquecina en el centro de la figura rectangular formada por los ojos. Palpos pardos en la región dorso lateral interna; base de los palpos sin pigmentación. Peristomio y segmentos anteriores pardos, la intensidad disminuye gradualmente hacia segmentos medio posteriores (Fig. 2A).

Resumen taxonómico

Material tipo. Holotipo: EMU-9604, Mazatlán, Sinaloa, México, en boyas metálicas (est. 5, 28-X-2009, Col. M. A. Tovar y F. Vázquez, 29.4° C, 33.1 ups, 6.6 mg/L) (18 mm longitud total, 5 mm longitud al setífero 15, 1.1 mm de ancho al setífero 15, 65 segmentos). Cuatro paratipos: EMU-9607 (1 adulto, est. 4, 27-IV-2009, Col. F. Vázquez y SLR, 20.8° C, 34 ups, 5.5 mg/L), EMU-9605 (1 macho epitoco, est. 4, 29-VII-2009, Col. T. F. Villalobos y M.

Ramírez, 30.8° C, 34 ups, 4.4 mg/L), EMU-9606 (1 adulto, est. 4, 24-VI-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 28.5° C, 34.5 ups, 5.1 mg/L), EMU-9608 (1 adulto, est. 2, 27-V-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 28.6° C, 35.2 ups, 3.1 mg/L) (19-46 mm longitud total, 6-10 mm longitud al setígero 15, 1.2-2.1 mm de ancho al setígero 15, 70-87 segmentos).

Material adicional. 31 ejemplares: Mazatlán, Sinaloa: EMU-9609 (4: est. 1, 24-XI-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 27.2° C-27.3° C, 33.8-34.1 ups, 3.4-4.0 mg/L), EMU-9610 (3: 1, est. 2, 27-IV-2009, Col. F. Vázquez y S. López, 22.2° C, 34.1 ups, 5.37 mg/L; 1, est. 3, 28-I-2009, Col. M. A. Tovar y F. Vázquez, 24° C, 34.6 ups, 5.95 mg/L; 1, est. 3, 28-X-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 29.6° C, 33.1 ups, 5.4 mg/L), EMU-9611 (8: 1, est. 4, 28-I-2009, Col. M. A. Tovar y F. Vázquez, 24° C, 34.5 ups, 5.92 mg/L; 1, est. 4, 16-II-2009, Col. F. Vázquez y S. López, 21.6° C, 34 ups, 4.0 mg/L; 3, est. 4, 24-III-2009, Col. F. Vázquez y S. López, 21.9° C, 34.1 ups, 6.43 mg/L; 3, est. 4, 27-V-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 26.7° C, 34.4 ups, 5.0 mg/L), EMU-9612 (13: 1, est. 5, 29-VII-2009, Col. T. F. Villalobos y F. Vázquez, 31.5° C, 33.2 ups, 4.0 mg/L; 1, est. 5, 28-I-2009, Col. M. A. Tovar y F. Vázquez, 24.2° C, 34.2 ups, 6.0 mg/L; 1, est. 5, 27-V-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 26.9° C, 34.5 ups, 5.8 mg/L; 2, est. 5, 29-VII-2009, Col. T. F. Villalobos y M. Ramírez, 30.9° C, 34.2 ups, 4.9 mg/L; 3, est. 5, 28-X-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 29.4° C, 33.1 ups, 6.6 mg/L; 4, est. 5, 09-XII-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 25.6° C, 25.6 ups, 4.9 mg/L; 1, est. 5, 24-XI-2009, Col. B. Yáñez y F. Vázquez, 27.3° C, 34 ups, 4.9 mg/L). Otras localidades: EMU-4468 (1: Punta Raza, Nayarit, México, 11-IV-1996, Col. Laboratorio de Invertebrados Bentónicos, como *Perinereis monterea*, sustrato desconocido), EMU-4475 (2: San Juan de Alima, Michoacán, 05-XI-1996, Col. Laboratorio de Invertebrados Bentónicos, como *Neanthes brandti*, sustrato desconocido) (11-38 mm longitud total, 3.5-9.5 mm longitud al setígero 15, 0.5-2.2 mm de ancho al setígero 15, 52-91 segmentos).

Distribución, hábitat y registros. *Pseudonereis deleoni* sp. nov. es una especie esclerobionte en boyas metálicas de señalización marítima del puerto de Mazatlán; además, se ha registrado en 2 localidades más en el Pacífico mexicano cuyo hábitat es desconocido: Punta Raza (Nayarit) y San Juan de Alima (Michoacán). Por tanto, su distribución geográfica constituye las ecorregiones del golfo de California y Pacífico tropical mexicano *sensu* Wilkinson et al. (2009).

Etimología. Nombrada en honor al Dr. Jesús Ángel de León-González (UANL, México), en reconocimiento a sus numerosas contribuciones taxonómicas de los poliquetos en México, especialmente aquellas sobre la

familia Nereididae. El epíteto específico es del género masculino.

Comentarios taxonómicos. De las 4 especies de *Pseudonereis* registradas en las ecorregiones marinas mexicanas (ver clave para comparar con especies de otras regiones del mundo), solamente 2 pueden ser asignadas dentro de un grupo representado por la presencia de 1 o 2 paragnatos en las áreas I y V: *Pseudonereis gallapagensis* Kinberg, 1866 y *P. variegata* (Grube et Krøyer in Grube, 1858). Ambas especies se diferencian fácilmente por la longitud de la lígula neuropodal ventral y del cirro dorsal en setígeros posteriores, y por el número de paragnatos en el área IV. *Pseudonereis gallapagensis* presenta lígula neuropodal reducida (tan larga como la mitad de la lígula acicular), cirro dorsal 3 veces más largo que la lígula notopodal ventral y área IV con 38-57 paragnatos; mientras que en *P. variegata*, la lígula neuropodal ventral es desarrollada (tan larga como la lígula acicular neuropodal), el cirro dorsal es 2 veces más largo que la lígula notopodal ventral y el área IV con 68-87 paragnatos. Esta última especie fue descrita originalmente para Valparaíso (Chile) y Callao (Perú), ha sido registrada para varias localidades de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico; por tanto, ha sido catalogada como una especie pantropical (Bastida-Zavala, 1993). No obstante, la revisión reciente sugiere una distribución anfiamericana (Sudamérica) (Bakken, 2007).

Pseudonereis variegata es la especie más cercana a *P. deleoni* sp. nov., comparten algunas características diagnósticas: la forma y tamaño del prostomio y de las lígulas, la extensión del cirro tentacular más largo, la presencia de los lóbulos superior y postsetal y, en general, la distribución y el número de paragnatos en las áreas I, V, VI, VII-VIII. Sin embargo, existen diferencias suficientes para separar ambas especies: número de paragnatos en las áreas II-IV, setígero inicial del espinígero heterogonfo, longitud del cirro dorsal en setígeros medio anteriores, posición del cirro dorsal en la lígula notopodal dorsal y número de dientes en las mandíbulas.

Pseudonereis variegata presenta área II= 13-34 paragnatos, III= 59-76 paragnatos y IV= 63-87 paragnatos; espinígero heterogonfo inicia alrededor del setígero 40; cirro dorsal 2 veces más largo que la lígula notopodal ventral; cirro dorsal terminal solo en los últimos setígeros y 4-5 dientes mandibulares. Mientras que *P. deleoni* sp. nov. presenta áreas II-IV con mayor número de paragnatos: área II= 29-41, III= 62-92 y IV= 88-118; espinígero heterogonfo surge a partir de los setígeros 21-25; cirro dorsal 4 veces la longitud de la lígula notopodal ventral; cirro dorsal terminal desde los setígeros 44-56 y 6-10 dientes mandibulares. El número de paragnatos no aumenta conforme incrementan de talla los ejemplares (Cuadro 1).

Cuadro 1. Relación entre la longitud al segmento 15 (mm) contra el número de paragnatos por áreas para *Pseudonereis deleoni* sp. nov.

Área	n	r ²	r	p	a	B
I	31	0.0292	-0.1708	0.3498	2.17020	-0.0350
IIi	31	0.0615	0.2480	0.1712	29.0085	0.8555
IId	31	0.0302	0.1739	0.3411	30.1225	0.6030
III	31	0.0554	0.2353	0.0031	64.3457	2.0194
Vli	30	0.2642	0.5140	0.0031	77.7105	4.3214
VIId	30	0.1246	0.3530	0.0514	85.0966	2.9529
VII-VIII	30	0.2193	-0.4683	0.0079	22.6727	-0.2457

Abreviaturas: n, tamaño de la muestra; r², coeficiente de determinación; r, coeficiente de correlación; p, significancia estadística; a, ordenada al origen de la línea de tendencia; B, pendiente de la línea; d, derecha; i, izquierda.

Es posible que los registros de *P. gallapagensis* y *P. variegata* para el Pacífico mexicano correspondan a *P. deleoni* sp. nov. Sin embargo, es necesario revisar los ejemplares para aclarar el estatus. Rioja (1941) registró *P. gallapagensis* para Acapulco (Guerrero), el material está perdido y su estatus es indeterminable hasta que se revisen ejemplares de la localidad.

El registro de *P. deleoni* sp. nov. para la comunidad esclerobionte aumenta en una unidad el número de especies de poliquetos asociados a sustratos de origen antrópico en el golfo de California; sin embargo, el conocimiento de dicha poliquetofauna ha sido subestimado considerablemente. El estudio de la biota adherida a los sustratos artificiales seguirá aumentando el número de especies en la ecorregión. Es indispensable enfilar estudios taxonómicos para aclarar el estatus de otras 40 morfoespecies de poliquetos recolectadas, ya que es probable que especies nuevas, e incluso exóticas, estén involucradas.

Clave de especies de *Pseudonereis* Kinberg, 1866 del mundo

1. Neurópodos con falcígeros homogonfos en setígeros anteriores . . . *Pseudonereis multisetosa* Hartmann-Schröder, 1992.
1. -Neurópodos sin falcígeros homogonfos en setígeros anteriores 2
2. Notópodos con falcígeros homogonfos en setígeros medios y posteriores. *P. anomala* Gravier, 1901.
1. -Notópodos sin falcígeros homogonfos en setígeros medios y posteriores. 3
3. Área VI con paragnatos cónicos y en forma de barra *P. palpata* (Treadwell, 1923).
1. -Área VI con paragnatos en forma de barra 4
4. Neurópodos sin lóbulo post-setal en setígeros posteriores; área V con 8 o más paragnatos *P. cortezi* (Kudenov, 1979).
1. -Neurópodos con lóbulo post-setal en setígeros posteriores; área V con 3 o menos paragnatos. 5
5. Neurópodos sin lóbulo superior en setígeros medios y posteriores; área VII-VIII con 69 o más paragnatos *P. pseudonoodti* (Fauchald, 1977).
1. -Neurópodos con lóbulo superior en setígeros medios y posteriores; área VII-VIII con 14-24 paragnatos 6
6. Neurópodo con lígula ventral en setígeros posteriores tan larga como la mitad de la lígula acicular. 7
1. -Neurópodo con lígula ventral en setígeros posteriores tan larga como la lígula acicular. 9
7. Neurópodo con lígula ventral en setígeros anteriores tan larga como la mitad de la lígula acicular; área II con 37-49 paragnatos *P. atopodon* (Chamberlin, 1919).
1. -Neurópodo con lígula ventral en setígeros anteriores tan larga como la lígula acicular; área II con 27 o menos paragnatos 8
8. Cirro dorsal terminal desde el setígero 15; área II con 17-20 paragnatos; área IV con 38-57 paragnatos *P. gallapagensis* Kinberg, 1866.
1. -Cirro dorsal terminal desde el setígero 26; área II con 25-27 paragnatos; área IV con 70-75 paragnatos *P. noodti* Hartmann-Schröder, 1962.
9. Neurópodo con lígula ventral en setígeros anteriores tan larga como 0.5-0.8 veces la longitud de la lígula acicular; área V con 1-3 paragnatos cónicos, largos; cirros tentaculares más largos se extienden hasta los setígeros 5-7 *P. trimaculata* Horst, 1924.
1. -Neurópodo con lígula ventral en setígeros anteriores tan larga como la lígula acicular. 10
10. Área IV con 63-87 paragnatos; área III con 59-76 paragnatos; área II con 13-34 paragnatos; cirro dorsal 2 veces más largo que la lígula notopodal ventral; espinígeros heterogonfos surgen a partir del setígero 40 *P. variegata* (Grube et Krøyer in Grube, 1858).
11. -Área IV con 88-118 paragnatos; área III con 62-92 paragnatos; área II con 29-41 paragnatos; cirro dorsal 4 veces más largo que la lígula notopodal ventral; espinígeros heterogonfos surgen a partir del setígero 18-26 *P. deleoni* sp. nov.

Agradecimientos

A Beatriz Yáñez, Sergio Rendón y Francisco Vásquez por el apoyo fundamental durante la recolecta del material biológico, y a Nuria Méndez del ICMYL-Mazatlán, UNAM, por el procesamiento de la biota. A los 2 revisores anónimos, que con su lectura crítica incrementó considerablemente la calidad y estructura del manuscrito. A la Conabio por el financiamiento otorgado a través del proyecto GN002.

Literatura citada

- Bakken, T. 2007. Revision of *Pseudonereis* (Polychaeta, Nereididae). Zoological Journal of the Linnean Society 150:145-176.
- Bakken, T. y R. S. Wilson. 2005. Phylogeny of nereidids (Polychaeta, Nereididae) with paragnaths. Zoologica Scripta 34:507-547.
- Bastida-Zavala, J. R. 1993. Taxonomía y composición biogeográfica de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) de la bahía de La Paz, B.C.S., México. Revista de Investigaciones Científicas 4:11-39.
- De León-González, J. A. 2009. Nereididae Lamarck, 1818. In Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical, De León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M. E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S. I. Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. p. 325-354.
- Glasby, C. J., T. Timm, A. I. Muir y J. Gil. 2009. Catalogue of non-marine Polychaeta (Annelida) of the World. Zootaxa 2070:1-52.
- Grube, A. E. 1858. Annulata Ørstediana. Enumeratio Annulorum, quae in itinere per Indiam occidentalem et Americam centralem annis 1845-1848 suscepto legit cl. A.S. Örsted, adjectis speciebus nonnullis a cl. H. Krøyer in itinere ad Americam meridiionalem collectis, (Fortsættelse [continuado]) [2. Familia Euniceae - F. Syllidae]. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening for 1857:158-186.
- Hernández-Alcántara, P., M. A. Tovar-Hernández y V. Solís-Weiss. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described from the Mexican Pacific: an historical review and an updated checklist. Latin American Journal of Aquatic Research 36:37-61.
- Rioja, E. 1941. Estudios anelidológicos. III. Datos para el conocimiento de la fauna de poliquetos de las costas del Pacífico de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 12:669-746.
- Salazar-Vallejo, S. I. 1996. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 67:11-50.
- Salazar-Vallejo, S. I. y M. H. Londoño-Mesa. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 75:9-97.
- Tovar-Hernández, M. A., N. Méndez y T. F. Villalobos-Guerrero. 2009. Fouling tubicolous polychaetes worms from the south-eastern Gulf of California: Sabellidae and Serpulidae. Systematics and Biodiversity 7:1-18.
- Villalobos-Guerrero, T. F. 2012. Ficha técnica y análisis de riesgo de *Alitta succinea* (Leuckart in Frey y Leuckart, 1847) (Polychaeta: Nereididae). In Invertebrados marinos exóticos en el Pacífico mexicano, capítulo VIII, A. M. Low-Pfeng y E. M. Peters-Recagno (eds.). Geomare, A. C., Ine-Semarnat. México, D. F. p. 131-165.
- Wilkinson T., E. Wiken, J. Bezaury Creel, T. Hourigan, T. Agardy, H. Herrmann, L. Janishevski, C. Madden, L. Morgan y M. Padilla. 2009. Ecorregiones marinas de América del Norte. Comisión para la Cooperación Ambiental, Montreal. 200 p.



Nuevos registros de cangrejos ermitaños (Crustacea: Decapoda: Paguroidea) del Santuario Islas de Bahía Chamela, Jalisco, México: con comentarios sobre el uso de conchas vacías como hábitat

New records of hermit crabs (Crustacea: Decapoda: Paguroidea) from Chamela Bay Islands Sanctuary, Jalisco, Mexico: with comments about the use of empty shells as habitat

Dafne Bastida-Izaguirre^{1✉}, Manuel Ayón-Parente¹, José Salgado-Barragán², Cristian Moisés Galván-Villa¹ y Eduardo Ríos-Jara¹

¹Departamento de Ecología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, Carretera a Nogales km. 15.5, Las Agujas, Nextipac, 45110 Zapopan, Jalisco, México.

²Laboratorio de Invertebrados Bentónicos, Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, 82000 Mazatlán, Sinaloa, México.

✉ dafne.bastida@msn.com

Resumen. Se identificaron 12 especies de cangrejos ermitaños del material recolectado en la bahía Chamela, Jalisco. La familia Diogenidae fue la mejor representada con 7 especies. Nueve especies representan registros nuevos para la bahía y 2 pertenecientes al género *Paguristes* se descubrió que no han sido descritas. Se encontró asociación de los cangrejos ermitaños con conchas de 29 especies de gasterópodos que utilizaban como hábitat; las conchas más comunes fueron *Cantharus sanguinolentus* (Duclos, 1833) y *Mancinella speciosa* (Valenciennes, 1832).

Palabras claves: conchas de gasterópodos, supralitoral, intermareal, submareal, diversidad, Pacífico mexicano.

Abstract. Twelve species of hermit crabs were identified from material recollected in Chamela Bay, Jalisco. The family Diogenidae was the best represented with 7 species. Nine species represent new records for Chamela Bay and 2 species of the genus *Paguristes* were found to be undescribed. We found an association of hermit crabs with shells used as home in 29 gastropods; the commonest shells used were *Cantharus sanguinolentus* (Duclos, 1833) and *Mancinella speciosa* (Valenciennes, 1832).

Key words: gastropod shells, supralittoral, intertidal, subtidal, diversity, Mexican Pacific.

Introducción

Entre los principales propósitos de las áreas naturales protegidas se incluyen la conservación y manejo sustentable de las poblaciones de especies susceptibles de explotación comercial; así como la preservación de los ambientes y la conservación de su biodiversidad (Palumbi, 2001). Bajo ese mismo esquema, el conocer la diversidad biológica nos permite establecer estrategias eficientes para la preservación de los recursos. La mayoría de los estudios biológicos se ha enfocado hacia el conocimiento de la biología y dinámica de las especies de interés comercial. Sin embargo, el manejo adecuado de los recursos naturales y la protección de los ecosistemas requiere necesariamente del conocimiento integral de su biodiversidad.

El orden Decapoda es uno de los grupos más diversos de crustáceos, con más de 17 600 especies, y es uno de los mejor conocidos debido a que muchas de sus especies presentan importancia económica (De Grave et al., 2009). Dentro de este orden, los anomuros (infraorden Anomura) presentan el mayor grado de disparidad morfológica, con formas corporales que van desde los cangrejos ermitaños simétricos y asimétricos a las langostillas y cangrejos rey (McLaughlin, 1980; Tsang et al., 2011). Los cangrejos ermitaños, representados por poco más de 1 100 especies a nivel mundial (McLaughlin et al., 2010) son considerados de gran importancia ecológica por su participación en las redes tróficas y en la recirculación de nutrientes del fondo marino, por sus interacciones con otros organismos y por su papel en la generación de sustratos estables mediante el uso de materiales calcáreos como refugio, tales como conchas vacías de moluscos o tubos de poliquetos (Williams y McDermott, 2004; Campos et al., 2011).

La fauna de cangrejos ermitaños en el Pacífico oriental

Recibido: 27 julio 2012; aceptado: 24 abril 2013

es relativamente bien conocida aunque aún quedan muchas áreas costeras por estudiar. Estudios recientes han permitido aumentar considerablemente el conocimiento de la diversidad y distribución de los cangrejos ermitaños de la superfamilia Paguroidea en la región (McLaughlin, 1981, 1982; Harvey y McLaughlin, 1991; McLaughlin y Haig, 1993; Lemaitre y McLaughlin, 1996; Hendrickx y Esparza-Haro, 1997; Lemaitre, 1999; Hendrickx y Harvey, 1999; Lemaitre y Cruz-Castaño, 2004; Hendrickx et al., 2008; Ayón-Parente, 2009; Ayón-Parente y Hendrickx, 2005, 2006, 2007, 2009, 2010).

De acuerdo con Hendrickx (1993), Hendrickx y Harvey (1999) y Ayón-Parente y Hendrickx (2010), en el Pacífico mexicano se reconocen 90 especies de 4 familias de Paguroidea, mientras que en la costa de Jalisco se han registrado 12 especies de las familias Coenobitidae, Diogenidae y Paguridae (Ríos-Jara et al., 2013). En bahía Chamela sólo se tiene el registro de 4 especies: *Aniculus elegans* Stimpson, 1859; *Calcinus californiensis* Bouvier, 1898; *C. explorator* Boone, 1930 y *Trizopagurus magnificus* (Bouvier, 1898), todas ellas asociadas a formaciones coralinas (López-Uriarte y Ríos-Jara, 2004; López-Uriarte et al., 2009).

La bahía Chamela se encuentra localizada en la costa central de Jalisco (19°32' N, 105°06' O), en el Pacífico central mexicano. Tiene una extensión aproximada de 7.5 km con dirección noroeste-suroeste y presenta una costa de tipo abrasivo con playas largas alternando con puntas rocosas (Cotler et al., 2002) (Fig. 1). Dentro de la bahía se encuentra una línea de islas e islotes en su mayoría conformados por acantilados rocosos, sólo algunas presentan playas arenosas o de canto rodado. El fondo marino de la bahía está constituido, principalmente, de

sustratos rocosos, coralinos y arenosos los cuales ofrecen diversas opciones de hábitat y refugio para las especies (López-Uriarte et al., 2009). Dada la gran riqueza de flora y fauna registradas en las islas de la bahía, se emitió un decreto en el Diario Oficial de la Federación (DOF) en 2002 en el que se les considera como área natural protegida con la categoría de Santuario (DOF, 2002). Este ecosistema es aledaño a la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, de la cual se tiene un extenso inventario de la flora y fauna (Conanp, 2008). Sin embargo, el conocimiento sobre la biodiversidad del Santuario Islas de la Bahía Chamela es todavía limitado (Román et al., 1991; León-Règagnon et al., 1997; López-Uriarte y Ríos-Jara, 2004; Nuño-Hermosillo et al., 2006; López-Uriarte et al., 2009; Galván-Villa, 2010; Ríos-Jara et al., 2013). Con el propósito de contribuir al conocimiento de la diversidad de invertebrados de la bahía Chamela, en el presente trabajo se registra la presencia y distribución de los cangrejos ermitaños recolectados en los distintos ambientes, además, el tipo de habitáculo (conchas) ocupado por éstos.

Materiales y métodos

Entre julio de 2007 y noviembre de 2011 se realizaron 10 salidas de muestreo en 10 localidades a lo largo de toda la bahía (Fig. 1), abarcando los ambientes supralitoral, intermareal y submareal somero. Los organismos se recolectaron manualmente mediante búsqueda directa en playas y recorridos con buceo autónomo en el submareal somero (≤ 10 m de profundidad). Los sitios de muestreo fueron ubicados con el geoposicionador satelital Garmin Etrex. El material recolectado fue fijado y preservado en etanol al 70%. Todos los ejemplares fueron medidos y sexados, con excepción de los que no pudieron extraerse de las conchas. La talla de los organismos se consideró a partir del largo del escudo (LE), desde la punta del diente rostral hasta la parte media posterior del escudo. Los organismos no medidos ni sexados se indican con NM y NS, respectivamente. El arreglo taxonómico de las familias se realizó de acuerdo con lo propuesto por McLaughlin et al. (2010).

Las conchas de gasterópodos utilizadas por los cangrejos ermitaños fueron separadas e identificadas de acuerdo con Keen (1971) y su identidad taxonómica actualizada con la revisión de Skoglund (2002). El material fue depositado en la colección de referencia del Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura (LEMA-CR) del Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad de Guadalajara (CUCBA-UDG) en Zapopan, Jalisco y en la Colección Regional de Invertebrados (EMU) en el Laboratorio de Invertebrados Bentónicos, ICMYL, UNAM, Mazatlán, México.

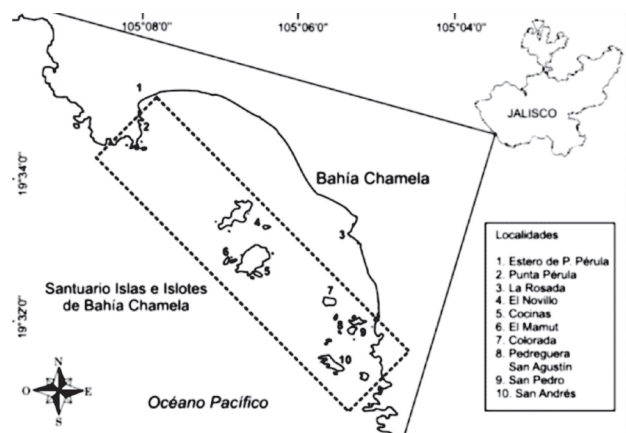


Figura 1. Localización de bahía Chamela y los sitios de muestreo.

Resultados

Se recolectaron 122 ejemplares de cangrejos ermitaños pertenecientes a las familias Coenobitidae (1 especie), Diogenidae (7 especies) y Paguridae (4 especies). Los organismos fueron recolectados en sustratos duros (roca y coral) y limo-arenoso localizados desde el supralitoral hasta 10 m de profundidad (Cuadro 1). Sólo la especie *Clibanarius lineatus* fue recolectada en el estero de Punta Pérula en sustrato lodoso. Del total de organismos revisados, 107 ocupaban una concha (Cuadro 2) y el resto no contaba con hábitculo.

Familia Coenobitidae Dana, 1851

Coenobita compressus H. Milne Edwards, 1837

Material examinado: isla San Andrés (19°31'21" N, 105°06'O), 03 Octubre 2008, intermareal rocoso, 3 machos (LE 1.7-2.6 mm), 3 hembras (LE 1.9-3.7 mm), LEMA-CE-15. Isla Cocinas (19°32'49" N, 105°06'35" O), 17 Julio 2007, intermareal rocoso, 3 machos (LE 3.6-4.1) y 7 hembras (LE 3.4-6.0), LEMA-CR-16. Isla San Pedro (19°32'10" N, 105°06'15" O), 24 Abril 2009, intermareal rocoso, 6 hembras (LE 3.75-5.28), LEMA-CR-17; 29 Noviembre 2011, manual, intermareal rocoso, 1 macho (LE 4.7 mm), 1 hembra (LE 2.9 mm), LEMA-CR-18.

Distribución: desde bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y el golfo de California, México hasta Paita, Perú; incluye las islas Revillagigedo, Cocos y Galápagos (Ball y Haig, 1974; Villalobos-Hiriart et al., 1989; Hendrickx y Harvey, 1999).

Comentarios: esta especie es considerada como una de las más conspicuas del ambiente intermareal rocoso. De acuerdo con Abrams (1978) y Rendón-Salinas (2000), *C. compressus* utiliza más frecuentemente las conchas de los gasterópodos *Nerita* sp. y *Mancinella* sp. En el presente estudio se observó un uso más frecuentemente de conchas de *Nerita scabricosta* Lamarck, 1822, seguida por *Cantharus sanguinolentus* (Duclos, 1833) (21%) y *Leucozonia cerata* (Wood, 1828) (29%). Con menor frecuencia se registraron las conchas de *Cerithium maculosum* Kiener, 1841, *Mancinella speciosa* (Valenciennes, 1832), *Mancinella triangularis* (Blainville, 1832), *Nassarius corpulentus* (C. B. Adams, 1852), *Cantharus elegans* (Griffith y Pidgeon, 1834, Ex Gray MS), *Columbella fuscata* Sowerby, 1832 y *Nodilittorina aspera* (Philippi, 1846) (Cuadro 2).

Familia Diogenidae Ortmann, 1892

Aniculus elegans Stimpson, 1859

Material examinado: El Novillo (19°33'15" N, 105°07'25" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 1 hembra (LE 4.4 mm), LEMA-CR-19.

Distribución: desde bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y el golfo de California, México hasta Ecuador (Holthuis, 1979; Snyder-Conn, 1980; Hendrickx y Harvey, 1999).

Comentarios: el único espécimen recolectado fue encontrado en una concha de *Conus brunneus* Wood, 1828 sobre coral duro (*Pocillopora* sp.), del cual se alimenta a la vez que contribuye a la producción de sedimentos calcáreos (Glynn, 1997).

Cuadro 1. Distribución vertical de los cangrejos ermitaños. Los géneros y las especies se presentan alfabéticamente. Sup= supralitoral; Int= Intermareal; Sub= Submareal

Familia	Especie	Sup	Int	Sub				Sustrato
				3 m	5 m	6 m	9 m	
Coenobitidae	<i>Coenobita compressus</i>	X						Roca
Diogenidae	<i>Aniculus elegans</i>						X	Coral
	<i>Calcinus californiensis</i>		X			X	X	Roca, coral, poliquetos
	<i>Clibanarius lineatus</i>		X					Limo-arena
	<i>Dardanus stimpsoni</i>					X	X	Roca
	<i>Paguristes</i> sp. 1						X	Pedacería de roca
	<i>Paguristes</i> sp. 2						X	Pedacería de roca
	<i>Trizopagurus magnificus</i>				X	X	X	Roca-coral
Paguridae	<i>Pagurus benedicti</i>						X	Pedacería de roca
	<i>Pagurus lepidus</i>			X				Roca
	<i>Pagurus nanodes</i>						X	Roca
	<i>Phimochirus roseus</i>					X	X	Roca

Cuadro 2. Conchas utilizadas por las especies de cangrejos ermitaños recolectados en bahía Chamela, Jalisco, México

Especies	<i>Coenobita compressus</i>	<i>Aniculus elegans</i>	<i>Calcinus californiensis</i>	<i>Clibanarius lineatus</i>	<i>Dardanus stimpsoni</i>	<i>Paguristes sp. 1</i>	<i>Paguristes sp. 2</i>	<i>Trizopagurus magnificus</i>	<i>Pagurus benedicti</i>	<i>Pagurus lepidus</i>	<i>Pagurus nanodes</i>	<i>Phimochirus roseus</i>	TOTAL
<i>Nerita scabricosta</i>	7		1										8
<i>Cantharus sanguinolentus</i>	7											3	10
<i>Leucozonia cerata</i>	1		1		1		2					3	8
<i>Cerithium maculosum</i>	1		1				4					1	7
<i>Mancinella speciosa</i>	2		6									1	9
<i>Mancinella triangularis</i>	1		2										3
<i>Nassarius corpulentus</i>	1												1
<i>Cantharus elegans</i>	1							1		1		1	4
<i>Collumbela fuscata</i>	2												2
<i>Nodilittorina aspera</i>	1												1
<i>Opeatostoma pseudodon</i>			1				4						5
<i>Rhinoclavis gemmata</i>			5							1			6
<i>Conus purpurascens</i>						1							1
<i>Tegula sp.</i>			4									1	5
<i>Cerithidea californica</i>				3									3
<i>Cerithidea cf. pulchra</i>				7									7
<i>Stramonita biserialis</i>					4			4					8
<i>Vasum caestus</i>					1								1
<i>Neorapana muricata</i>					5								5
<i>Cypreacassis coarctata</i>					1								1
<i>Cymatium lignarium</i>							1						1
<i>Bursa sp.</i>							1						1
<i>Homalocantha cf. oxyacantha</i>								1					1
<i>Favartia lappa</i>									2				2
<i>Anachis scalarina</i>											1		1
<i>Pilsbryspira garciacubasi</i>											1		1
<i>Muricopsis zeteki</i>												2	2
<i>Bursa corrugata</i>												2	2
<i>Conus brunneus</i>		1											1

Calcinus californiensis (Bouvier, 1898)

Material examinado: isla Mamut (19°32'45" N, 105°06'50" O), 27 Noviembre 2008, buceo, 10 m, 1 hembra (LE 4.1 mm), 1 ovígera, (LE 3.4 mm), LEMA-CR-20. Isla Cocinas (19°32'49" N, 105°06'35" O), 13 Noviembre 2007, buceo, 9 m, 4 machos (LE 3.03-4.14 mm), LEMA-CR-21; 14 Noviembre 2007, buceo, 2 machos (LE 3.7-4.4 mm); 19 Junio 2008, buceo, 8 m, 3 machos (LE 3.82-5 mm), LEMA-CR-22; 28 Noviembre 2011, buceo, 5 m, 4 Juv.,

LEMA-CR-23. El Novillo (19°33'15" N, 105°07'25" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 3 m, 8 machos (LE 2.1-4.9 mm), LEMA-CR-24. Isla Colorada (19°32'47" N, 105°07'29" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 10 m, 1 macho (LE 3.32 mm), LEMA-CR-25. Pedreguera San Agustín (19°32'0.41" N, 105°5'26.13" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 1 hembra (LE 2.5 mm), 1 macho (LE 1.9 mm), LEMA-CR-26. Isla San Pedro (19°32'10" N, 105°06'15" O), 01 Octubre 2008, buceo, 8 m, 1 macho

(LE 3.9 mm), 1 hembra (LE 3.6 mm); 29 Noviembre 2011, intermareal, 1 macho (LE 4.7 mm), 1 hembra (LE 2.8 mm), LEMA-CR-27.

Distribución: de bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y golfo de California, México hasta El Salvador (Poupin y Bouchard, 2006).

Comentarios: esta especie es muy parecida a *C. mclaughlinae* Poupin y Bouchard, 2006 y puede diferenciarse de ésta básicamente por su color en fresco. De acuerdo con Poupin y Bouchard (2006), la presencia de *C. californiensis* en bahía Magdalena debe ser tomada con reservas, ya que su identificación estuvo basada en material preservado y se requiere de material fresco de la localidad para confirmar su intervalo de distribución conocida.

En Los Troncones, Guerrero, *C. californiensis* ocupó al menos 18 especies de conchas de gasterópodos (Arce y Alcaraz, 2011), mientras que el presente estudio se encontró ocupando 8 especies, más abundantemente conchas de *M. speciosa* (29%) y *Rhinoclavis gemmata* (Hinds, 1844) (24%), y con menor frecuencia *Tegula* sp, *M. triangularis*, *C. maculosum*, *L. cerata*, *Opeatostoma pseudodon* (Burrow, 1815) y *N. scabricosta*.

Clibanarius lineatus (H. Milne-Edwards, 1848)

Material examinado: estero de Punta Pérula (19°35'06.23" N, 105°08'06.57" O), 28 Noviembre 2011, manual, 0-0.2 m, 4 machos (LE 2.3-3.8 mm), 1 hembra (LE 2.5 mm), 1 ovígera (LE 3.5 mm), LEMA-CR-28; 29 Noviembre 2011, manual, 0-0.5 m, 3 machos (LE 3.4-4.0 mm), 1 hembra (LE 3.6 mm) LEMA-CR-29.

Distribución: desde bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y golfo de California, México hasta Capón, Perú (Hendrickx et al., 2008).

Comentarios: de acuerdo con Rahayu y Forest (1992), *Clibanarius panamensis* Stimpson, 1859 es un sinónimo junior de *C. lineatus*. Sin embargo, de acuerdo con Hendrickx et al. (2008), las descripciones de color para esta especie varían a lo largo de su distribución en el Pacífico oriental y se hace necesario realizar más estudios para determinar si las distintas poblaciones denominadas como *C. lineatus* corresponden en realidad a una o más especies.

Los organismos recolectados ocupaban conchas de *Cerithidea* cf. *pulchra* (C. B. Adams, 1852) y *C. californica* Haldeman, 1840 (Cuadro 2). En la bahía de Altata y el estero de Urías en Sinaloa, *C. lineatus* ocupa principalmente las conchas de *Turritella gonostoma* Valenciennes, 1832 (Ayón-Parente, 2009). Borjesson y Szelistowski (1989) señalaron que en el golfo de Agua Dulce, Costa Rica la especie ocupa principalmente conchas de *Thais kioskiiformes* (Duclos, 1832), *Littoraria varia* (Sowerby, 1832) y *L. fasciata* (Gray, 1839).

Dardanus stimpsoni Ayón-Parente y Hendrickx, 2009

Material examinado: isla Colorada (19°32'47" N, 105°07'29" O), 19 Junio 2008, buceo, 9 m, 1 ovígera (LE 9.5 mm), LEMA-CR-30; 29 Junio 2009, buceo, 12 m, 1 ovígera (LE 6.4 mm), LEMA-CR-31; 29 Noviembre 2011, buceo, 10-12 m, 2 machos (LE 5.4-9.5 mm), 1 hembra (LE 9.2 mm), 1 ovígera (LE 6.6 mm), 1 Juv. NM, LEMA-CR-32. Isla Mamut (19°32'45" N, 105°06'50" O), 26 Junio 09, buceo, 10 m, 1 ovígera (LE 7.9 mm), LEMA-CR-33. El Novillo (19°33'15" N, 105°07'25" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 3 m, 2NS, NM, 1 ovígera (LE 8.0 mm), 1 macho (LE 13.0 mm), LEMA-CR-34. Rosada, 17 Julio 2007, 1 ovígera (LE 12.4 mm), LEMA-CR-35. Pedreguera San Agustín (19°32'0.41" N, 105°5'26.13" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 2 machos (LE 7.1-9.1 mm), LEMA-CR-36.

Distribución: golfo de California a Guerrero, México (Ayón-Parente, 2009; Ayón-Parente y Hendrickx, 2009).

Comentarios: de las especies de *Dardanus* en el Pacífico mexicano, ésta es la más común y con mayor amplitud batimétrica, desde los 2 a 144 m (Ayón-Parente, 2009; Ayón-Parente y Hendrickx, 2010). Las conchas ocupadas por estos organismos fueron *Neorapana muricata* (Broderip, 1832) (42%), *Stramonita biserialis* (de Blainville, 1832) (34%), *Cypreacassis coarctata* (Sowerby, 1825), *L. cerata* y *Vasum caestus* (Broderip, 1833), cada una con una contribución del 8%. Cabe resaltar, que en todos los casos las conchas fueron, además, usadas como sustrato para la fijación de la anémona *Calliactis* sp. De acuerdo con Ross (1971) *Dardanus* mantiene una asociación con la anémona *Calliactis* sp., la cual coloca sobre su concha y obtiene el beneficio de camuflaje, protección contra depredadores y cubierta cuando utiliza conchas débiles.

***Paguristes* sp. 1**

Material examinado: isla Cocinas (19°32'49" N, 105°06'35" O), 03 Octubre 2008, buceo, 10 m, 1 ovígera (LE 5.12 mm), EMU-9695.

Comentarios: se descubrió que la hembra recolectada en el presente estudio parece corresponder a una especie no descrita, muy similar a *Paguristes digueti* Bouvier, 1892 y *P. sanguinimanus* Glassell, 1938 (Ayón-Parente, en proceso). Fue recolectada en una concha de *Conus brunneus*.

***Paguristes* sp. 2**

Material examinado: isla Colorada (19°32'47" N, 105°07'29" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 12 m, 1 hembra (LE 4.3 mm), 1 ovígera (LE 3.8 mm), LEMA-CR-37. Pedreguera San Agustín (19°32'0.41" N, 105°5'26.13" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 2 machos (LE 2.2-4.2 mm), 2 hembra (LE 2.4-3.5 mm), 1 ovígera (LE 3.2 mm), 3 SS, SM LEMA-CR-38; 1 hembra (LE 5.9 mm), 1 macho (LE 5.3 mm), EMU-9697.

Comentarios: los ejemplares también corresponden a una especie nueva para la ciencia. Por la morfología de las escamas oculares, el diente rostral y los quelípedos, esta especie puede ser incluida dentro del complejo de especies de *Paguristes anahuacus* Glassell, 1938. Presenta mayor similitud morfológica con *P. anahuacus*, pero pueden diferenciarse fácilmente por el patrón de coloración. En *Paguristes* sp. 2 los pedúnculos oculares son crema y azul china sobre la mitad distal vs. crema con una banda café subdistal; los apéndices ambulatorios y quelípedos son de color naranja, mientras que en *P. anahuacus* son de un color crema uniforme. Las conchas más utilizadas por esta especie fueron *O. pseudodon* y *C. maculosum* (33% cada una), también se recolectaron en conchas de *L. cerata*, *Cymatium lignarium* (Broderip, 1833) y *Bursa* sp.

Trizopagurus magnificus (Bouvier, 1898)

Material examinado: isla Cocinas (19°32'49" N, 105°06'35" O), 13 Noviembre 2007, buceo, 9 m, 1 macho (LE 7.25 mm), LEMA-CR-39; 03 Octubre 2008, buceo, 9 m, 3 machos (LE 5.8-8.8 mm), LEMA-CR-40; 28 Noviembre 2011, 5 m, snorkel, 1 macho (LE 1.6 mm), LEMA-CR-41. El Novillo (19°33'15" N, 105°07'25" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 5 m, 1 hembra (LE 3.7 mm), LEMA-CR-42.

Distribución: desde bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y bahía Santa María, Sinaloa hasta el norte de Perú, incluyendo las islas Malpelo y Galápagos (Forest, 1995; Hendrickx y Harvey, 1999; Hendrickx et al. 2008).

Comentarios: esta especie es relativamente común en las localidades donde hay presencia del coral duro (*Pocillophora*) del cual se ha documentado que se alimenta (Guzmán, 1988). Sin embargo, en las localidades donde no existen formaciones coralinas se desconoce cuál es la dieta específica de este ermitaño. Es una especie común en la bahía Chamela. Se le encontró ocupando conchas de *S. biserialis* y *Homalocantha cf. oxyacantha* (Broderip, 1833) y *C. elegans*, sobre formaciones coralinas.

Familia Paguridae Latreille, 1803

Pagurus benedicti (Bouvier, 1898)

Material examinado: pedreguera San Agustín (19°32'0.41" N, 105°5'26.13" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 1 macho (LE 1.8 mm), 1 hembra (LE 1.8 mm). LEMA-CR-43.

Distribución: desde bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur y golfo de California, México hasta Ecuador (McLaughlin y Haig, 1993).

Comentarios: *Pagurus benedicti* se diferencia fácilmente del resto de las especies del grupo Provenzanoí en esta especie las escamas oculares terminan en un solo diente, mientras que

en las demás especies las escamas oculares están armadas con 2-6 dientes. Los 2 organismos recolectados ocupaban conchas de *Favartia lappa* (Broderip, 1833).

Pagurus lepidus (Bouvier, 1898)

Material examinado: Punta Pérula (19°34'53.71" N, 105°8'4.41" O), 24 Junio 09, buceo, 3 m, 1 macho (LE 2.1 mm), 1 ovígera (LE 1.9 mm), LEMA-CR-44.

Distribución: costa oeste de Baja California Sur y golfo de California, México a Perú (Haig y McLaughlin, 1991; Vargas y Cortés, 2006).

Comentarios: *Pagurus lepidus* es la especie del grupo Provenzanoí más ampliamente distribuida en el Pacífico este tropical. De acuerdo con Haig y McLaughlin (1991), ésta es una especie de coloración variable a lo largo de su distribución geográfica. Los organismos recolectados en bahía Chamela corresponden a la población sureña, caracterizada por llevar flagelos antenales usualmente con 3 artículos de color verde oliva interrumpidos por un artículo blanco, presentan también escudo moteado de color verde oliva y blanco, pedúnculos oculares moteados de color verde oliva y blanco con córnea roja, los pedúnculos antenulares presentan manchas blancas dorsalmente y bandas verdes proximalmente sobre el último segmento, con una banda verde oscura distalmente sobre el penúltimo segmento, quelípedos con dactilo blanco y el dedo fijo, palma, carpo y mero moteados de verde oliva y blanco. Fue recolectado en conchas de *C. elegans* y *R. gemmata*.

Pagurus nanodes Haig y Harvey, 1991

Material examinado: pedreguera San Agustín (19°32'0.41" N, 105°5'26.13" O), 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 1 macho (LE 1.4 mm), EMU-9698; mismos datos, 1 ovígera (LE 1.6 mm), LEMA-CR-45.

Distribución: Costa Rica a Ecuador (Haig y Harvey, 1991; Hendrickx y Harvey, 1999). En México solamente se había recolectado en Mazatlán (Ayón-Parente y Hendrickx, 2005).

Comentarios: este es el segundo registro de la especie para México (3.6 grados al sur de Mazatlán) e incluye una extensión en su distribución batimétrica de 3.5 a 9 m. Los organismos se encontraron ocupando conchas de *Anachis scalarina* (G.B. Sowerby, 1832) y *Pilsbryspira garciacubasi* Shasky, 1971.

Phimochirus roseus (Benedict, 1892)

Material examinado: isla Cocinas (19°32'49" N, 105°06'35" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 5 m, 3 machos (LE 4.1-5.1 mm), 2 ovígeras (LE 3.3-3.5 mm), LEMA-CR-46. Isla San Andrés (19°31'22.94" N, 105°5'11.92" O), 26 Noviembre 2008, buceo, 9 m, 1 hembra (LE 3.2 mm), LEMA-CR-47. Isla Colorada (19°32'47" N, 105°07'29" O), 19 Junio 2008, buceo, 9 m, 1 ovígera (LE 5.3 mm), LEMA-CR-48; 29 Noviembre 2011, buceo, 10 m, 1 macho (LE 4.0 mm), 1 ovígera (LE 3.7 mm), LEMA-CR-49.

El Novillo (19°33'15" N, 105°07'25" O), 28 Noviembre 2011, buceo, 5 m, 1 macho (LE 5.0 mm), 2 hembras (LE 2.6 mm), 1 ovígera (LE 4.9 mm), LEMA-CR-50; mismos datos, 1 macho (LE 5.4 mm), 1 hembra (4.5 mm), EMU-9694. Pedreguera San Agustín, 29 Noviembre 2011, buceo, 9 m, 1 macho (LE 3.0 mm), 1 hembra (LE 3.8 mm), LEMA-CR-51.

Distribución: de bahía Magdalena, costa oeste de Baja California Sur, isla San Pedro Mártir y bahía La Cholla, Sonora; golfo de California, México y Costa Rica a Ecuador (McLaughlin, 1982; Hendrickx y Harvey, 1999; Lemaitre y McLaughlin, 2003).

Comentarios: los organismos de bahía Chamela representan el primer registro de la especie en México al sur del golfo de California. El material fue recolectado entre los 5 y 10 m de profundidad, lo que representa un nuevo registro batimétrico, la especie había sido recolectada previamente de 0 a 3 m. Los especímenes ocuparon con mayor frecuencia conchas de *C. sanguinolentus* y *L. cerata*, con menor frecuencia, *Muricopsis zeteki* Hertlein y Strong, 1951, *Bursa corrugata corrugata* (Perry, 1811), *C. maculosum*, *M. speciosa*, *C. elegans* y *Tegula* sp.

Discusión

Las 12 especies de cangrejos ermitaños registrados en este estudio constituyen un 13.3% de las especies conocidas en la costa occidental mexicana y 9 de ellas representan nuevos registros para la localidad. El hallazgo de *P. nanodes* en Chamela corresponde al segundo registro de la especie en México y una ampliación en su distribución batimétrica a partir del reporte de Ayón-Parente y Hendrickx (2005), mientras que la captura de *P. roseus* representa el segundo registro en México fuera del golfo de California (Hendrickx y Harvey, 1999). Al igual que en la costa occidental mexicana, la familia Diogenidae fue la mejor representada en el área de estudio, con 7 especies. El género mejor representado fue *Pagurus* con 3 especies, seguido de *Paguristes* con 2 y el resto de los géneros tuvieron una sola especie. *Coenobita compressus* fue la única especie presente en el ambiente supralitoral. En el estero de Pérula, solamente se recolectó a *C. lineatus* y las especies restantes fueron capturadas en la bahía tanto en la porción intermareal como submareal (Cuadro 1).

Utilización de conchas vacías como hábitat. Los ermitaños de bahía Chamela utilizaron conchas de 29 especies de gasterópodos como hábitaculo. Entre las especies de ermitaños más abundantes se pudo observar cierta preferencia hacia algunos tipos de conchas. Los ejemplares de *C. compressus* ocuparon 10 especies distintas, de éstas *N. scabricosta* y *C. sanguinolentus* fueron las más utilizadas

(29% cada una), *C. californiensis* y *P. roseus* utilizaron 8 conchas distintas cada uno; *C. californiensis* mostró preferencia por *M. speciosa* (29%) y *R. gemmata* (24%), mientras que *P. roseus* lo hizo por *C. sanguinolentus* y *L. cerata* (21% cada una). Por su parte, *C. lineatus* utilizó solamente conchas de *C. cf. pulchra* (70%) y *Cerithidea californica* (30%), comunes en ambientes estuarinos. En realidad solamente 7 de las 29 especies de gasterópodos registrados como hábitaculo fueron las mayormente seleccionadas, representando casi el 54%, mientras que 15 gasterópodos fueron elegidos sólo en 1 o 2 ocasiones. Las 7 primeras se encuentran entre las más comunes en los ambientes intermareal y submareal somero de la bahía. Reese (1963) señala algunas de las características que influyen en la selección de la concha, como son: contraste con el fondo, movilidad, textura superficial, forma externa, la presencia de abertura, la abertura libre de obstrucciones, tamaño interno, concha con abertura hacia abajo, configuración interna y el peso. Rendón-Salinas (2000) menciona que los ermitaños seleccionan las conchas con base en su arquitectura y volumen, mientras que otros estudios indican que el uso de conchas está determinado principalmente por la disponibilidad de conchas y no necesariamente por la preferencia (Botelho y Costa, 2000; Barnes, 2005). En la bahía se han registrado al menos 215 especies de gasterópodos (Bastida-Izaguirre, datos no publ.). Sin embargo, un gran número de estas especies son raras, de tamaño muy pequeño o grande no apropiado para los cangrejos ermitaños, por lo que se requieren estudios más detallados que permitan determinar si la disponibilidad de conchas es un factor limitante para su selección por parte de las especies de ermitaños.

Elwood et al. (1979) y Elwood y Kennedy (1988) señalaron que la selección de un determinado tipo y forma de concha por parte de los cangrejos ermitaños tiene como consecuencia modificaciones en la morfología del cangrejo, por ejemplo, moldear y modificar su cefalotórax y abdomen. Algunas alteraciones morfológicas importantes son el resultado de la arquitectura de las conchas utilizadas (McLaughlin y Bailey-Brock, 1975; Vermeij, 1978). Por ejemplo, Glassell (1937, 1938) señala que *Paguristes digueti* usualmente habita conchas de *Strombus* y presenta una depresión de la porción precervical en el caparazón y un distendimiento de las regiones branquiales. Esto pudo observarse en *Paguristes* sp. 1, recolectada en una concha del género *Conus* que presentó un aplastamiento dorsoventral de cefalotórax y abdomen.

Con los resultados de este trabajo se incrementa el conocimiento de la riqueza de especies de ermitaños de bahía Chamela, lo que refleja la necesidad de aumentar el esfuerzo en el estudio de la biodiversidad del santuario para garantizar su conservación y manejo sustentable.

Agradecimientos

A los estudiantes y prestadores de servicio social que apoyaron este trabajo, en especial a Arizbeth Alonso y Ana Barragán. A Jorge Vega, jefe de la estación de Biología Chamela del IBUNAM, por todas las facilidades otorgadas durante las salidas de campo. DBI agradece al Conacyt por la beca No. 15477 otorgada para estudios de posgrado; asimismo, MAP agradece al Conacyt-México por el apoyo recibido durante su estancia postdoctoral en el CUCBA, Universidad de Guadalajara. Este proyecto fue financiado por la Universidad de Guadalajara a través del proyecto P3E 2011. A los revisores por los comentarios y sugerencias hechas al manuscrito.

Literatura citada

- Abrams, P. 1978. Shell selection and utilization in a terrestrial hermit crab, *Coenobita compressus* (H. Milne Edwards). *Oecologia* 34:239-253.
- Arce, E. y G. Alcaraz. 2011. Shell use by the hermit crab *Calcinus californiensis* at different levels of the intertidal zone. *Scientia Marina* 75:121-128.
- Ayón-Parente, M. 2009. Taxonomía, zoogeografía y aspectos ecológicos de los cangrejos ermitaños de la familia Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) del Pacífico mexicano. Tesis de doctorado, posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 465 p.
- Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2005. New record and color description of the hermit crab *Pagurus nanodes* Haig y Harvey (Anomura, Paguroidea, Paguridae) in the eastern tropical Pacific. *Crustaceana* 78:885-886.
- Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2006. A new species of *Stratiotes* Thomson, 1899 (Anomura, Paguroidea, Diogenidae) from eastern tropical Pacific. *Zoosystema* 28:487-497.
- Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2007. A new species of *Paguristes* Dana, 1851 (Anomura, Paguroidea, Diogenidae) from the Mexican Pacific. *Zootaxa* 1470:59-68.
- Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2009. A review of the *Dardanus sinistripes* (Stimpson, 1859) (Decapoda, Anomura, Diogenidae) species complex with the description of five new species from the Mexican Pacific. *Zootaxa Monograph* 2323:1-71.
- Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2010. Species richness and distribution of hermit crabs of the family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the eastern Pacific. *Nauplius* 18:1-12.
- Ball, E. E. y J. Haig. 1974. Hermit crabs from the tropical eastern Pacific. I. Distribution color and natural history of some common shallow-water species. *Bulletin Southern California Academy of Sciences* 73:95-104.
- Barnes, D. K. A. 2005. Body and resource size at the sea-land interface. *Marine Biology* 146:625-632.
- Borjesson, D. L. y W. A. Szelistowski. 1989. Shell selection, utilization and predation in the hermit crab *Clibanarius panamensis* Stimpson in a tropical mangrove estuary. *Journal Experimental of the Marine Biology and Ecology* 133:213-228.
- Botelho, A. Z. y A. C. Costa. 2000. Shell occupancy of the intertidal hermit crab *Clibanarius erythropus* (Decapoda, Diogenidae) on Sao-Miguel (Azores). *Hydrobiologia* 440:111-117.
- Campos-Martínez, B., N. Hernando-Campos y A. Bermúdez-Tobón. 2011. Distribución de cangrejos ermitaños (Anomura: Paguroidea) en el mar Caribe colombiano. *Revista de Biología Tropical* 60:233-252.
- Conanp (Comisión nacional de áreas naturales protegidas). 2008. Programa de conservación y manejo del Santuario Islas de la Bahía de Chamela, México, D. F. 149 p.
- Cotler, H., E. Durán y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. In *Historia natural de Chamela*, F. A. Noguera, J. H. Vega-Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada-Avendaño (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 17-79.
- De Grave, S., N. D. Pentcheff, S. T. Ah Yong, T.-Y. Chan, K. A. Crandall, P. C. Dworschak, D. L. Felder, R. M. Feldmann, C. H. J. M. Fransen, L. Y. D. Goulding, R. Lemaitre, M. E. Y. Low, J. W. Martin, P. K. L. Ng, C. E. Schweitzer, S. H. Tan y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. *Raffles Bulletin of Zoology* 21:1-109.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2002. Decreto por el que se declara área natural protegida con la categoría de Santuario a las islas La Pajarera, Cocinas, Mamut, Colorada, San Pedro, San Agustín, San Andrés y Negrita, y los islotes Los Anegados, Novillas, Mosca y Submarino, situadas en la bahía de Chamela. *Semarnat. México*, D. F. 5 p.
- Elwood, R. W. y H. Kennedy. 1988. Sex differences in shell preferences of the hermit crab *Pagurus bernhardus* L. *The Irish Naturalists' Journal* 22:436-440.
- Elwood, R. W., A. McClean, y L. Webb. 1979. Development of shell preferences by the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Animal Behavior* 27:940-946.
- Forest, J. 1995. Crustacea Decapoda Anomura: Révision du genre *Trizopagurus* Forest, 1952 (Diogenidae), avec l'établissement de deux genres nouveaux. In *Résultats des Campagnes MUSORSTOM*, A. Crosnier (ed.). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Vol. 163, Paris. p. 9-149.
- Galván-Villa, C. M. 2010. Variación espacial de ensamblajes de peces y su importancia en la conservación de Áreas Marinas Protegidas del Pacífico Central Mexicano. Tesis de maestría, Universidad de Guadalajara. 79 p.
- Glassell, S. A. 1937. The Templeton Crocker Expedition, XI. Hermit crabs from the Gulf of California and the west coast of Lower California. *Zoologica* 22:241-263.
- Glassell, S. A. 1938. New and obscure decapod crustacea from the West American coasts. *Transactions of the San Diego*

- Society of Natural History 8:27-36.
- Glynn, P. W. 1997. Bioerosion and coral-reef growth: a dynamic balance. *In* Life and death of coral reefs, C. Birkeland (ed.). Chapman and Hall, New York. p. 68-94.
- Guzmán, H. M. 1988. Distribución y abundancia de organismos coralívoros en los arrecifes coralinos de la isla del Caño, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 36:191-207.
- Harvey, A. W. y P. A. McLaughlin. 1991. Two new hermit crabs of the genus *Pagurus provenzoi* group (Crustacea, Anomura, Paguridae) from the eastern Pacific, with notes on their ecology. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 425:13-21.
- Hendrickx, M. E. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico mexicano. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Comisión Nacional de Biodiversidad y Ciqro, México D. F. p. 271-318.
- Hendrickx, M. E., M., Ayón-Parente, E. Félix-Pico y G. Vargas-López. 2008. Hermit crabs (Crustacea: Paguroidea) in the biological collection of CICIMAR, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, México. *In* Contribution to the study of east pacific crustaceans 5(1), M. E. Hendrickx (ed.). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 17-21.
- Hendrickx, M. E. y A. Esparza-Haro. 1997. A new species of *Clibanarius* (Crustacea: Anomura: Diogenidae) from the eastern tropical Pacific. *Zoosystema* 19:111-119.
- Hendrickx, M. E. y A. W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the eastern tropical Pacific. *Belgian Journal of Zoology* 129:363-389.
- Holthuis, L. B. 1979. A small collection of decapods Crustacea from Galapagos islands. Galapagos, etudi e recherche. Spedizione «L. Mares Gruppo Ricerche Scientifiche e Tecniche Subacquee». Pubblicato a cura del Museo Zoologico dell'Università di Firenze: 1-11.
- Keen, M. 1971. Sea shells of tropical west America. Stanford University Press, California. 792-854 p.
- Lemaitre, R. 1999. Crustacea Decapoda: a review of the species of the genus *Parapagurus* Smith, 1879 (Parapaguridae) from the Pacific and Indian Oceans. *In* Résultats des Campagnes MUSORSTOM, vol. 20, A. Crosnier (ed.). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. p. 303-378.
- Lemaitre, R. y E. Cruz-Castaño. 2004. A new species of *Pagurus* Fabricius, 1775 from the Pacific of Colombia, with a checklist of eastern Pacific species of the genus. *Nauplius* 12:71-82.
- Lemaitre, R. y P. A. McLaughlin. 1996. Revision of *Pylopagurus* and *Tomopagurus* (Crustacea: Decapoda: Paguridae), with the description of new genera and species. Part V. *Anisopagurus* McLaughlin, *Manucomplanus* McLaughlin and *Protoniopagurus* new genus. *Bulletin of Marine Science* 59:89-141.
- Lemaitre, R. y P. A. McLaughlin. 2003. Revision of *Pylopagurus* and *Tomopagurus* (Crustacea: Decapoda: Paguridae), with the description of new genera and species. Addendum and taxonomic summary. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 116:464-486.
- León-Régagnon, V., G. Pérez-Ponce de León y R. Lamothe-Argumedo. 1997. Hemiuriformes de peces marinos de la bahía de Chamela, México, con la descripción de una nueva especie del género *Hysterolecitha* (Digenea: Hemiuridae: Lecithasterinae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 68:1-34.
- López-Uriarte, E. y E. Ríos-Jara. 2004. Guía de macrofauna marina asociada a comunidades de coral del Pacífico central mexicano: corales y crustáceos. Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco. 84 p.
- López-Uriarte, E., E. Ríos-Jara, C. M. Galván-Villa, E. Juárez-Carrillo, I. Enciso-Padilla, E. G. Robles-Jarero y M. Perez-Peña, 2009. Macroinvertebrados bénticos del litoral somero de punta La Rosada, bahía Chamela, Jalisco. *Scientia-CUCBA* 11:57-68.
- McLaughlin, P. A. 1980. Comparative morphology of recent crustacea. W. H. Freeman, San Francisco, California. 177 p.
- McLaughlin, P. A. 1981. Revision of *Pylopagurus* and *Tomopagurus* (Crustacea: Decapoda: Paguridae), with the descriptions of new genera and species. Part II. *Rhodochurus* McLaughlin and *Phimochurus* McLaughlin. *Bulletin of Marine Science* 31:329-365.
- McLaughlin, P. A. 1982. Revision of *Pylopagurus* and *Tomopagurus* (Crustacea: Decapoda: Paguridae), with the descriptions of new genera and species. Part III, *Agarochirus* McLaughlin, *Enallopagurus* McLaughlin, and *Enalopaguropsis* McLaughlin. *Bulletin of Marine Science* 32:823-855.
- McLaughlin, P. A. y J. H. Bailey-Brock. 1975. A new Hawaiian hermit crab on the genus *Trizopagurus* (Crustacea, Decapoda, Diogenidae), with notes on its behavior. *Pacific Science* 29:259-266.
- McLaughlin, P. A. y J. Haig. 1993. Two new species of the Pacific component of the *Provenzano* group of *Pagurus* (Decapoda; Anomura; Paguridae) and a key to the regional species. *Bulletin of Marine Science* 52:642-668.
- McLaughlin, P. A., T. Komai, R. Lemaitre y D. L. Rahayu. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea) Part I, Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. *The Raffles Bulletin of Zoology* 23:5-107.
- Nuño-Hermosillo, A., E. Ríos-Jara, E. Espino-Barr y J. L. Gómez-Márquez. 2006. Aspectos biológicos pesqueros de la población de pepinos de mar *Isostichopus fuscus* en Chamela, Jalisco, México. *In* Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán, M. C. Jiménez-Quiroz y E. Espino-Barr (eds.). Sagarpa, Inapesca, Crip-Manzanillo, Colima. 463-473 p.
- Palumbi, S. R. 2001. The ecology of marine protected areas. *In* Marine ecology: the new synthesis, M. Bertness, S. D. Gaines y M. E. Hoy (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts. p. 509-530.
- Poupin, J. y J. M. Bouchard. 2006. The eastern Pacific species of the genus *Calcinus* Dana, 1851, with description of a

- new species from Clipperton island (Decapoda, Anomura, Diogenidae). *Zoosystema* 28:465-486.
- Rahayu, D. L. y J. Forest. 1992. Le genre *Clibanarius* (Crustacea, Decapoda, Diogenidae) en Indonésie, avec la description de six espèces nouvelles. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 14:745-779.
- Reese, E. S. 1963. The behavioral mechanisms underlying shell selection by hermit crabs. *Behaviour* 21:78-126.
- Rendón-Salinas, E. 2000. Elección de conchas, por parte de cangrejos ermitaños *Coenobita compressus*, de dos géneros diferentes de gasterópodos. *Ciencia y Mar* 4:51-54.
- Ríos-Jara, E., C. M. Galván-Villa, F. A. Rodríguez-Zaragoza, E. López-Urriarte, D. Bastida-Izaguirre y F. A. Solís-Marín. 2013. Los equinodermos (Echinodermata) de bahía Chamela, Jalisco, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84:263-279.
- Román-Contreras, R., F. M. Cruz-Abrego y A. L. Ibáñez-Aguirre. 1991. Observaciones ecológicas de los moluscos de la zona intermareal rocosa de la bahía de Chamela, Jalisco, México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología* 62:17-32.
- Ross, D. M. 1971. Protection of hermit crabs (*Dardanus* spp.) from octopus by commensal sea anemones (*Calliactis* spp.). *Nature* 230:401-402.
- Skoglund, C. 2002. Panamic province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2001. *The Festivus, Supplement (XXXIII)*. 286 p.
- Snyder-Conn, E. 1980. Arthropoda: Crustacea, Paguroidea and Coenobitoidea. In *Common intertidal invertebrates of the Gulf of California*, R. Brusca (ed.). University of Arizona, Tucson. 275-285 p.
- Tsang, L. M., T. Y. Chan, S. T. Ah Yong y K. H. Chu. 2011. Hermit to king, or hermit to all: multiple transitions to crab-like forms from hermit crab ancestors. *Systematic Biologists* 60:616-629.
- Vargas, R. y J. Cortés. 2006. Biodiversidad marina de Costa Rica: Crustacea: infraorden Anomura. *Revista de Biología Tropical* 54:461-488.
- Vermeij, G. J. 1978. *Biogeography and adaptation: patterns of marine life*. Harvard University Press. Cambridge. 416 p.
- Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. Nates, A. Cantú, M. D. Valle, P. Flores, E. Lira y P. Schmidtsdorf. 1989. Listados faunísticos de México I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del golfo de California, México. *Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México*. D. F. 114 p.
- Williams, J. D. y J. J. McDermott. 2004. Hermit crab biocoenoses: a worldwide review of the diversity and natural history of hermit crab associates. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 305:1-128.



Descripción de los estadios ninfales de *Edessa reticulata* y *Edessa jugata* (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae) para Oaxaca y Veracruz

Description of nymphal states of *Edessa reticulata* and *E. jugata* (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae) from Oaxaca and Veracruz

Guillermina Ortega-León[✉] y Martín Leonel Zurita-García

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

✉ ortegag@ib.unam.mx

Resumen. Se describen e ilustran fotográficamente los estadios ninfales y adultos de *Edessa reticulata* Dallas para el estado de Oaxaca y *E. jugata* Westwood para el estado de Veracruz.

Palabras clave: Hemiptera, Heteroptera Pentatomidae.

Abstract. The nymphal and adult stages of *Edessa reticulata* Dallas for the state of Oaxaca and *E. jugata* Westwood for the state of Veracruz are described and illustrated photographically.

Key words: Hemiptera, Heteroptera, Pentatomidae.

Introducción

La subfamilia Edessinae Amyot y Serville, 1843 (Heteroptera: Pentatomidae) consta de 4 géneros: *Edessa* Fabricius, 1803 con 259 especies descritas; *Olbia* Stål, 1862 con 5 especies; *Pantochlora* Stål, 1870 con 1 especie y *Peromatus* Amyot y Serville, 1843 con 7 especies. Uno de los caracteres más peculiares de Edessinae es la estructura del metasterno, que es muy elevado, fuertemente prolongado y bífido basalmente, mientras que los lóbulos de la bifurcación descansan sobre el mesosterno. Dentro de la subfamilia, este escudo tiene una gran variación, aún así este carácter es específico. Su función es desconocida, podría relacionarse con el sonido emitido, sirviendo como caja de resonancia. Otro carácter taxonómicamente importante es el que Sharp (1890) denominó “proceso lateral superior”, para referirse a un par de procesos sobre el diafragma del pigóforo, localizados lateralmente al proctiger y frente a los parámeros; Dupuis (1959) lo abrevia como “proceso superior” (Fernández y van Doesburg, 2000).

Todas las especies de Edessinae son fitófagas, se alimentan de brotes y hojas jóvenes de diversos tipos de plantas, sobre todo leguminosas. Se distribuyen en la región Neotropical (Cervantes, 1999). Se han realizado estudios sobre los ciclos biológicos de *Edessa meditalunda* (F.), por ser una plaga de importancia económica para el frijol de soya, alfalfa y arroz (Panizzi et al. 2000); también ataca diferentes especies de solanáceas, incluyendo el

tomate y la papa, así como algodón, tabaco y papaya. *Edessa aulacosterna* Stål es considerada plaga del fruto del camu camu (Myrtaceae) en Ucayali, Perú (Iannacone et al. 2007). *Edessa jugata* W. es mencionada sobre salvia negra (Callan, 1948). El género presenta amplia diversidad en tamaño, forma y color, lo que hace difícil su estudio; Fernández y van Doesburg (2000) proponen para su revisión la necesidad de separar el género en grupos pequeños de especies afines. En este trabajo se presentan los estadios ninfales de 2 especies de *Edessa*, con el fin de contribuir al conocimiento de su biología y del posible control como plaga de diversas especies de importancia económica.

Materiales y métodos

Los ejemplares se recolectaron en su planta de alimentación, estando presentes todos los estadios ninfales en la misma planta. Se conservaron en alcohol al 70%. El presente estudio se basó en individuos depositados en la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología de la UNAM. Se revisaron 120 ejemplares (machos, hembras y ninfas) de *E. jugata* y *E. reticulata*. Sólo se recolectaron y revisaron los huevecillos de *E. jugata*. Las fotografías de los ejemplares (Figs. 1, 2) se realizaron en la Unidad de informática para la biodiversidad (Unibio) con el equipo Leica (Microscopio modelo Z16 APO-A, cámara modelo Leica DFC490) y el programa Leica Application Suite, además del programa Photoshop. Los dibujos (Fig. 3) se realizaron con cámara clara y

Recibido: 17 septiembre 2012; aceptado: 05 marzo 2013

técnica de puntillismo. Las medidas se dan en mm, con una variable entre 1 y 10 ejemplares, dependiendo del número existente

Descripciones

Edessa reticulata Dallas (Figs. 1a-f; 3a, b, e, g, i)

Ninfa de primer estadio (Fig. 1a). Ovoide, ligeramente convexo dorsalmente, con el ancho máximo entre los segmentos abdominales II y III, puntuaciones escasas. Coloración. Cabeza, pronoto, segmentos antenales I y II, $\frac{1}{2}$ basal de segmentos antenales III y IV; los 3 pares de patas pardo amarillento; segmentos abdominales anaranjado rojizo; $\frac{2}{3}$ apicales de los segmentos antenales III y IV pardo; placas laterales y mesiales, con escasas puntuaciones pardo oscuras en tylus y juga, protórax, mesotórax, metatórax, placas mesiales y laterales de segmentos abdominales y porción central de los ángulos anterolaterales del pronoto, placas laterales de los segmentos abdominales pardo obscuro; $\frac{2}{3}$ de márgenes anterolaterales del pronoto y porción central de los márgenes laterales de cada segmento abdominal blanquecino; ojos rojizos. Cabeza declivente encajada en pronoto, tylus más corto que los juga, siendo los ápices de estos últimos apicalmente rectos y del tylus ligeramente triangulado; ojos sésiles, rostro apenas sobrepasando mesocoxa. Tórax. Pronoto, mesonoto y metanoto más anchos que largos, borde anterior del pronoto levemente redondeado y márgenes laterales ligeramente dentados; ángulos humerales prolongados posteriormente. Abdomen. Pseudosuturas visibles, placas laterales triangulares, cubriendo $\frac{3}{4}$ partes de los segmentos conexivales con márgenes laterales lisos, placas mesiales en segmentos III-IV, IV-V, V-VI, VII, VIII y IX; la primera rectangular y estrecha en porción media, la segunda semirectangular, la tercera casi tan larga como ancha, las 3 últimas muy pequeñas; las 3 primeras con las aberturas de las glándulas senescentes pareadas, espiráculos y tricobotrios no visibles. Medidas (n= 1): longitud del cuerpo 6.15. Cabeza: longitud total 0.89, ancho entre ojos 1.81, distancia interocular 0.94; segmentos antenales I 0.46, II 1.40, III 1.45, IV 1.62; segmentos rostrales I 0.62, II 0.67, III 0.42, IV 0.43. Pronoto: longitud total 0.84, ancho entre ángulos frontales 2.14, ancho entre ángulos humerales 4.27; longitud fémur posterior 2.14, longitud tibia posterior 2.3; tarsos posteriores I 0.44; II 0.62

Ninfa de segundo estadio (Fig. 1b). Ovalado, más alargado que el primer estadio, ligeramente convexo dorsalmente, con el ancho máximo entre segmentos abdominales II-III, escasas puntuaciones dorsales presentes. Coloración. Cabeza amarillo pálido, con 2 pares de franjas pardo oscuras, una sobre el tylus y otra sobre los juga, sobre las cuales se encuentra una línea de puntuaciones, margen apical de los

juga y base de cabeza pardo oscuro; segmentos antenales I y II y base del III y IV pardo amarillento, segmento III y $\frac{3}{4}$ partes del ápice pardo oscuro; ojos pardo rojizo; pronoto, mesonoto y metanoto pardo amarillento con márgenes posterolaterales pardo oscuro, con escasas puntuaciones pardo oscuras, $\frac{2}{3}$ del margen anterolateral del pronoto blanquecino; segmentos abdominales con los márgenes anaranjado claro, placas mesiales pardo oscuras, con la abertura de las glándulas senescentes blanquecinas, placas laterales de los segmentos abdominales pardo oscuras de forma triangular, con una mancha redonda blanquecina en el centro, incluyendo las del segmento IX; fémures y tibias de los 3 pares de patas amarillo pálido, con los tarsos pardo claro. Cabeza declivente, casi tan larga como ancha entre los ojos y encajada en el pronoto; márgenes anteriores de los juga semicuadrados; ojos sésiles, rostro alcanzando mesocoxa. Tórax. Margen anterior del pronoto marcadamente cóncavo y con los ángulos anterolaterales prolongados y redondeados, márgenes posterolaterales prolongados posteriormente, semiangulosos, mesonoto con los ángulos posterolaterales ligeramente prolongados y redondeados, metanoto con márgenes laterales ligeramente convexos. Abdomen. Pseudosuturas visibles, placas laterales triangulares abarcando la mitad de los segmentos abdominales, espiráculos ligeramente esclerosados; tricobotrios no visibles. Medidas (n= 1): longitud del cuerpo 7.47. Cabeza: longitud total 1.09, ancho entre ojos 1.85, distancia interocular 1.01; segmentos antenales I 0.46, II 1.45, III 1.44, IV 1.62; segmentos rostrales I 0.59, II 0.64, III 0.43, IV 0.44. Pronoto: longitud total 0.88, ancho entre ángulos frontales 2.24, ancho entre ángulos humerales 4.41; longitud del fémur posterior 2.19, longitud de tibia posterior 2.39, tarsos posteriores I 0.39, II 0.64.

Ninfa de tercer estadio (Fig. 1c). Ovoide, dorsalmente convexo y con ancho máximo entre los segmentos abdominales III y IV, escasas puntuaciones dorsales. Coloración. Cabeza pardo amarillento, con 2 franjas pardo oscuro sobre la base de la cabeza y margen anterior de los juga; ojos rojos, segmentos antenales I y II y base del III y IV amarillo pálido, $\frac{3}{4}$ partes de segmentos II y IV pardo, segmentos rostrales amarillo con ápice del IV pardo oscuro. Cabeza declivente, casi tan larga como ancha entre los ojos y encajada en el pronoto, márgenes anteriores de los juga semicuadrados, uniéndose por delante del tylus; ojos sésiles; rostro alcanzando mesocoxa. Tórax. Margen anterior del pronoto cóncavo, con los márgenes anterolaterales prolongados y semiredondeados, márgenes posterolaterales prolongados posteriormente, ligeramente angulosos; mesonoto con los ángulos laterales redondeados y prolongados posteriormente. Abdomen. Pseudosuturas visibles, placas laterales triangulares, abarcando la mitad de los segmentos abdominales, espiráculos ligeramente

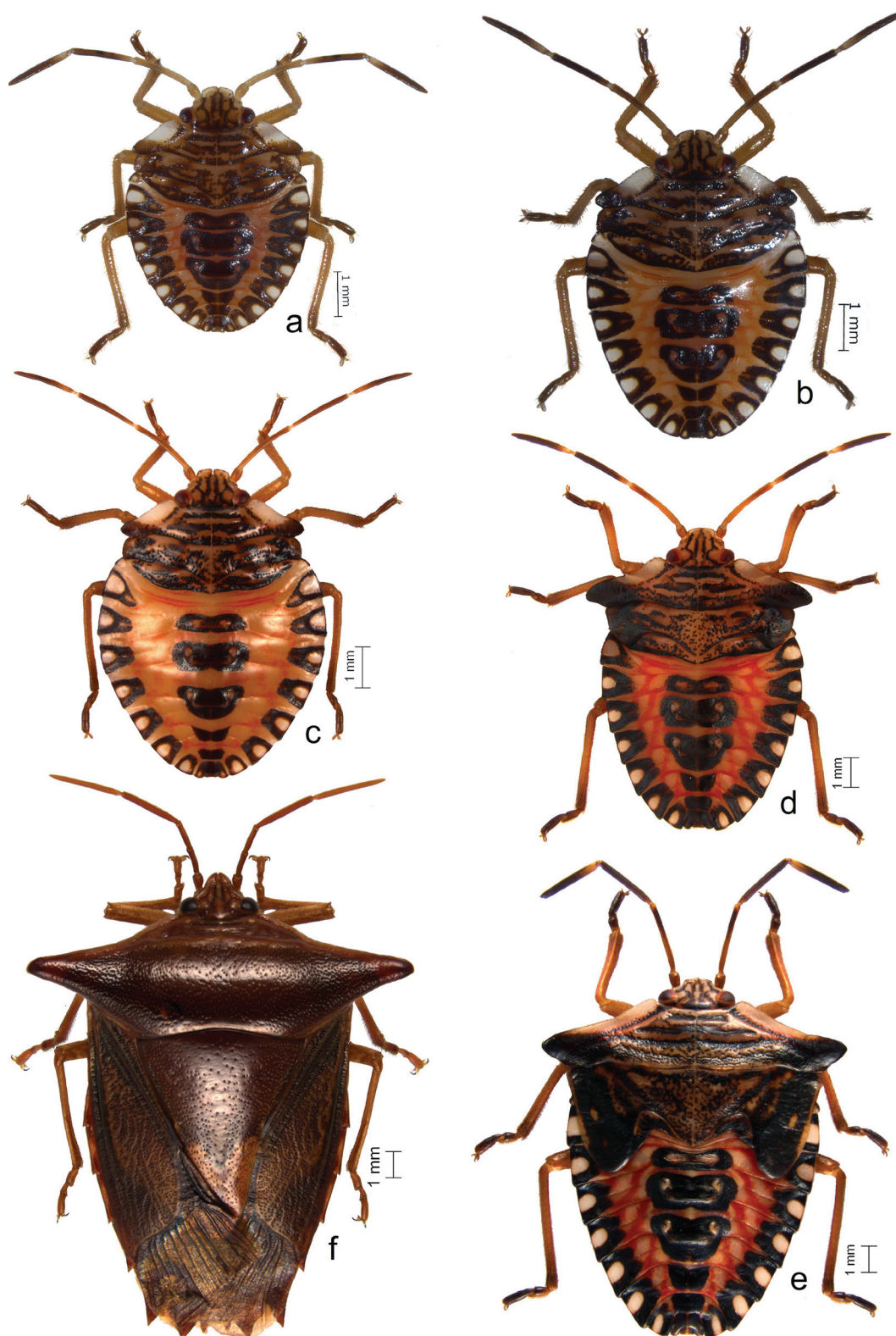


Figura 1. Vista dorsal de los estadios de *Edessa reticulata* Dallas: a, primer estadio; b, segundo estadio; c, tercer estadio; d, cuarto estadio; e, quinto estadio; f, adulto.

esclerosados, tricobotrios no visibles. Medidas ($n=1$): longitud del cuerpo 7.45. Cabeza: longitud total 1.12, ancho entre ojos 1.83, distancia interocular 0.99; segmentos antenales I 0.49, II 1.49, III 1.42, IV 1.66; segmentos rostrales I 0.58, II 0.63, III 0.40, IV 0.43. Pronoto: longitud total 0.89, ancho entre ángulos frontales 2.19, ancho entre ángulos humerales 4.46, longitud del fémur posterior 2.15, longitud tibia posterior 2.39, tarsos posteriores I 0.40, II 0.62.

Ninfa de cuarto estadio (Fig. 1d). Semitriangular, ligeramente convexa dorsalmente, con el ancho máximo entre los ángulos humerales, escasas puntuaciones dorsales. Coloración. Cabeza, parte media del pronoto, mesonoto, metanoto, segmentos rostrales I y II y $\frac{1}{3}$ basal de los segmentos antenales III - IV, 3 pares de patas y 2 franjas de puntuaciones sobre tylus, juga y base de cabeza prolongándose hacia margen lateral del pronoto, $\frac{2}{3}$ de segmentos antenales III y IV, ápices de ángulos humerales, márgenes laterales del mesonoto y metanoto, placas laterales y mesiales de segmentos abdominales y ápice del último segmento rostral pardo oscuro; márgenes anterolaterales hasta $\frac{2}{3}$ partes apicales del pronoto y segmentos abdominales blanquecino, a excepción de los márgenes de cada segmento que son anaranjado rojizo, centro de las placas laterales de los segmentos abdominales y abertura de las glándulas senescentes de las placas mesiales también blanquecinos; ojos rojos. Cabeza declivente, tan larga como ancha y encajada en el pronoto, margen apical de los juga recto, uniéndose por delante del tylus, ojos redondeados, sésiles, ocelos ausentes, rostro alcanzando las mesocoxas. Tórax. Margen anterior del pronoto fuertemente cóncavo, ángulos anterolaterales ligeramente aserrados y prolongándose anteriormente, alcanzando $\frac{1}{3}$ de los ojos, ángulos humerales rectos y prolongándose lateralmente y con el ápice ligeramente triangulado. Abdomen. Almohadillas alares cubriendo hasta el segundo segmento abdominal, placas mesiales esclerosadas perfectamente delimitadas; espiráculos elípticos y con tricobotrios en línea media posterior con respecto a los espiráculos. Medidas ($n=5$): longitud del cuerpo 9.8 ± 1.2 . Cabeza: longitud total 1.16 ± 0.1 , ancho entre ojos 2.28 ± 0.3 , distancia interocular 1.19 ± 0.1 ; segmentos antenales I 0.60 ± 0.02 , II 1.99 ± 0.04 , III 1.99 ± 0.03 , IV 2.16 ± 0.01 ; segmentos rostrales I 0.87 ± 0.01 , II 1.03 ± 0.03 , III 0.49 ± 0.02 , IV 0.56 ± 0.02 . Pronoto: longitud total 1.4 ± 1 , ancho entre ángulos frontales 2.68 ± 0.5 , ancho entre ángulos humerales 7.71 ± 1.5 ; longitud del fémur posterior 3.01 ± 1 , tibia posterior 3.30 ± 0.09 , tarsos I 0.54 ± 0.2 , II 0.68 ± 0.2 .

Ninfa de quinto estadio (Fig. 1e). Triangular, dorsalmente convexa, ancho máximo entre los ángulos humerales. Coloración muy semejante al cuarto estadio. Cabeza declivente, tan larga como ancha y fuertemente encajada en el pronoto, margen apical de los juga rectos y uniéndose

por delante del tylus, rostro alcanzando los mesocoxas, manchas oclares presentes. Tórax. Margen anterior del pronoto fuertemente cóncavo, márgenes anterolaterales ligeramente o no aserrados y prolongándose anteriormente alcanzando $\frac{1}{3}$ de los ojos, ángulos humerales rectos y fuertemente prolongándose lateralmente y con el ápice triangulado. Abdomen. Escudo metasternal levemente esbozado, almohadillas alares bien desarrolladas y alcanzando el ápice del segmento abdominal III, escutelo alcanzando la base del segmento abdominal II, placas mesiales fuertemente esclerosadas y marcadas, espiráculos presentes con los tricobotrios alineados posteriormente. Medidas ($n=5$): longitud del cuerpo 13.25 ± 0.09 . Cabeza: longitud total 1.27 ± 0.15 , ancho entre ojos 2.85 ± 0.20 , distancia interocular 1.51 ± 0.10 ; segmentos antenales I 0.95 ± 0.02 , II 2.70 ± 0.03 , III 2.52 ± 0.02 , IV 2.42 ± 0.01 ; segmentos rostrales I 1.15 ± 0.25 , II 1.28 ± 0.04 , III 0.68 ± 0.02 , IV 0.73 ± 0.01 . Pronoto: longitud total 2.13 ± 0.09 , ancho entre ángulos frontales 3.41 ± 0.03 , ancho entre ángulos humerales 11.3 ± 0.05 . Escutelo: longitud total 2.88 ± 0.03 , ancho máximo; longitud del fémur posterior 4.59 ± 0.05 , tibia posterior 4.67 ± 0.02 ; tarsos: I 0.80 ± 0.1 , II 0.42 ± 0.1 , III 0.89 ± 0.2 (Figs. 1f; 3a, b, e, g, i).

Adulto (Fig. 1f). Cuerpo triangular, puntuaciones sobre superficie del cuerpo incoloras. Coloración: cuerpo desde amarillo cremoso, pasando por anaranjado hasta pardo oscuro, venas del *corium* visiblemente marcadas formando una retícula, membrana hemielitral más oscuras que el resto del cuerpo; porción central del tylus, márgenes externo e interno de los juga, base de los ojos y ocelos, márgenes anterolaterales del pronoto, carena transversal del pronoto con los callos pronotales de color más claro que resto del cuerpo formando una estructura característica de la especie; pronoto, escutelo y conexivo del mismo color, ya sea pardo rojizo, pardo oscuro o amarillo cremoso; ápice de los ángulos humerales más oscuro. Cabeza declivente más ancha que larga, ápices de los juga semitriangulares, largos y uniéndose por delante del tylus, márgenes de los juga carenados, búcula corta, truncada, levemente redondeada; segmento antenal I más corto que los restantes, rostro corto alcanzando la mitad del mesonoto y encajándose perfectamente en el escudo mesosternal; primer segmento claramente sobrepasando la búcula; segmento II tan largo como III y IV juntos. Tórax. Pronoto fuertemente declivente, ángulo externo del margen anterolateral con una pequeña espina, mitad del margen lateral con pequeñas líneas transversas, extremo posterior del margen lateral liso, ángulos humerales cónicos prolongados hacia los lados y rectos con los ápices redondeados; escudo metasternal abarcando mesosterno sobrepasando ligeramente el metasterno, grueso, más largo que ancho, ligeramente bifido, lóbulos anteriores

anchos y semiredondeados, posteriormente con una bifurcación no tan amplia ni profunda en donde encaja la espina abdominal, la cual es aguzada y pequeña, lóbulos posteriores del escudo metasternal cortos y redondeados; en vista lateral escudo metasternal ligeramente elevado no cubriendo los últimos segmentos rostrales, escudo liso y sin puntuaciones (Figs. 3a, b); ápice del escutelo en forma de lengua terminando en pico, *corium* densamente punteado y reticulado, membrana hemielitral hialina y castaña oscura a negra. Abdomen. Conexivo bien expuesto elevado hacia arriba, cada segmento con áreas cóncavas punteadas anterior y, posteriormente, ángulos posterolaterales de los segmentos conexivales II al VIII, prolongados hacia fuera y atrás terminando en una pequeña espina pardo oscura a negra.

Adulto ♂ (Figs. 3a, b, e, g). Pigóforo en vista ventral ampliamente cóncavo, diafragma con el proceso superior ancho en forma de escama, parámero bilobulado en forma de guante, lóbulo posterior con una hendidura transversal, entre $1\frac{1}{2}$ apical. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 16.86 ± 1 . Cabeza: longitud total 1.36 ± 0.20 , ancho entre ojos 2.95 ± 0.16 , distancia interocular 1.52 ± 0.12 , distancia interocelar 0.80 ± 0.10 ; segmentos antenales I 0.95 ± 0.1 , II 1.43 ± 0.1 , III 1.58 ± 0.02 , IV 2.67 ± 0.04 , V 2.71 ± 0.03 ; segmentos rostrales I 1.29 ± 0.30 , II 1.28 ± 0.48 , III 0.76 ± 0.30 , IV 0.81 ± 0.20 . Pronoto: longitud total 3.42 ± 1 , ancho entre ángulos frontales 3.08 ± 0.04 , ancho entre ángulos humerales 14.20 ± 0.09 . Escutelo: longitud total 8.25 ± 1.2 , ancho máximo 6.12 ± 0.1 ; longitud del fémur posterior 4.77 ± 0.1 , tibia posterior 4.77 ± 0.4 , tarsos: I 0.84 ± 0.1 , II 0.27 ± 0.16 , III 0.83 ± 0.3 .

Adulto ♀ (Fig. 3i). Gonocoxito VIII rugoso, con el margen anterior triangular; laterotergito VIII triangular, terminando en la espina negra, cada uno con un espiráculo, sobrepasando el ápice del ángulo posterolateral del segmento VII, gonocoxito 9 en forma de espada, segmento X convexo (Fig. 3i). Medidas (n= 1): longitud del cuerpo 18.3 ± 2 . Cabeza: longitud total 2.12 ± 0.24 , ancho entre los ojos 2.98 ± 0.24 , distancia interocular 1.5 ± 0.12 , distancia interocelar 0.79 ± 0.12 ; segmentos antenales I 0.56 ± 0.3 , II 1.45 ± 0.3 , III 1.74 ± 0.03 , IV 3.1 ± 0.03 , V 3.0 ± 0.40 ; segmentos rostrales I 0.88 ± 0.48 , II 1.56 ± 0.48 , III 1.84 ± 0.32 , IV 0.89 ± 0.24 . Pronoto: longitud total 4.02 ± 1 , ancho entre ángulos frontales 3.42 ± 0.06 , ancho entre los ángulos humerales 14.6 ± 3.3 . Escutelo: longitud total 8.0 ± 1.2 , ancho máximo 6.4 ± 2 ; longitud del fémur posterior 5.4 ± 0.96 ; longitud de la tibia posterior 4.7 ± 0.6 ; tarsos: I 0.81 ± 0.2 , II 0.49 ± 0.25 , III 0.90 ± 0.4 .

Resumen taxonómico

Localidad. México: Oaxaca, Zimatlán, 5 km O de San Martín Lachila, 12/07/2004, $96^{\circ}52'32.6''/16^{\circ}35'65.3''$, Col. L. Cervantes y C. Mayorga.

Hábitos. Se recolectó a la orilla de una brecha sobre una leguminosa no identificada.

Edessa jugata Westwood (Figs. 2a-g; 3c, d, f).

Huevo (Fig. 2a). En forma de barril, *corium* liso, con pocas puntuaciones, pseudopérculo con cerca de 40 puntuaciones micropilares, masas de huevecillos arregladas en 2 hileras irregulares, los huevos no se lograron medir por su alto grado de deshidratación.

Ninfa de primer estadio (Fig. 2b). Ovoide, convexo dorsalmente, ancho máximo entre los segmentos abdominales II y III, con escasas vellosidades en márgenes laterales de pronoto, mesonoto, metanoto y todos los segmentos abdominales. Coloración. Cuerpo, en general, anaranjado rojizo, a excepción de los 3 pares de patas que son pardo claro amarillento; segmentos del rostro y las uñas tarsales pardo oscuro; ojos rojos; no presenta puntuaciones. Cabeza declivente, casi tan larga como ancha entre los ojos y fuertemente encajada en el pronoto, márgenes anteriores de los juga redondeados, separados por el tylus, ojos sésiles, rostro grueso alcanzando metacoxa. Tórax. Margen anterior del pronoto ampliamente cóncavo, con los ángulos anteriores ligeramente redondeados, ángulos humerales truncados, márgenes laterales del pronoto, mesonoto y metanoto con escasas vellosidades. Abdomen: Pseudosuturas y placas laterales no visibles, así como espiráculos y tricobotrios. Medidas (n= 1): longitud del cuerpo 2.28; ancho del cuerpo 1.8. Cabeza: longitud total 0.18, ancho entre ojos 0.66; segmentos antenales I 0.12, II 0.30, III 0.33, IV 0.66; segmentos rostrales I 0.30, II 0.33, III 0.27, IV 0.24. Pronoto: longitud total 0.51, ancho entre ángulos frontales 1.44; ancho entre ángulos humerales 2.73; longitud fémur posterior 0.66, longitud tibia posterior 0.69, tarsos posteriores I 0.15, II 0.62.

Ninfa de segundo estadio (Fig. 2c). Ovalado, levemente convexo dorsalmente, ancho máximo entre los segmentos abdominales II y III, ligeramente dentado en el margen lateral del pronoto, mesonoto, metanoto y segmentos abdominales, escasas puntuaciones dorsales presentes sobre las líneas de los segmentos del cuerpo. Coloración. Parte central de la cabeza, pronoto, mesonoto y metanoto pardo claro; ápice de los juga, porción lateral de cabeza, pronoto, mesonoto y metanoto blanquecinos; pardo amarillento $\frac{1}{2}$ basal de 3 pares de patas incluyendo tarsos, ventralmente margen anterior y porción media del prosterno; mesonoto, metanoto, y centro de últimos segmentos abdominales pardo; ojos rojos. Cabeza declivente, casi tan larga como ancha entre los ojos y encajada en pronoto; márgenes anteriores de los juga redondeados, uniéndose por delante del tylus, ojos sésiles; rostro grueso ligeramente alcanzando metacoxa. Tórax. Margen anterior del pronoto ampliamente cóncavo, con

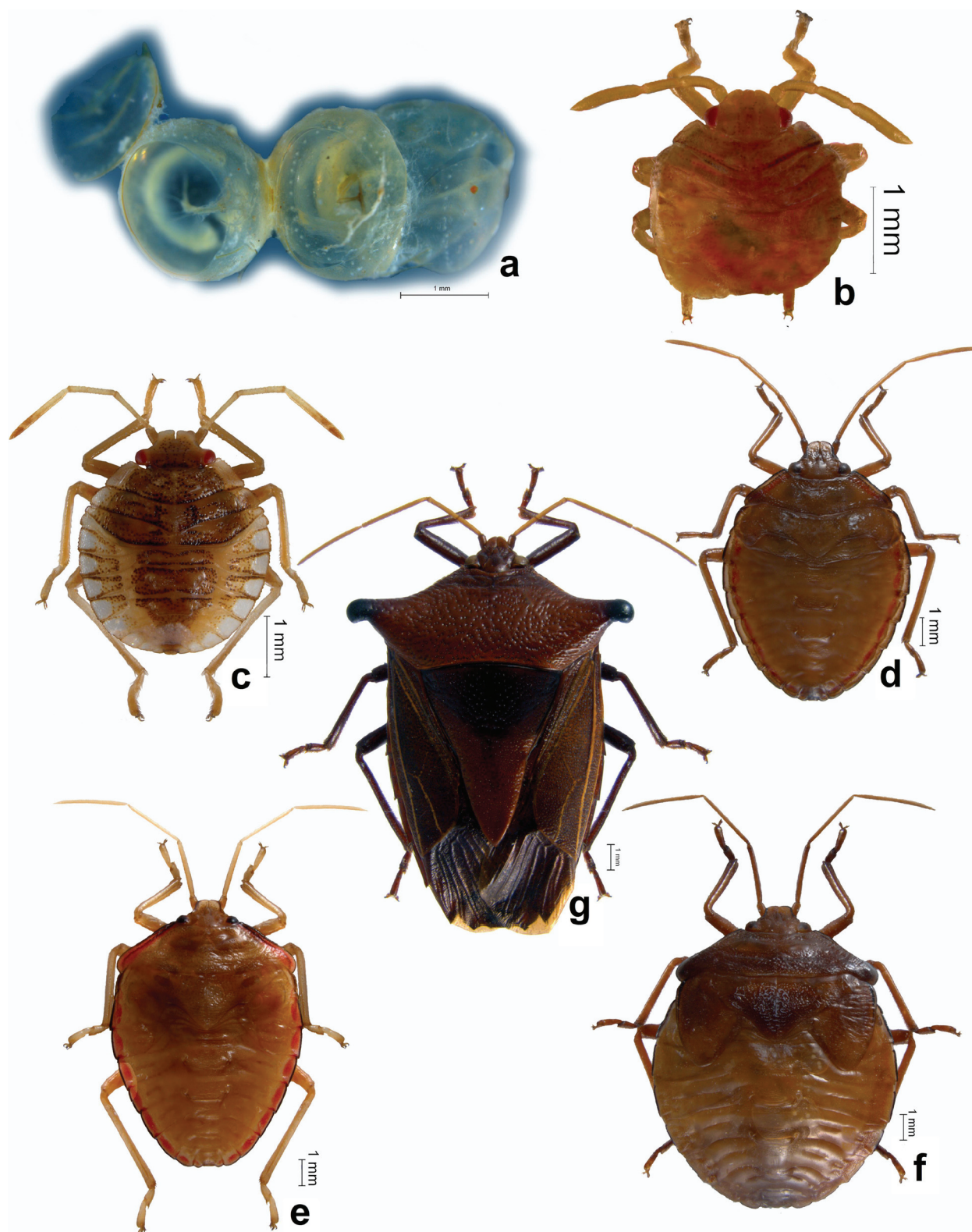


Figura 2. Vista dorsal de los estadios de *Edessa jugata* Westwood: a, huevos; b, primer estadio; c, segundo estadio; d, tercer estadio; e, cuarto estadio; f, quinto estadio; g, adulto.

los ángulos anteriores ligeramente redondeados, ángulos humerales truncados, márgenes laterales del pronoto, mesonoto y metanoto ligeramente dentados. Abdomen. Pseudosuturas visibles y marcadas por una línea de puntuaciones, placas laterales triangulares, abarcando más de la mitad de segmentos abdominales, espiráculos y tricobotrios no visibles. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 3.68 ± 0.17 . Cabeza: longitud total 0.63 ± 0.1 , ancho entre los ojos 1.31 ± 0.01 , distancia interocular 0.85 ± 0.03 ; segmentos antenales I 0.37 ± 0.03 , II 1.07 ± 0 , III 1.14 ± 0 , IV 1.69 ± 0 ; segmentos rostrales I 0.60 ± 0.04 , II 0.50 ± 0.04 , III 0.36 ± 0.02 , IV 0.44 ± 0.075 . Pronoto: longitud total 0.53 ± 0 , ancho entre ángulos frontales 1.43 ± 0.06 , ancho entre ángulos humerales 2.33 ± 0.18 ; longitud del fémur posterior 1.21 ± 0 , longitud de la tibia posterior 1.25 ± 0 ; tarsos posteriores I 0.20 ± 0 , II 0.37 ± 0 .

Ninfa de tercer estadio (Fig. 2d). Piriforme, dorsalmente convexo y con el ancho máximo entre los segmentos abdominales II y III, con escasas puntuaciones dorsales, solamente sobre la cabeza, pronoto, mesonoto y metanoto. Coloración. Cabeza, pronoto, mesonoto y metanoto pardo claro amarillento; segmentos antenales I, II, base del II y IV, placas anterolaterales del pronoto, 3 pares de patas a excepción de los tarsos, segmentos abdominales, centro de cicatrices y vientre blanquecinos; pardo claro $\frac{3}{4}$ partes de artejos antenales III y IV y tarsos de los 3 pares de patas; pardo oscuro margen lateral del cuerpo, glándulas senescentes, placas laterales del conexivo y ápice del último segmento rostral; ojos rojos. Cabeza ligeramente declivente, casi tan larga como ancha entre los ojos y encajada en el pronoto; márgenes anteriores de los juga redondeados, uniéndose por delante del tylus; ojos sésiles; rostro apenas alcanzando mesocoxa. Tórax: Margen anterior del pronoto ampliamente cóncavo, márgenes anterolaterales ligeramente prolongados alcanzando base de los ojos y levemente triangulados; márgenes posterolaterales semitriangulares ligeramente prolongados hacia atrás, almohadillas alares apenas insinuadas. Abdomen: Pseudosuturas visibles, espiráculos perfectamente visibles, esclerosados; tricobotrios no visibles. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 9.10 ± 0.2 . Cabeza: longitud total 1.39 ± 0.12 , ancho entre ojos 2.12 ± 0.03 , distancia interocular 1.23 ± 0.04 ; segmentos antenales I 0.67 ± 0.04 , II 1.87 ± 0.06 , III 2.06 ± 0.05 , IV 2.60 ± 0.06 ; segmentos rostrales I 0.68 ± 0.04 , II 0.72 ± 0.04 , III 0.42 ± 0.05 , IV 0.42 ± 0.025 . Pronoto: longitud total 1.27 ± 0.03 , ancho entre ángulos frontales 2.33 ± 0.06 , ancho entre ángulos humerales 5.10 ± 0.05 ; longitud del fémur posterior 3.09 ± 0.04 , longitud de tibia posterior 3.33 ± 0.08 ; tarsos posteriores: I 0.56 ± 0.14 , II 0.73 ± 0.14 .

Ninfa de cuarto estadio (Fig. 2e). Cuerpo piriforme, dorsalmente convexo, ancho máximo entre los segmentos

abdominales II y III; escasas puntuaciones, procesos alares ligeramente esbozados. Coloración. Cabeza, tórax, abdomen, suturas esternales, segmentos antenales, 3 pares de patas y puntuaciones sobre cabeza, pronoto, mesonoto y metanoto pardo claro amarillento; con línea pardo oscuro casi negra a lo largo del margen externo del cuerpo, presentado una línea anaranjado rojizo paralela a la línea anteriormente mencionada; manchas oclares rojizas; ojos pardo rojizo. Cabeza declivente más ancha que larga entre los ojos y encajada en pronoto; márgenes anterolaterales de los juga redondeados, uniéndose por delante del tylus, ojos redondeados y sésiles, manchas oclares presentes, rostro apenas sobrepasando procoxas. Tórax. Margen anterior del pronoto ligeramente cóncavo, ángulos anterolaterales lisos y ligeramente redondeados, alcanzando la base de ojos, ángulos humerales redondeados y prolongándose hacia el mesonoto; almohadillas alares no bien desarrolladas, llegando al segundo segmento abdominal, placas medias presentes en segmentos abdominales II-III, III-IV y V-VI, perfectamente esclerosadas; espiráculos dispuestos en el margen lateral del abdomen, con los tricobotrios arreglados en una línea media posterior a los espiráculos. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 10.3 ± 1.2 . Cabeza: longitud total 1.15 ± 0.29 , ancho entre ojos 2.43 ± 0.24 , distancia interocular 1.43 ± 0.03 ; segmentos antenales I 0.79 ± 0.02 , II 2.06 ± 0.2 , III 2.44 ± 0.06 , IV 2.94 ± 0.17 ; segmentos rostrales 0.84 ± 0.05 , II 0.94 ± 0.05 , III 0.52 ± 0.02 , IV 0.60 ± 0.04 . Pronoto: longitud total 1.80 ± 0.02 , ancho entre ángulos frontales 2.70 ± 0.26 , ancho entre ángulos humerales 7.19 ± 0.8 ; longitud del fémur posterior 3.76 ± 0.05 , longitud de tibia posterior 4.09 ± 0.17 ; tarsos posteriores: I 0.72 ± 0.08 , II 1.03 ± 0.11 .

Ninfa de quinto estadio (Fig. 2f). Cuerpo ovalado, dorsalmente convexo, ancho máximo entre segmentos abdominales III-IV, puntuaciones presentes en pronoto, mesonoto y metanoto, procesos alares bien desarrollados. Coloración muy semejante al cuarto estadio, ocelos perfectamente delimitados y de color rojizo, ojos pardo rojizo oscuro; puntuaciones del color del cuerpo. Cabeza declivente más ancha que larga entre ojos y encajada en pronoto, margen apical de los juga redondeado y uniéndose por delante del tylus, ojos redondeados y sésiles; ocelos presentes; rostro apenas sobrepasando las procoxas. Tórax. Margen anterior del pronoto ligeramente cóncavo, márgenes anterolaterales del pronoto lisos y ligeramente triangulados, alcanzando la base de los ojos; ángulos humerales con los ápices redondeados, prolongándose posteriormente hacia el mesonoto; almohadillas alares bien desarrolladas y delimitadas; espiráculos y tricobotrios presentes. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 12.08 ± 0.25 . Cabeza: longitud total 1.28 ± 0.05 , ancho entre ojos 2.55 ± 0 , distancia interocular 1.43 ± 0.15 ; segmentos antenales I 0.82 ± 0.05 , II

2.22±0.12, III 2.5±0.04, IV 3.04±0.08; segmentos rostrales I 0.88±0.04, II 0.96±0.04, III 0.54±0.025, IV 0.66±0.02. Pronoto: longitud total 1.7±0.15, ancho entre ángulos frontales 2.79±0.08, ancho entre ángulos humerales 7.65±0.12; longitud del fémur posterior 4.16±0.08, longitud de la tibia posterior 4.27±0.06; tarsos posteriores: I 0.82±0.03, II 1.0±0.

Adulto ♂ (Figs. 2g; 3c, d). Coloración. Ejemplares en fresco verde oliváceo, con puntuaciones en la superficie dorsal del color del cuerpo, en seco color general pardo, corium y venación del mismo verde oliváceo; negro el ápice de ángulos humerales; pardo oscuro un triángulo en porción basal del escutelo, membrana del ala, ventralmente en margen lateral y línea central del abdomen; antenas, margen lateral de los jugs y margen anterolateral del pronoto amarillo pálido; ojos grisáceos. Cuerpo triangulado. Cabeza declivente con surcos diagonales sobre los jugs y pocas puntuaciones esparcidas, márgenes anterolaterales de los jugs semiredondeados sin llegar a unirse por delante del tylus, segmento antenal I el más corto, V segmento ligeramente más largo que el IV. Tórax. Pronoto punteado, margen anterior carinado, sinuoso, dos y media veces más ancho que largo; ápices anterolaterales prolongados anteriormente, ligeramente triangulares, alcanzando la base de los ojos, márgenes anterolaterales ligeramente sinuosos, ángulos humerales fuertemente prolongándose lateralmente con el ápice redondeado, curvándose ligeramente hacia atrás, placa metasternal anteriormente extendiéndose hasta mitad del mesosterno ampliamente bifurcado, excavación alcanzando un tercio de mesocoxa, recibiendo la mitad del último segmento rostral, lóbulos de la bifurcación a lo más la mitad de la mesocoxa, ápice ligeramente cuadrado, en vista lateral ápice de placa metatorácica elevada, con el ápice triangular, último segmento rostral se pierde completamente entre los lóbulos anteriores del escudo metatorácico (Figs. 3c, d). Abdomen. Espina abdominal gruesa, cada esternito con una mancha clara en forma de guante, que va desde el centro hasta llegar casi a los espiráculos, estos últimos con mancha clara a su alrededor, los cuales se encuentran dispuestos en el margen lateral de los segmentos abdominales y los tricobotrios en línea media y posteriores a los espiráculos; (Figs. 3c, d); pigóforo ventralmente punteado, con 2 lóbulos medios, ángulos anterolaterales redondeados y prolongados, presentando una hendidura profunda central en forma de V con pilosidades dispuestas a lo largo del margen anterior, sobrepasando el ápice del segmento VIII, en vista dorsal profundamente cóncavo, parámetro triangulado, ensanchándose en el margen basal, lóbulo apical prolongándose formando una delgada espina y el posterior externo ligeramente alargado y curvado hacia atrás, lóbulo posterior interno delgado, pequeño y recto, proceso superior pequeño, alargado,

con el ápice semirredondeado, ligeramente lateral a los parámetros, diafragma liso, proctiger con margen apical cuadrado, presentando par de protuberancias posteriores y con densas sedas en todo su frente (Figs. 3f, h). Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 14.08±0.25. Cabeza: longitud total 1.59±0.15, ancho entre los ojos 2.54±0.06, distancia interocular 1.33±0.39, distancia interocelar 0.72±0.07; segmentos antenales I 0.65±0.06, II 1.16±0.06, III 1.46±0.07, IV 2.76±0.19; segmentos rostrales I 0.75±0.08, II 0.85± 0.2, III 0.90± 0.08, IV 0.65± 0.04. Pronoto: longitud total 2.95±0.13, ancho entre ángulos frontales 2.66±0.13, ancho entre ángulos humerales 11.25±0.0. Escutelo: longitud total 6.79±0.25, ancho máximo 5.5±0; longitud del fémur posterior 3.70±0.3, longitud de la tibia posterior 3.40±0.08; tarsos posteriores I 0.81±0.05, II 0.35±0.05, III 0.64±0.05.

Adulto ♀ (Fig. 3j). Semejante en coloración y caracteres al macho. En la hembra márgenes posteriores del gonocoxito 8 redondeados, exheros, con los márgenes mesiales contiguos excepto 1/5 distal separados por una pequeña muesca, completamente visibles; ápices posteriores del laterotergito 9 no o apenas sobrepasando el margen posterior del laterotergito 8, ligeramente cóncavo en margen apical y lateral, cada uno con un espiráculo, gonocoxito 9 cónico. Medidas (n= 10): longitud del cuerpo 15.41±0.5. Cabeza: longitud total 1.74±0.15, ancho entre ojos 2.66±0.02, distancia interocular 1.34±0.08, distancia interocelar 0.78±0.0; segmentos antenales I 0.74±0.11, II 1.21±0.08, III 1.47±0.06, IV 2.74±0.07; segmentos rostrales I 0.90±0.08, II 1.05±0.04, III 0.75± 0.12, IV 0.70±0.08. Pronoto: longitud total 3.16±0.17, ancho entre los ángulos frontales 2.85±0.2, ancho entre ángulos humerales 11.77±0.13. Escutelo: longitud total 6.43±0.46, ancho máximo 6.45±0.75; longitud del fémur posterior 5.02±0.13, longitud de tibia posterior 4.57±0.02; tarsos posteriores I 0.81±0.03, II 0.30±0.07, III 0.75±0.03.

Resumen taxonómico

Localidad. **México:** Veracruz, Los Tuxtlas, camino a la Palma, 7/IX/1986, 95°04'/18°34', 150 m, Col. L. Cervantes y C. Mayorga.

Hábitos: Se encontró alimentándose sobre *Lonchocarpus guatemalensis* Benth y *L. cruentus* Lundell (Fabaceae). La distribución puede estar relacionada con la de la planta o plantas huéspedes, hasta el momento no se tienen datos de que se encuentre como plaga sobre algún cultivo. *Lonchocarpus* se encuentra registrado desde México hasta América del Sur (Cervantes 1999), mientras que *L. guatemalensis* se encuentra desde el golfo de México hasta Quintana Roo y de Sinaloa a Chiapas sobre la costa del Pacífico, así como desde Belice hasta Panamá (Cervantes 1999).

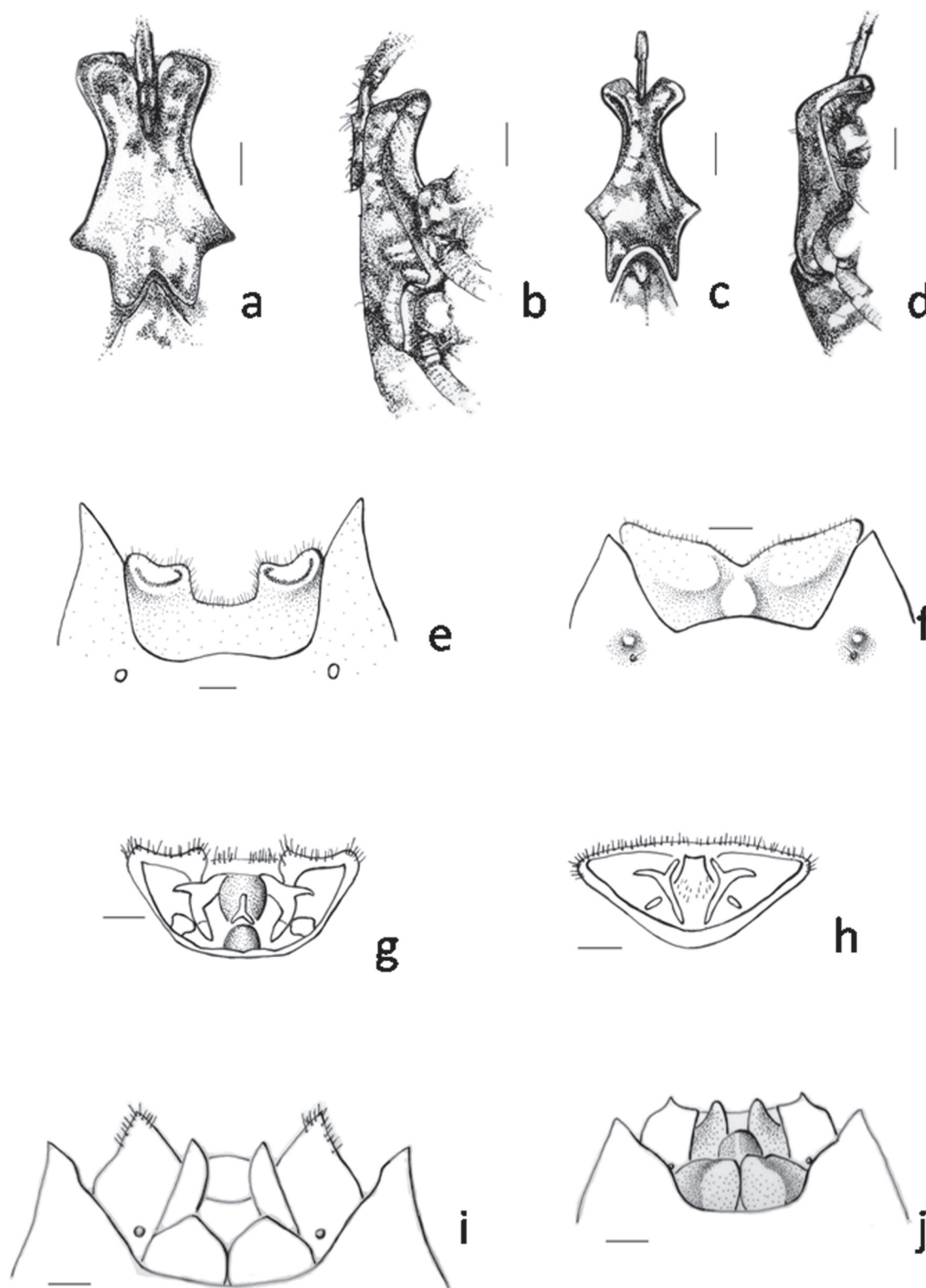


Figura 3. Escudo metasternal, pigóforo y placas genitales de *E. reticulata*: a, vista ventral escudo metasternal, b, vista lateral escudo metasternal, e, vista dorsal pigóforo; g, vista frontal pigóforo, i, placas genitales. *E. jugata*: c, vista ventral escudo metasternal, d, vista lateral escudo metasternal, f, vista frontal pigóforo, h, vista dorsal pigóforo; j, placas genitales.

Agradecimientos

A Harry Brailovsky por la certificación de la identificación del material estudiado, a Lidia Edith García por la toma de las fotografías y medidas de los ejemplares, a Susana Guzmán por el apoyo en la utilización del equipo de la Unibio y a Pablo Berriel por los dibujos.

Literatura citada

- Callan, E. McC. 1948. The Pentatomidae, Cydnidae and Scutelleridae of Trinidad, B.W.I. Proceedings of the Royal Entomological Society of London (B) 17:115-124.
- Cervantes, P. L. 1999. Description of the immature stages, adult morphology and biology of *Pantochlora vivida* Stål (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae). Journal of the New York Entomological Society 107:372-385.
- Dupuis, C., 1959. Notes remarqués et observations diverses sur les Hémipteres. Quatrieme série: Notes IX-XII. Cahiers des Naturalistes, Bulletin, n.s. 15:45-52.
- Fernández, J. A. M. y P. H. van Doesburg. 2000. The *E. delichocera*-group of *Edessa* Fabricius, 1803 (Heteroptera: Pentatomidae: Edessinae). Zoologische Mededelingen 73:305-315.
- Iannacone, J., D. Pérez y A. Tueros. 2007. Ciclo de vida y aspectos poblacionales de *Edessa aff. aulacosterna* Stål, 1872 (Heteroptera: Pentatomidae) chinche del fruto del camu camu (Myrtaceae) en zona de restinga, Ucayali, Perú. Acta Amazónica 37:635-642.
- Panizzi, R, J. E. McPherson, D. G. James, M. Jahavery y M. Mcpherson. 2000. Stink Bugs (Pentatomidae). In Heteroptera of economic importance, chapter 13, C. W. Shaefer y A. R. Panizzi (ed.). CRC Press, Boca Raton. p. 475-504.
- Sharp, D. 1890. XII On the structure of the terminal segment in some male Hemiptera. Transactions of the Entomological Society of London 1890:399-427.



Análisis filogenético del subgénero *Phyllophaga* (*Triodonyx*) (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae)

Phylogenetic analysis of the subgenus *Phyllophaga* (*Triodonyx*) (Coleoptera: Melolonthidae: Melolonthinae)

Sara Lariza Rivera-Gasperín y Miguel Ángel Morón✉

Laboratorio de Coleópteros Edafícolas, Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C. Apartado postal 63, 91000 Xalapa, Veracruz, México.

✉ miguel.moron@inecol.edu.mx

Resumen. Se presenta un estudio filogenético del subgénero *Phyllophaga* (*Triodonyx*) basado en 48 taxones de Melolonthinae y 140 caracteres morfológicos externos de adultos y de genitales masculinos y femeninos. Del análisis cladístico se obtuvieron 3 árboles igualmente parsimoniosos que permitieron comprobar la monofilia del grupo y evaluar su posición taxonómica. Los resultados muestran evidencias suficientes para asegurar que las 5 especies, tradicionalmente asignadas al subgénero *Triodonyx*, no pertenecen al género *Phyllophaga*. Se propone la restitución del género *Triodonyx* y la formación de la subtribu nueva Triodonina. Las relaciones del nuevo grupo con otras tribus de Melolonthinae se comentan en forma preliminar.

Palabras clave: Scarabaeoidea, Triodonina, *Phyllophaga*, caracteres morfológicos, taxonomía.

Abstract. A phylogenetic study of the subgenus *Phyllophaga* (*Triodonyx*) based on external morphology and male and female genitalia characters of adult specimens is presented. The cladistic analysis included 48 taxa of Melolonthinae and 140 morphological characters. Three equally parsimonious trees were obtained. The results allowed to conclude that the 5 species traditionally included in the subgenus *Triodonyx* do not belong to the genus *Phyllophaga*. The restitution of the genus *Triodonyx* and the formation of the subtribe Triodonina are proposed. The relationships of the new group with other tribes of Melolonthinae are preliminarily commented.

Key words: Scarabaeoidea, Triodonina, *Phyllophaga*, morphological characters, taxonomy.

Introducción

Dentro de la subfamilia Melolonthinae Leach, 1819 tradicionalmente se han agrupado en 17 tribus con distribución mundial (Morón, 2004; Carrillo-Ruiz y Morón, 2006). La tribu Melolonthini Leach, 1819 contiene a las subtribus Rhizotrogina, Melolonthina y Diplotaxina. Actualmente, Rhizotrogina Burmeister, 1855 incluye 76 géneros y cerca de 1 770 especies distribuidas en América, Eurasia, Asia y África (Lacroix, 2012). El género *Phyllophaga* Harris, 1827 incluye 9 subgéneros (*Phyllophaga* s. str. Harris, 1827; *Phytalus* Erichson, 1847; *Chlaenobia* Blanchard, 1850; *Listrochelus* Blanchard, 1851; *Tostegoptera* Blanchard, 1851; *Eugastra* LeConte, 1856; *Chirodines* Bates, 1888; *Clemora* Saylor, 1942; *Cnemarachis* Saylor, 1942 y *Triodonyx* Saylor, 1942) y 41 grupos de especies (Morón, 1986; Morón et al., 1997;

Morón, 2003; Evans et al., 2009). Lacroix (2012) estimó que a nivel mundial existen 792 especies de *Phyllophaga* restringidas a las regiones neártica y neotropical, que en su mayoría se encuentran en Estados Unidos y México.

El género *Triodonyx* fue propuesto por Saylor en 1942, para incluir a *Phyllophaga gigantissima* Saylor, 1935, *P. lalanza* Saylor, 1941 y provisionalmente *P. ecostata* (Horn, 1887), haciendo notar que las 3 especies presentan las uñas tridentadas, la carina meso y metatibial incompleta y escaso dimorfismo sexual, además de que *P. gigantissima* y *P. lalanza* tienen un surco longitudinal en el propigidio. Arnett (1962) reubicó *Triodonyx* como un subgénero dentro de *Phyllophaga*, argumentando que tenía diferencias morfológicas insuficientes para ameritar el nivel de género y Morón (1986) confirmó dicha postura. Warner y Morón (1992) hicieron una revisión del subgénero *Triodonyx*. Describieron 3 especies nuevas para el grupo: *Phyllophaga bellamyi* Warner y Morón, 1992, *P. woodruffi* Warner y Morón, 1992 y *P. nogueirai* Warner y Morón, 1992. Tales autores incluyeron en *Triodonyx* a

Recibido: 17 octubre 2012; aceptado: 08 marzo 2013

todas las especies que presentan el cuerpo muy robusto (hasta 30 mm de longitud y 17 mm de ancho máximo), carina meso y metatibial incompleta y reducida a 2 o 3 espinas, uñas tarsales tridentadas, propigidio con un surco mesial muy bien marcado, vestidura dorsal ausente, borde anterobasal del pronoto crenulado, élitros densamente punteados, antenas con 10 segmentos, ojos deprimidos bajo el nivel de la frente, mandíbulas con ápice doblado ventralmente, dimorfismo sexual prácticamente nulo, genitales masculinos con los parámetros amplios contiguos o casi contiguos, y edeago en forma de “u” o de tridente. Warner y Morón (1992) excluyeron a *P. ecostata* (Horn, 1887) de *Triodonyx* argumentando que, aunque presenta uñas tarsales tridentadas y carina tibial incompleta, las piezas bucales están reducidas en relación con el ancho de la cabeza, la sutura frontoclipeal es recta, las antenas tienen 9 segmentos, el pronoto presenta diferente vestidura y puntuación, los élitros muestran vestigios notables de costillas, carece de surco medio en el propigidio y las uñas tarsales están débilmente curvadas. Actualmente *Triodonyx* incluye 5 especies con distribución en el oeste central mexicano y el suroeste de Estados Unidos (Morón et al., 1997).

Los objetivos del presente trabajo fueron realizar un análisis para definir las relaciones filogenéticas del subgénero *Triodonyx*, comprobar la monofilia del grupo y evaluar su posición taxonómica dentro del género *Phyllophaga*, usando caracteres morfológicos externos de adultos y de genitales masculinos y femeninos de todas las especies incluidas en el subgénero.

Materiales y métodos

Se revisaron 144 especímenes pertenecientes a la colección entomológica del Instituto de Ecología A. C., Xalapa, Veracruz (IEXA) y la colección M. A. Morón, Xalapa (MXAL). El grupo interno incluye las 5 especies de *Triodonyx*, 24 especies representativas de los otros 7 subgéneros de *Phyllophaga* y 12 especies tradicionalmente incluidas dentro de la subtribu Rhizotrogina. Para el grupo externo se escogieron 9 especies de melolontinos de los géneros *Isonychus*, *Anoxia*, *Melolontha*, *Polyphylla*, *Serica*, *Diplotaxis* y *Macroductylus*, un género representante de la subfamilia Hopliinae (*Hoplia*) y un representante de Dynastinae (*Cyclocephala*) (Cuadro 1).

Todas las muestras de las especies contaron con al menos un representante de cada sexo. En algunas especies se revisaron series de hasta 9 individuos para conocer la variación de los caracteres y evitar una valoración inadecuada de los mismos. Los ejemplares seleccionados se reblandecieron en vapor de agua durante 30 minutos o dentro de una cámara húmeda durante un día. Todos

los ejemplares se disecaron con ayuda de un microscopio estereoscópico Leica Zoom 2000 para exponer sus piezas bucales; mentón, maxilas, mandíbulas y labro; antenas, con las lamelas separadas; alas y genitales. Las piezas extraídas se pegaron con goma entomológica sobre pequeños soportes de papel opalina blanco y se montaron en el mismo alfiler del ejemplar de origen (Fig. 1). Las placas genitales de todas las hembras no se retiraron del ejemplar y solo se expusieron entre la placa anal y pigidal, de forma que se pudieron analizar observando al ejemplar en vista ventral.

Se seleccionaron 140 caracteres morfológicos, de los cuales 126 fueron binarios y 14 fueron multiestado, codificados con números (0, 1 y 2), donde el número 0 no es considerado necesariamente como un estado plesiomórfico. Los caracteres inaplicables se codificaron como “-” y los faltantes se señalaron como “?” (Cuadro 2). Cabe mencionar que los caracteres morfológicos de las alas y la mayor parte de los caracteres asociados con las piezas bucales nunca se habían tomado en cuenta en estudios anteriores de este grupo.

El análisis cladístico basado en parsimonia se hizo con los programas WinClada, versión 1.00.08 (Nixon, 2002) y NONA, versión 2.0 (Goloboff, 1999). Todos los caracteres fueron tratados como desordenados (optimización de Fitch) y con el mismo peso. Se hizo una búsqueda heurística por permutación de ramas con la estrategia TBR múltiple + TBR (mult*max*), almacenando 10 000 árboles. Se hicieron 1 000 réplicas, partiendo de 10 árboles por cada réplica y se polarizaron los estados de carácter por la comparación

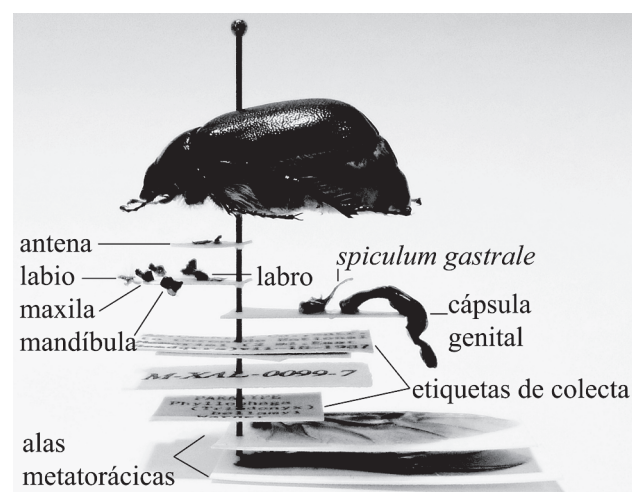


Figura 1. Ejemplo del montaje en seco de *Phyllophaga* (*Triodonyx*) *bellamyi* ♂ para el análisis filogenético. Se muestra el ejemplar de estudio y abajo de él, las piezas que se disecaron, pinchadas en el mismo alfiler entomológico.

Cuadro 1. Taxones seleccionados para el análisis filogenético

<i>Especie</i>	<i>Subgénero</i>	<i>Distribución</i>	<i>Ejs. Revisados</i>
<i>Phyllophaga gigantissima</i> Saylor, 1935	<i>Triodonyx</i>	México (Sin.)	1
<i>P. lalanza</i> Saylor, 1941	<i>Triodonyx</i>	México (Nay.)	8
<i>P. woodruffi</i> Warner y Morón, 1992	<i>Triodonyx</i>	México (Jal.)	1
<i>P. bellamyi</i> Warner y Morón, 1992	<i>Triodonyx</i>	EUA (AZ)	2
<i>P. nogueirai</i> Warner y Morón, 1992	<i>Triodonyx</i>	México (Jal.)	2
<i>P. vexata</i> Horn, 1885	<i>Chlaenobia</i>	México (S.L.P.)	2
<i>P. latipes</i> Bates, 1888	<i>Chlaenobia</i>	México (Ver.)	4
<i>P. peccata</i> Blackwelder, 1944	<i>Chlaenobia</i>	México (Col.)	2
<i>P. pruinosa</i> Blanchard, 1851	<i>Phytalus</i>	México (Ver.)	2
<i>P. trichodes</i> Bates, 1888	<i>Phytalus</i>	México (N.L.)	2
<i>P. obsoleta</i> Blanchard, 1850	<i>Phytalus</i>	México (Sin.)	2
<i>P. cristagalli</i> Arrow, 1933	<i>Listrochelus</i>	México (Son.)	2
<i>P. praesidii</i> Bates, 1888	<i>Listrochelus</i>	México (Col.)	2
<i>P. nogueirana</i> Morón, 2002	<i>Listrochelus</i>	México (Son.)	2
<i>P. setifera</i> Burmeister, 1855	<i>Trichesthes</i>	México (Sin.)	2
<i>P. lenis</i> Horn, 1887	<i>Trichesthes</i>	México (Son.)	4
<i>P. cribrata</i> LeConte, 1853	<i>Eugastera</i>	EUA (TX)	2
<i>P. lanceolata</i> Say, 1825	<i>Tostegoptera</i>	EUA (TX)	2
<i>P. hirticula</i> Knoch, 1801	<i>Phyllophaga</i>	EUA (TN)	4
<i>P. profunda</i> Blanchard, 1850	<i>Phyllophaga</i>	EUA (LA)	2
<i>P. pleei</i> Blanchard, 1850	<i>Cnemaraxis</i>	Puerto Rico	2
<i>P. kenscoffi</i> Wolcott, 1928	<i>Cnemaraxis</i>	Rep. Dominicana	2
<i>P. mali</i> Wolcott, 1928	<i>Cnemaraxis</i>	Rep. Dominicana	2
<i>P. opaca</i> Moser, 1918	<i>Phyllophaga</i>	México (Son.)	9
<i>P. dasyopoda</i> Bates, 1888	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	6
<i>P. temora</i> Saylor, 1943	<i>Phyllophaga</i>	México (N.L.)	8
<i>P. torta</i> LeConte, 1856	<i>Phyllophaga</i>	México (N.L.)	2
<i>P. pubicollis</i> Blanchard, 1850	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	3
<i>P. sturmi</i> Bates, 1888	<i>Phyllophaga</i>	México (Ver.)	3
<i>Rhizotrogus aestivus</i> Olivier, 1789		Rep. Georgia	2
<i>Amphimallon solstitialis</i> Linnaeus, 1758		Rep. Checa	2
<i>Miltotrogus vernus</i> Germar, 1824		Hungría	2
<i>Heptophylla picea</i> Motschulsky, 1857		Japón	3
<i>Cryptotrogus weisei</i> Kraatz, 1888		Jordania	2
<i>Haplidia transversa</i> Fabricius, 1801		Macedonia	2
<i>H. serrata</i> Fabricius, 1787		India	2
<i>H. rufiflava</i> Brenske, 1894		India	2
<i>H. lata</i> Brenske, 1892		Taiwán	2
<i>H. nigra</i> Redtenbacher, 1868		China	2
<i>Microtrichia kawadai</i> Nomura, 1959		Japón	3
<i>Schizonycha mimocontinens</i> Pope, 1960		Rep. Sudafricana	2

Cuadro 1. Continúa

<i>Isonychus piperitus</i> Bates, 1887	México (Ver.)	2
<i>Anoxia orientalis</i> Krynicky, 1832	Bulgaria	2
<i>Melolontha melolontha</i> Linnaeus, 1758	Italia	2
<i>Polyphylla petiti</i> Guérin, 1830	México (Hgo.)	2
<i>Serica porcula</i> Casey, 1884	EUA (AZ)	3
<i>Diplotaxis hirsuta</i> Vaurie, 1958	México (Ver.)	2
<i>Macroductylus nigripes</i> Bates, 1887	México (Pue.)	2
<i>Hoplia squamifera</i> Burmeister, 1844	México (Ver.)	9
<i>Cyclocephala lunulata</i> Burmeister, 1847	México (Ver.)	7

con el grupo externo. Este procedimiento se repitió 10 veces. Por último, se aplicó una prueba de bootstrap (1 000 réplicas) como medida de soporte y robustez de las ramas (Felsenstein, 1985). Sin embargo, debido a las grandes diferencias entre la representatividad de las muestras de cada agrupamiento, el criterio para aceptar el soporte de los valores de bootstrap fue flexible.

Lista de caracteres morfológicos

Cabeza

1. Margen apical del prementón en vista dorsal. 0) bilobulado, 1) recto.
2. Labio. 0) tan largo como ancho o más ancho que largo, 1) más largo que ancho.
3. Elevaciones laterales en el mentón. 0) ausentes (Fig. 2), 1) presentes (Fig. 3).
4. Dimensión de la galea maxilar. 0) reducida, 1) amplia.
5. Número de dientes maxilares. 0) 4 o 5, 1) 6 o más, 2) 1.
6. Diente maxilar más cercano a la lacinia, observando a la maxila en vista ventral. 0) sencillo (Fig. 4), 1) bifurcado (Fig. 5).
7. Disposición de la lacinia. 0) fusionada con la galea, 1) libre y proyectada.
8. Forma de los palpos maxilares. 0) delgados, 1) engrosados.
9. Forma del área sensorial del 4° artejo de los palpos maxilares ("sensillum"). 0) circular, 1) alargado.
10. *Sensillum* maxilar en hembras. 0) no expuesto y simétrico, 1) expuesto y asimétrico.
11. Vestidura del 4° artejo de los palpos maxilares. 0) con sedas, 1) glabro.
12. Cara exterior del 4° artejo de los palpos maxilares. 0) lisa o solo se observa un cambio ligero de textura, 1) con una depresión lateral profunda ("área sensorial diferenciada").
13. Longitud del último artejo de los palpos maxilares respecto a los 2 anteriores. 0) más largo, 1) más corto

o similar.

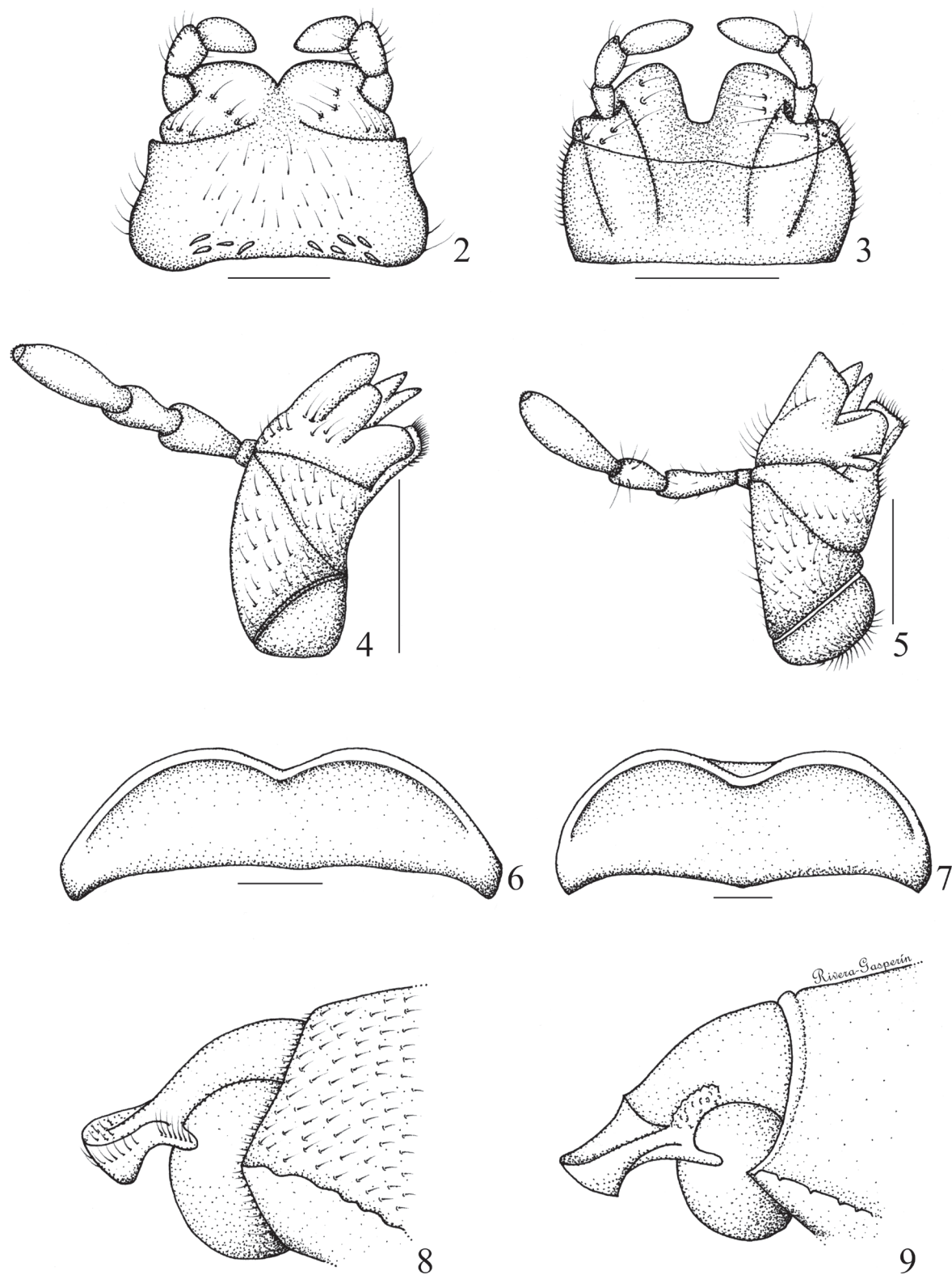
14. Posición de las mandíbulas con respecto a los bordes del clipeo en vista dorsal. 0) expuestas, 1) ocultas.
15. Dimensión del lóbulo incisivo mandibular. 0) desarrollado, 1) muy reducido.
16. Dientes en el lóbulo incisivo mandibular. 0) ausentes o poco conspicuos, 1) presentes y muy bien marcados.
17. Margen del lóbulo incisivo mandibular. 0) sin muesca, 1) con muesca.
18. Cara dorsal del lóbulo incisivo mandibular derecho. 0) nivelado, 1) cóncavo.
19. Seno postincisivo. 0) ausente, 1) presente.
20. Dimensión del lóbulo molar mandibular. 0) reducido 1) amplio.
21. Área proximal del lóbulo molar de la mandíbula derecha. 0) con 2 a 4 quillas proyectadas, 1) con 5 o más quillas proyectadas, 2) con 0 o 1 quilla proyectada.
22. Área distal del lóbulo molar de la mandíbula izquierda. 0) con 3 a 11 quillas proyectadas, 1) con 12 o más quillas proyectadas, 2) con 0 o 1 quilla proyectada.
23. Textura de la región media del lóbulo molar mandibular. 0) estriada, 1) semiplana.
24. Lóbulo molar de la mandíbula derecha con 8 o más estrías paralelas. 0) ausente, 1) presente.
25. Forma del borde externo mandibular. 0) curvado o sinuado, 1) recto.
26. Base del labro. 0) articulada con el clipeo, 1) fusionada con el clipeo.
27. Forma del borde antero-basal del labro. 0) homogéneamente bilobulado, 1) heterogéneamente bilobulado, 2) semicircular.
28. Vestidura del borde anterior del labro en vista ventral. 0) con sedas libres dirigidas hacia el centro, 1) con sedas mezcladas con las sedas de la epifaringe.
29. Perfil del borde anterior del labro en vista lateral. 0) vertical, 1) disminuido, 2) diagonal.
30. Amplitud de los lóbulos laterales del labro. 0) delgados, 1) anchos.

Cuadro 2. Matriz de caracteres morfológicos usada en el análisis filogenético

	10	20	30	40	50
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0				
<i>Phyllophaga gigantissima</i>	? 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0				
<i>Phyllophaga woodruffi</i>	0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 ? ? ? ? ? ? ? ? ? ? 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0				
<i>Phyllophaga bellamyi</i>	0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0				
<i>Phyllophaga nogueirai</i>	0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0				
<i>Phyllophaga hirticula</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga profunda</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 ? 1 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga pleei</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0				
<i>Phyllophaga kenscoffi</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0				
<i>Phyllophaga mali</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0				
<i>Phyllophaga vexata</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0				
<i>Phyllophaga latipes</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0				
<i>Phyllophaga peccata</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 1 0 0 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0				
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0 1 0 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0 0 1 1 2 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1				
<i>Phyllophaga praesidii</i>	0 0 1 1 2 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1				
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	0 0 1 1 2 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1				
<i>Phyllophaga setifera</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga lenis</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga cribrata</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0				
<i>Phyllophaga lanceolata</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga opaca</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga temora</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga torta</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0 0 0 1 2 0 1 0 0 0 1 0 1 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 1 0				
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0				
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0 0 0 0 2 0 1 0 0 0 1 1 0 1 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 0 0 1 1 1 1 1 1 0				
<i>Miltotrogus vernus</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 1 0				
<i>Heptophylla picea</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 2 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Cryptotrogus weisei</i>	0 0 0 0 2 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 1 0 0 0 1 2 2 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Haplidia transversa</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 0 1 1 1 1 1 0 1				
<i>Holotrichia serrata</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 0 1 0 0 0 0 0				
<i>Holotrichia rufiflava</i>	0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 1 1 1 1 1 0 1 1 1 0 0 0				
<i>Holotrichia lata</i>	0 0 1 1 1 0 1 0 1 1 0 1 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0				
<i>Holotrichia nigra</i>	0 0 1 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0				
<i>Microtrichia kawadai</i>	0 0 1 1 0 0 1 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 1 1 1 1 0 1 0 0 0 1 0				
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0 1 1 1 0 1 0 1 0 2 1 1 1 1 0 0 1				
<i>Isonychus piperitus</i>	0 1 1 0 1 0 0 0 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 1 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Anoxia orientalis</i>	0 0 0 1 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 0 1 0 2 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 1 0 1 1 0 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Melolontha melolontha</i>	1 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 1 0 1 0 0 1 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Polyphylla petiti</i>	0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 1 1 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 1 1 0 1 1 0 1 1 0 1 1 1 1 0 1 0				
<i>Serica porcula</i>	0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 1 0 0 0 0 1 2 0 1 0 1 1 - - - 1 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0				
<i>Diploptaxia hirsuta</i>	1 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 1 0 1 1 0 0 0				
<i>Macrodactylus nigripes</i>	0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 1 0 0 0 0 0 2 0 0 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 1 0 0				
<i>Hoplia squamifera</i>	0 1 1 0 1 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 1 0 2 0 0 0 0 0 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 1 1 1 1 0 0 0				
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 1 0 0 0 2 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0				

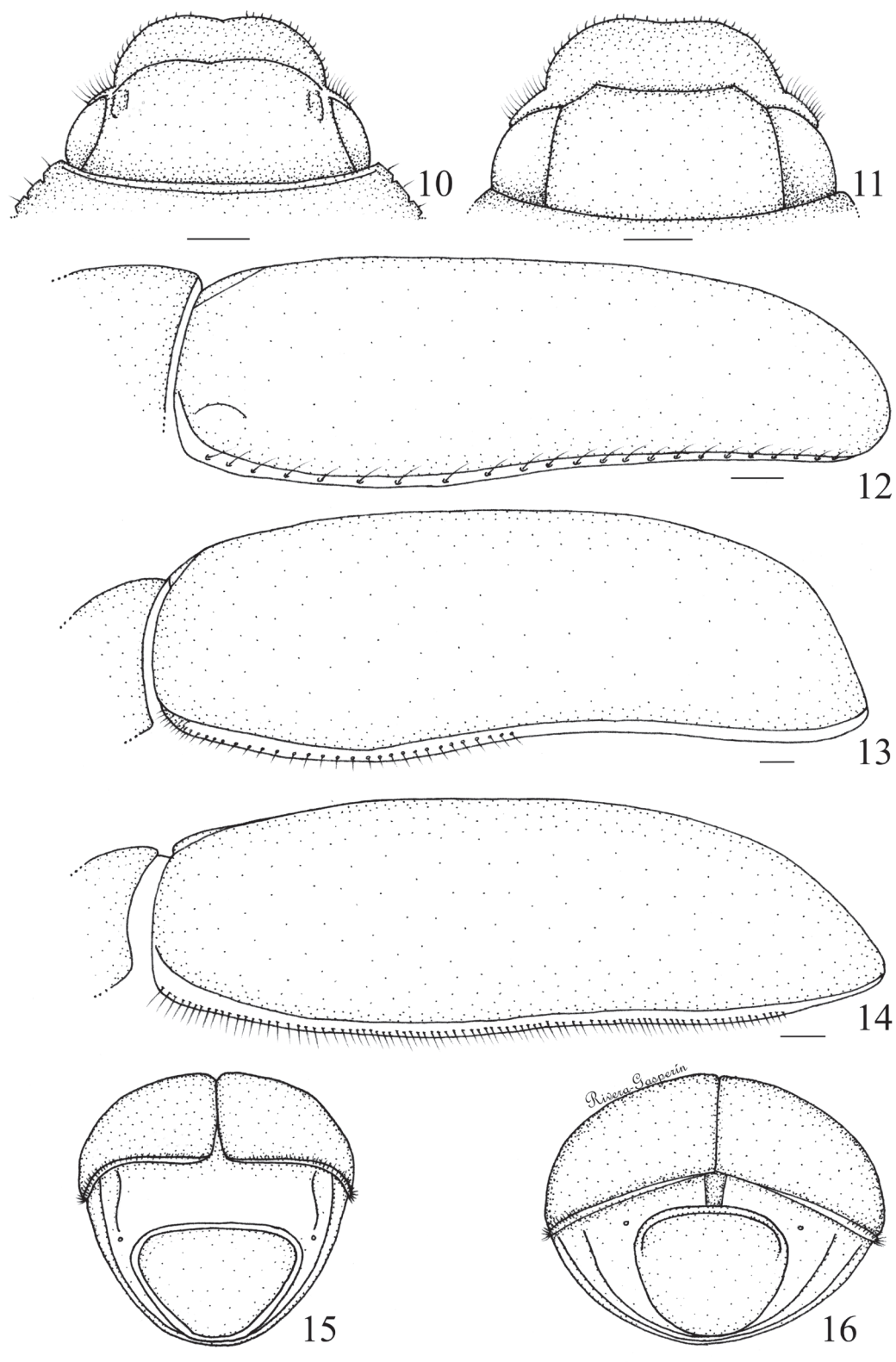
Cuadro 2. Continúa

	110	120	130	140
<i>Phyllophaga lalanza</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0			
<i>Phyllophaga gigantissima</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 ? ? 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0			
<i>Phyllophaga woodruffi</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 ? ? 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0			
<i>Phyllophaga bellamyi</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0			
<i>Phyllophaga nogueirai</i>	0 1 1 0 1 0 1 0 1 0 0 0 0 ? ? 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0			
<i>Phyllophaga hirticula</i>	0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga profunda</i>	0 1 0 0 0 1 0 1 0 1 1 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga pleei</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Phyllophaga kenscoffi</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 ? ? 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Phyllophaga mali</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 ? ? 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Phyllophaga vexata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 ? ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 2 0 1			
<i>Phyllophaga latipes</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 2 0 1			
<i>Phyllophaga peccata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 2 0 1			
<i>Phyllophaga pruinosa</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 0			
<i>Phyllophaga trichodes</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 2 0 0			
<i>Phyllophaga obsoleta</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 0 ? - 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0			
<i>Phyllophaga cristagalli</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 - 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 3 0 1			
<i>Phyllophaga praesidii</i>	1 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 - 0 0 ? 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 3 0 1			
<i>Phyllophaga nogueirana</i>	1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 0 0 3 0 1			
<i>Phyllophaga setifera</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga lenis</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 1 0 0 0 0 1			
<i>Phyllophaga cribrata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 1 0			
<i>Phyllophaga lanceolata</i>	0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? ? ? ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga opaca</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 1 1 0 1			
<i>Phyllophaga dasypoda</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1			
<i>Phyllophaga temora</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga torta</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 ? 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga pubicollis</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 ? 0 0 ? ? 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0			
<i>Phyllophaga sturmi</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0			
<i>Rhizotrogus aestivus</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Amphimallon solstitialis</i>	0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 ? 0 0 ? ? 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Miltotrogus vernus</i>	0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 - 0 0 1 1 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Heptophylla picea</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 1 1 0 0 ? 0 2 0 0			
<i>Cryptotrogus weisei</i>	0 1 0 1 0 0 1 0 1 0 0 0 0 1 1 - 0 0 0 1 1 1 - 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Haplidia transversa</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 - 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0			
<i>Holotrichia serrata</i>	1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? ? 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Holotrichia rufiflava</i>	1 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1			
<i>Holotrichia lata</i>	1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 ? ? ? ? 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Holotrichia nigra</i>	1 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Microtrichia kawadai</i>	0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 1 - 0 ? 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Schizonycha mimocontinens</i>	1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 ? ? - 0 0 0 1 0 2 0 0			
<i>Isonychus piperitus</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 ? ? ? ? 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 2 0 0			
<i>Anoxia orientalis</i>	0 1 1 1 0 0 1 0 1 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1 0 - 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 1			
<i>Melolontha melolontha</i>	1 1 0 1 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 ? ? ? ? 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0			
<i>Polyphylla petiti</i>	0 1 0 1 0 1 0 0 1 0 1 1 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1			
<i>Serica porcula</i>	0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 0 0 2 2 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 1 1 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 0 1 0 0 2 0 1			
<i>Diplotaxis hirsuta</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 - 0 1 0 1 0 0 0 0 0 0 1 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 2 0 1			
<i>Macroductylus nigripes</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 ? 0 0 0 0 0 1 0 - 1 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 0 2 0 1			
<i>Hoplia squamifera</i>	0 1 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 1 0 0 0 0 1 0 1 1 - 0 0 1 1 0 0 1 0 - - 0 0 0 1 1 2 0 0			
<i>Cyclocephala lunulata</i>	0 0 0 0 0 0 0 0 1 0 0 0 2 2 0 1 0 0 0 1 2 1 0			



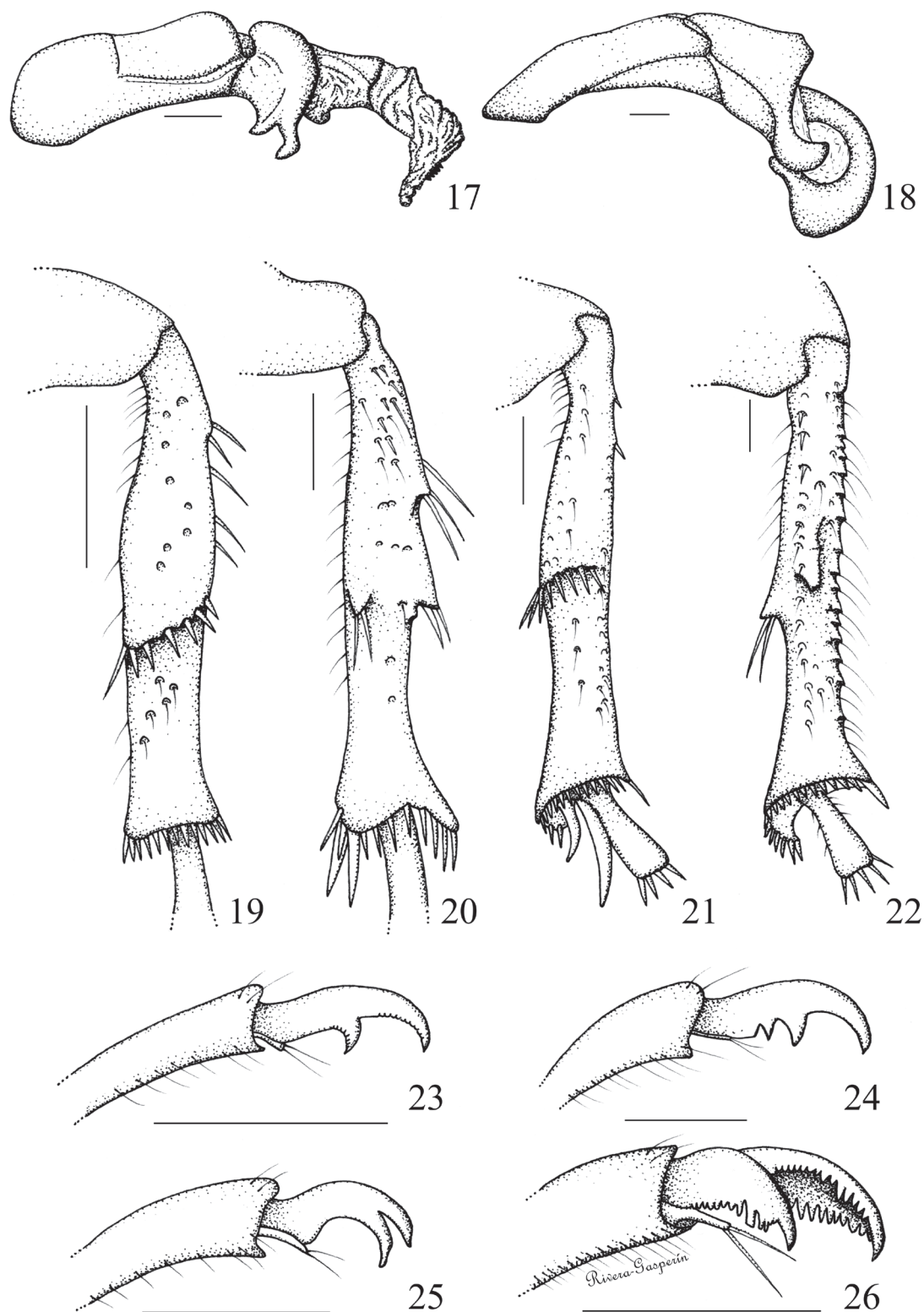
Figuras 2- 9. Labio en vista ventral: 2), *P. petiti*; 3), *P. nogueirai*. Maxila derecha en vista ventral; 4), *P. torta*; 5), *P. lalanza*. Clípeo en vista dorsal; 6), *P. kenscoffi*; 7), *P. woodruffi*. Cabeza en vista lateral: 8), *P. trichodes*; 9), *P. lalanza*.

31. Número de artejos antenales. 0) 10, 1) 9.
 32. Número de lamelas en el macho. 0) 3, 1) más de 3.
 33. Número de lamelas en la hembra. 0) 3, 1) más de 3.
 34. Longitud de la maza antenal respecto al funículo en machos. 0) similar o ligeramente más larga, 1) más del doble de larga.
 35. Dimorfismo sexual en la longitud de la maza antenal. 0) nulo o ligeramente marcado, 1) fuertemente acentuado.
 36. Forma del borde anterior del clipeo en vista dorsal. 0) bilobulado o circular, 1) rectangular o trapezoidal.
 37. Parte central del borde anterior del clipeo. 0) recto (Fig. 6), 1) inclinado, retraído (Fig. 7).
 38. Forma de los ángulos latero-apicales del clipeo. 0) redondeados, 1) proyectados.
 39. Forma del contorno del clipeo en vista dorsal. 0) subtrapezoidal, 1) subrectangular.
 40. Grosor del borde anterior del clipeo en vista lateral. 0) grueso, 1) adelgazado.
 41. Forma de la sutura frontoclipeal. 0) sinuada, 1) recta, 2) trapezoidal.
 42. Continuidad de la sutura frontoclipeal. 0) completa, 1) incompleta.
 43. Elevación de la sutura frontoclipeal. 0) nivelada (Fig. 8), 1) ligeramente elevada (solo se aprecia en vista lateral) (Fig. 9), 2) evidentemente elevada.
 44. Vestidura de la superficie del clipeo. 0) glabro o con sedas tan pequeñas que sólo se aprecian con aumento superior a 10x (Fig. 10), 1) setoso (Fig. 11).
 45. Textura de la frente. 0) punteada, 1) rugoso-punteada.
 46. Vestidura del centro de la frente. 0) glabro o con sedas tan pequeñas que sólo se aprecian con aumento superior a 10x (Fig. 10), 1) setosa (Fig. 11).
 47. Vestidura de la región paraocular. 0) glabro o con sedas tan pequeñas que sólo se aprecian con aumento superior a 10x (Fig. 10), 1) setosa (Fig. 11).
 48. Zona paraocular. 0) nivelada (Figs. 8, 11), 1) elevada (Figs. 9, 10).
 49. Superficie de la frente. 0) uniforme, 1) irregular.
 50. Vértice. 0) sin carina, 1) con carina.
 51. Vértice con banda ancha transversal. 0) punteada, 1) lisa.
 52. Distancia interocular (ancho de la frente entre el diámetro de los ojos). 0) angosta, caben menos de 5 diámetros oculares (ojos grandes), 1) amplia, caben más de 5 diámetros oculares (ojos chicos).
- Protórax**
53. Textura de la superficie dorsal del pronoto. 0) punteada, 1) rugoso-punteada.
 54. Puntuación del pronoto. 0) ausente, 1) presente. 0) puntuación sin textura interna, 1) puntuación con textura interna.
 55. Parte mesial del pronoto, cercana al borde posterior. 0) con puntuación continua, 1) con una línea longitudinal sin puntuación que se ve a simple vista.
 56. Vestidura de la superficie dorsal del pronoto. 0) glabro o con sedas tan pequeñas que sólo se aprecian con aumento superior a 10x, 1) setosa.
 57. Regiones pruinosas en el pronoto. 0) ausentes, 1) presentes.
 58. Margen anterior en el pronoto. 0) con borde membranoso, 1) sin borde membranoso.
 59. Forma de los ángulos anteriores del pronoto. 0) agudos, 1) redondeados.
 60. Forma de los ángulos posteriores del pronoto. 0) agudos y proyectados, 1) redondeados o plegados hacia el pleurón.
 61. Ángulos posteriores del pronoto en vista dorsal. 0) visibles, 1) no visibles.
 62. Formaciones en el margen lateral del pronoto. 0) onduladas o crenuladas, 1) liso.
- Meso y metatórax**
63. Margen anterior del escutelo. 0) deprimido, pero sin formar una depresión de 90°, 1) formando una depresión de 90° muy bien marcada.
 64. Textura del escutelo. 0) punteada, 1) lisa.
 65. Región mesial del escutelo. 0) sin quilla tenue longitudinal, 1) con quilla tenue longitudinal.
 66. Vestidura del escutelo. 0) glabro o con sedas tan pequeñas que sólo se aprecian con aumento superior a 10x, 1) setosa.
 67. Textura elitral. 0) punteada, 1) estriada.
 68. Vestidura de la superficie elitral. 0) glabra o con sedas tan pequeñas que no se ven a simple vista, 1) con sedas conspicuas.
 69. Sedas escamiformes en los élitros. 0) ausentes, 1) presentes.
 70. Regiones pruinosas en los élitros. 0) ausentes, 1) presentes.
 71. Élitros. 0) no fusionados, 1) fusionados.
 72. Relieve de la interestría sutural. 0) elevado, 1) apenas marcado.
 73. Vestidura del margen elitral. 0) setoso, 1) glabro.
 74. Sedas en el margen elitral. 0) en todo el margen (Fig. 12), 1) sólo hasta la mitad anterior (Fig. 13), 2) cubren 3/4 del margen (a partir de la base) (Fig. 14).
 75. Textura de la zona media del margen elitral. 0) lisa, 1) con estrías transversales diminutas.
 76. Forma del perfil elitral en vista lateral. 0) aplanado, 1) convexo, 2) ligeramente deprimido al centro.
 77. Alas membranosas en los machos. 0) desarrolladas, 1) reducidas.
 78. Color de alas membranosas. 0) ámbar, 1) ahumadas.



Figuras 10- 16. Cabeza en vista dorsal: 10), *P. bellamyi*; 11), *P. dasypoda*. Élitros en vista lateral: 12), *P. torta*; 13), *P. gigantissima*; 14), *P. nogueirai*. Propigidio; 15), *P. pleei*; 16), *P. nogueirai*.

79. Relación de proporción de largo-ancho de las alas membranosas. 0) cortas (razón menor a 3), 1) largas (razón mayor a 3).
80. Forma de la vena mediana. 0) sencilla, 1) ligeramente curvada en el ápice.
81. Ápice de la vena yugal (J). 0) terminando antes del margen, 1) uniéndose al margen.
82. Delimitación de la celda basal. 0) casi cerrada entre A1 y A2, 1) cerrada entre A1 y A2.
83. Forma de la vena anal 2. 0) «Y», 1) «T».
84. Región proximal de la vena anal 2. 0) curvada, 1) formando un ángulo de 90°.
85. Proyección media de la vena anal 2. 0) corta, semiperpendicular a la vena anal 1, 1) prolongada, semiparalela a la vena anal 1.
86. Sutura entre el propleurón y el basiesternón. 0) apenas marcada y nivelada, 1) muy visible y elevada.
87. Regiones pruinosas en la propleura. 0) ausentes, 1) presentes.
88. Proceso proesternal 0) ausente o muy pequeño, 1) bien desarrollado.
89. Dimensión del metaesternón en machos. 0) alargado, 1) corto.
90. Regiones pruinosas en los esternitos. 0) ausentes, 1) presentes.
91. Esternitos. 0) sin crestas, 1) crestados.
- Abdomen**
92. Región mesial de la base de la placa anal. 0) entero, 1) con un proceso bidentado.
93. Placa anal muy expandida. 0) ausente, 1) presente.
94. Base del propigidio. 0) expuesto, 1) oculto por el ápice de los élitros.
95. Propigidio. 0) sin surco mesial (Fig. 15), 1) con surco mesial (Fig. 16).
96. Vestidura del disco pigidal. 0) setosa, 1) glabra.
97. Disco pigidal en hembras. 0) simple, 1) con prominencias.
98. Textura pigidal. 0) punteada, 1) rugosa.
99. Perfil lateral del pigidio masculino. 0) convexo, 1) casi plano.
100. Perfil lateral del pigidio femenino. 0) convexo, 1) casi plano, 2) cóncavo.
- Genitales masculinos**
101. Perímetro dorsal del tecto. 0) similar o más angosto que el de la pieza basal, 1) más ancho que el de la pieza basal.
102. Longitud del tecto respecto a la pieza basal. 0) similar o más largo, 1) más corto.
103. Falobase y parámetros fusionados dorsalmente en su extremo basal, formando una acanaladura longitudinal. 0) ausente, 1) presente.
104. Falobase y parámetros formando un tubo muy alargado, estrecho y curvado hacia arriba. 0) ausente, 1) presente.
105. Falobase y parámetros formando un tubo engrosado y curvado hacia abajo, con el ápice ancho y comprimido. 0) ausente (Fig. 17), 1) presente (Fig. 18).
106. Simetría de la falobase y parámetros. 0) simétricos, 1) asimétricos.
107. Ápice de los parámetros como placas anchas y simétricas. 0) ausente (Fig. 17), 1) presente (Fig. 18).
108. Parámetros excavados, muy extendidos y asimétricos. 0) ausente, 1) presente.
109. Razón de longitud de la pieza basal-tecto respecto a la longitud de la falobase-parámetros. 0) más de 1 (parámetros cortos), 1) 1 o menos (parámetros largos).
110. Cóndilos laterobasales en la pieza basal. 0) no desarrollados, 1) desarrollados.
111. Cóndilos laterobasales en la pieza basal. 0) simétricos, 1) asimétricos.
112. Reborde del foramen basal en la pieza basal. 0) sin reborde, 1) con reborde marcado.
113. Forma del *spiculum gastrale*. 0) “Y”, 1) “V”, 2) “U”.
114. Longitud de la porción basal del *spiculum gastrale*. 0) larga (su longitud es mayor o igual que la longitud de los brazos), 1) corta (su longitud es menor que la longitud de los brazos), 2) ausente.
- Genitales femeninos**
115. Placas dorsales de los genitales femeninos. 0) separadas, 1) fusionadas.
116. Proceso púbico. 0) ausente, 1) desarrollado.
117. Ápice lateral interno de las placas ventrales o inferiores. 0) entero, sin proyecciones, 1) con una proyección alargada y setosa.
118. Vestidura de las placas ventrales o inferiores. 0) con sedas escasas, 1) glabras.
119. Placas superiores e inferiores. 0) ambas presentes, 1) solo las inferiores.
- Patas**
120. Espolón protibial en machos. 0) presente, 1) ausente.
121. Espolón protibial en hembras. 0) presente, 1) ausente.
122. Alcance del espolón protibial en machos. 0) rebasando el ápice interno de la protibia, 1) sin rebasar el ápice interno.
123. Número de denticulos bien definidos en las protibias de los machos. 0) 2 ó 3, 1) ninguno o 1.
124. Número de denticulos bien definidos en las protibias de las hembras. 0) 3, 1) 2.
125. Carina mesotibial. 0) completa (Fig. 19), 1)



Figuras 17- 26. Genitales masculinos en vista lateral: 17), *P. torta*; 18), *P. lalanza*. Mesotibias izquierdas en vista ventral: 19), *R. aestivus*; 20), *P. lalanza*. Metatibias derechas en vista lateral: 21), *P. hirticula*; 22), *P. gigantissima*. Uñas protarsales izquierdas: 23), *P. lenis*; 24), *P. lalanza*; 25), *P. pruinosa*; 26), *P. praesidii*.

- incompleta (Fig. 20).
126. Carina metatibial. 0) completa (Fig. 21), 1) incompleta (Fig. 22).
 127. Lado externo de las meso y metatibias (con el ejemplar en vista lateral). 0) entero (Fig. 21), 1) con denticulos (Fig. 22).
 128. Metafémur con doble margen dorso-apical. 0) ausente, 1) presente.
 129. Ápice de las metatibias. 0) con 2 espolones, 1) con 1 espolón.
 130. Ápice de las metatibias con una corona de sedas gruesas, largas y fuertes (como espolones). 0) ausente, 1) presente.
 131. Tamaño del espolón metatibial interno respecto al externo. 0) notablemente mayor, 1) más corto, similar o ligeramente mayor.
 132. Base del espolón metatibial externo. 0) articulado, 1) fusionado.
 133. Dimorfismo sexual en las protibias (diferencia en número de dientes externos, grosor de las tibias o presencia de espolón protibial). 0) discreto o nulo, 1) marcado.
 134. Cobertura setosa de la región ventral de los tarsos. 0) escasa, 1) abundante.
 135. Borde membranoso en la región ventral de los tarsos. 0) entero, 1) aserrado-pectinado.
 136. Número de uñas metatarsales. 0) 2, 1) 1.
 137. Forma de las uñas metatarsales. 0) ornamentadas, 1) sencillas.
 138. Forma de las uñas de los 3 pares de patas. 0) bidentadas (Fig. 23), 1) tridentadas (Fig. 24), 2) bifidas o hendidas (Fig. 25), 3) pectinadas o bipectinadas (Fig. 26).
 139. Forma de las uñas pro y mesotarsales en el macho. 0) similares, 1) diferentes.
 140. Razón corporal (determinado como la longitud total, desde el ápice del clípeo hasta el ápice de los élitros, dividido entre el ancho máximo elitral) 0) robusto (razón menor a 2), 1) esbelto (razón de 2 o más).

Resultados

Se obtuvieron 3 árboles igualmente parsimoniosos, con una longitud de 579 pasos, un índice de consistencia de 0.26 y un índice de retención de 0.57. Repitiendo el mismo procedimiento 10 veces, se obtuvieron los mismos valores de los estadísticos y los mismos 3 cladogramas. Para analizar los resultados se seleccionó el árbol número 2 (Fig. 27), debido a que muestra con mayor claridad las posibles relaciones entre los clados. En esta hipótesis, el agrupamiento que nos interesa comparar con detalle se ubica entre las especies tradicionalmente consideradas

como parte de las subtribus Melolonthina, Schizonychina, Heptophyllina y Rhizotrogina (según Dalla-Torre, 1912) (Fig. 28). *Schizonycha mimocontinens* Pope, 1960 se encuentra estrechamente relacionado con el clado que mantiene las relaciones entre Heptophyllina y Rhizotrogina (bootstrap= 24%), con los cuales comparte 5 caracteres: sutura frontoclipeal completa, distancia interocular amplia, falobase y parámetros fusionados dorsalmente en extremo basal, formando acanaladura longitudinal y carinas meso y metatibial completas (Fig. 28).

Las subtribus Heptophyllina y Rhizotrogina se relacionan estrechamente entre sí por compartir 3 caracteres: margen del lóbulo incisivo mandibular con muesca, interestría sutural de los élitros elevada, y sutura entre propleurón y basiesternón apenas marcada (Fig. 28).

Heptophylla picea Motschulsky, 1857 se relaciona con *Triodonyx* (bootstrap= 12%) por presentar la frente punteada, pronoto, escutelo y élitros glabros, además de que solo la mitad anterior del margen elitral tiene sedas (Fig. 13). Este último carácter representa una sinapomorfia para el clado (Fig. 28).

El clado de *Triodonyx*, el cual incluye a las 5 especies del subgénero, se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 99% y 4 sinapomorfias (Figs. 27, 28): diente maxilar más cercano a la lacinia, bifurcado (Fig. 5), propigidio con surco mesial (Fig. 16), falobase y parámetros formando un tubo engrosado y curvado hacia abajo, con el ápice ancho y comprimido (Fig. 18) y uñas tridentadas (Fig. 24); además, este grupo comparte otros 9 estados de carácter que no son exclusivos para el clado: mentón con elevaciones laterales (Fig. 3), último artejo de los palpos maxilares más corto o similar que los 2 anteriores (Fig. 5), parte central del borde anterior del clípeo inclinado y retraído (Fig. 7), clípeo glabro (Fig. 11), zona paraocular elevada (Figs. 9, 11), ápice de los parámetros con forma de placas anchas y simétricas (Fig. 18), carina meso y metatibial incompleta (Figs. 20, 22), y borde externo de las meso y metatibias con denticulos (Fig. 22).

La especie más basal dentro del clado es *P. gigantissima*, por presentar sedas en la frente y región paraocular y la sutura frontoclipeal nivelada. El clado de *P. woodruffi*, *P. bellamyi*, *P. lalanza* y *P. nogueirai* se encuentra soportado por un valor de bootstrap de 41% y 2 caracteres: frente glabra y sutura frontoclipeal ligeramente elevada (Fig. 9). Este último carácter es una sinapomorfia para el grupo. *P. woodruffi* se segrega del clado de *P. bellamyi*, *P. lalanza* y *P. nogueirai*, por presentar sedas en el escutelo.

Por otro lado, *P. bellamyi*, *P. lalanza* y *P. nogueirai* se agrupan con un valor de bootstrap de 43% y 2 caracteres: región paraocular glabra (Figs. 9, 11) y margen elitral con sedas en $\frac{3}{4}$ de su extensión, a partir de la base (Fig. 14). En



Figura 27. Árbol número 2, de 3 cladogramas igualmente parsimoniosos. Se muestran los valores de bootstrap mayores al 50%.

este punto, *P. bellamyi* se segrega del grupo por presentar la parte central del borde anterior del clipeo recta.

Por último, en el clado de *Triodonyx* se agrupan *P. lalanza* y *P. nogueirai* con un soporte de bootstrap de 22% y 2 caracteres: margen del lóbulo incisivo mandibular sin muesca y borde externo mandibular recto. Por su lado *P. lalanza* presenta los élitros con sedas a lo largo de todo el margen.

Discusión

El cladograma elegido muestra que los límites del subgénero *Triodonyx* son sumamente claros (bootstrap= 99%), sustentados por 4 sinapomorfias exclusivas y una combinación de 9 estados de carácter que no son exclusivos para el grupo. La monofilia del grupo es evidente, así como el hecho de no pertenecer a *Phyllophaga* y estar fuera de los

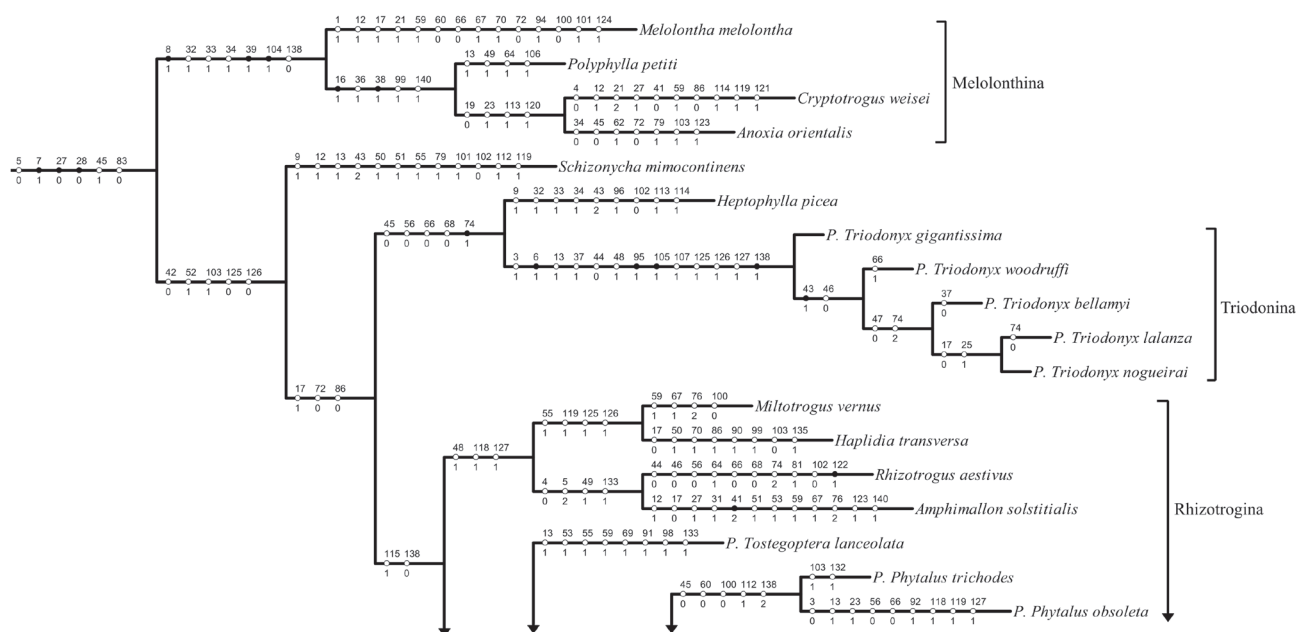


Figura 28. Parte del árbol elegido, en donde se muestran los caracteres que soportan al grupo de interés. Los círculos negros representan sinapomorfias, los números sobre las líneas indican los caracteres morfológicos y los números 0, 1 y 2 (bajo las líneas) hacen referencia al estado de carácter.

Rhizotrogina tradicionales como parte de un linaje basal, ya que *Triodonyx* presenta las uñas tarsales tridentadas, nunca bidentadas, bífidas, hendidas o pectinadas como otros Melolonthini, y sus placas genitales femeninas están separadas entre sí, a diferencia de muchas otras especies estudiadas que las tienen fusionadas. Con base en la hipótesis obtenida, se propone la restitución del género *Triodonyx* propuesto por Saylor (Evans et al., 2009), y la creación de una nueva subtribu americana, Triodonina, cuyas subtribus hermanas en el Lejano Oriente y África serían Heptophyllina y Schizonychina, respectivamente. Sin embargo, debido a la pequeña muestra revisada de las últimas subtribus y a los valores bajos de bootstrap que sostienen a estos clados, dichas relaciones han de tener un carácter necesariamente provisional, como parte de los estudios que continúan realizando los autores del presente artículo.

De acuerdo con los lineamientos establecidos en los capítulos 7 y 8 del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (2000), se establecen los siguientes cambios nomenclatoriales:

Triodonina Rivera-Gasperín y Morón, nueva subtribu
 Género tipo: *Triodonyx* Saylor, 1942: 158 (Especie tipo: *Phyllophaga gigantissima* Saylor 1935), stat. rev.

Diagnosis. Melolonthini americanos con el diente maxilar más cercano a la lacinia bifurcado, mentón con elevaciones laterales, último artejo de los palpos maxilares más corto

o similar que los 2 anteriores, parte central del borde anterior del clipeo inclinado y retraído, clipeo glabro, zona paraocular elevada, carina meso y metatibial incompleta y borde externo de las meso y metatibias con denticulos, uñas tridentadas, propigidio con surco mesial, falobase y parámetros formando un tubo engrosado y curvado hacia abajo, con el ápice ancho y comprimido, con forma de placas anchas y simétricas.

Esta subtribu monotípica posee 5 especies: *T. gigantissima* (Saylor, 1935), *T. lalanza* (Saylor, 1941), *T. bellamyi* (Warner y Morón, 1992), *T. woodruffi* (Warner y Morón, 1992) y *T. nogueirai* (Warner y Morón, 1992), distribuidas en Arizona (EUA), Sonora, Sinaloa, Nayarit y Jalisco (México) (Warner y Morón, 1992; Morón et al., 1997).

Agradecimientos

La primera autora agradece al Conacyt por la beca 58623, otorgada durante sus estudios en el INECOL, dentro del programa de Maestría en Ciencias (Biodiversidad y Sistemática). Agradecemos a Hortensia Carrillo-Ruiz de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Sergio Ibáñez-Bernal del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Juan Márquez-Luna de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, así como a 2 revisores anónimos, por enriquecer este trabajo con sus observaciones y correcciones.

Literatura citada

- Arnett, H. R., Jr. 1962. The beetles of the United States. Part III. The Catholic University of America. Washington, D. C. p. 369- 526.
- Carrillo-Ruiz, H. y M. A. Morón. 2006. Study on the phylogenetic relationships of the Hopliids (Coleoptera: Scarabaeoidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington 108:619-638.
- Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica. 2000. Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Editorial, Madrid. 156 p.
- Dalla-Torre, K. W. 1912. Scarabaeidae: Melolonthinae III. In Coleopterorum Catalogus pars 49, vol. 20, S. Schenkling (ed.). W. Junk. Berlin. p. 135-290.
- Evans, A. V. y A. B. T. Smith. 2009. An electronic checklist of the New World chafers (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae), version 3. 353 p. <http://museum.unl.edu/research/entomology/SSSA/nwmelos.htm>; última consulta: 14.IX.2012.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. Evolution 38:16-24.
- Goloboff, P. 1999. NONA, version. 2. Published by the author, Tucumán.
- Lacroix, M. 2012. En <http://hannetons.free.fr>; última consulta: 16.VIII.2012.
- Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México, morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera). Publicación 19, Instituto de Ecología. México, D. F. 341 p.
- Morón, M. A. 2003. Diversidad, distribución e importancia de las especies de *Phyllophaga* Harris en México (Coleoptera: Melolonthidae). In Estudios sobre coleópteros del suelo en América, A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.). Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. p. 1-27.
- Morón, M. A. 2004. Escarabajos, 200 millones de años de evolución, segunda edición. Instituto de Ecología, A. C y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza. 204 p.
- Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya (eds.). 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. Publicación especial de la Sociedad Mexicana de Entomología, A. C. y Conabio. México, D. F. 280 p.
- Nixon, K. C. 2002. WinClada, version 1.00.08. Published by the author, Ithaca, Nueva York.
- Saylor, L. W. 1942. Notes on beetles related to *Phyllophaga* Harris with descriptions of new genera and subgenera. Proceedings of the United States National Museum 92:157-165.
- Warner, W. B. y M. A. Morón. 1992. A revision of the *Phyllophaga* subgenus *Triodonyx* Saylor (Coleoptera: Scarabaeidae). Journal of the Kansas Entomological Society 65:321-340.



A new species of *Forcipomyia* (*Phytohelea*) from Argentina (Diptera: Ceratopogonidae)

Una especie nueva de *Forcipomyia* (*Phytohelea*) de Argentina (Diptera: Ceratopogonidae)

Pablo I. Marino^{1✉}, Florentina Díaz¹ and María M. Ronderos²

¹División Entomología, Museo de La Plata, Paseo del Bosque, 1900 La Plata, Argentina.

²Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores, Centro Científico Tecnológico-CONICET, Calle 2, Núm. 584. La Plata, Argentina.

✉ pmarino@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract. The adult and pupa of a new species of *Forcipomyia* (*Phytohelea*) are described, illustrated and photographed. Pupae were collected from water held by *Eryngium* L. sp. (Apiaceae) in Corrientes province, Argentina and reared to adults in the laboratory. Adult and pupa are compared with the closely related congener *F. (P.) jocosa* Saunders, and the pupa is also compared with that of *F. (P.) bromelicola* (Lutz).

Key words: new species, taxonomy, phytotelmata, *Eryngium*.

Resumen. Se describen, ilustran y fotografian el adulto y la pupa de una nueva especie de *Forcipomyia* (*Phytohelea*). Las pupas fueron capturadas del agua acumulada por *Eryngium* L. sp. (Apiaceae) en la provincia de Corrientes, Argentina y criadas en el laboratorio hasta la emergencia del adulto. Se compara esta especie con su congénere más cercano, *F. (P.) jocosa* Saunders, y además, la pupa es comparada con la de *F. (P.) bromelicola* (Lutz).

Palabras clave: especie nueva, taxonomía, fitotelmata, *Eryngium*.

Introduction

The genus *Forcipomyia* Meigen, which includes 1 125 extant species placed in 36 subgenera (Borkent, 2013), is not only diverse in number of species but is also rich in morphological variation in each life stage. The species of the subgenus *Phytohelea* are one of the most common inhabitants of phytotelmata, such as those found in modified leaves, leaf axils, flowers, stem holes, open fruits and fallen leaves of terrestrial plants (Frank, 1983). Currently, there are 10 species in this subgenus in the Neotropical region (Borkent and Spinelli, 2007), and only *F. jocosa* Saunders was recently recorded from Argentina (Spinelli et al., 2010). Immature stages of species of *F. (Phytohelea)* have been found in the water held by such plants as *Dracaena* Vand. ex L., *Musa* L., *Colocasia* Schott, pineapple, and lily (de Meillon and Wirth, 1991). Spinelli et al. (2007) recorded and fully described the preimaginal stages of *F. (P.) musae* Clastrier and Delécolle from leaf axils of banana stems in Brazilian Amazonia. Recently, Marino et al. (2010) redescribed the immatures of *F. (P.) bromelicola* (Lutz) from bromeliads in Florida, USA. The purpose of this paper is to describe and illustrate

the adult and pupa of a new species of *F. (Phytohelea)* found in *Eryngium* L., and to compare it with a closely related species.

Materials and methods

Pupae of the new species were collected using a pipette to extract water from *Eryngium* L. sp., located in the province of Corrientes (Fig. 23). They were carried to the laboratory and placed individually in vials with a drop of water. Observations were made daily until adult emergence. Measurements and ratios of the pupa were taken using a binocular microscope (BCM). For observation with the BCM, specimens were slide-mounted in Canada balsam following the technique described by Borkent and Spinelli (2007). Ink illustrations were made with a camera lucida. Photographs were taken with a digital camera, Micrometrics SE Premium, using a Nikon Eclipse E200 microscope. Terms for the pupae follow Borkent (2012) with addition of the following abbreviations of measurements: DAL, dorsal apotome length and DAW, dorsal apotome width, and those for adults follow Spinelli et al. (2012). The map was traced from Google Earth and the track was kept in KLM format. Afterwards, the format was turned into figures through the GPS Visualizer site (http://www.gpsvisualizer.com/gpsbabel/gpsbabel_convert) and drawn

Recibido: 10 enero 2013; aceptado: 15 abril 2013

with OziExplorer version 3.95.4. Types are deposited in the collection of the División Entomología, Museo de La Plata, Argentina (MLP).

Description

Forcipomyia (Phytohelea) bilobata Marino, n. sp. (Figs. 1-23)

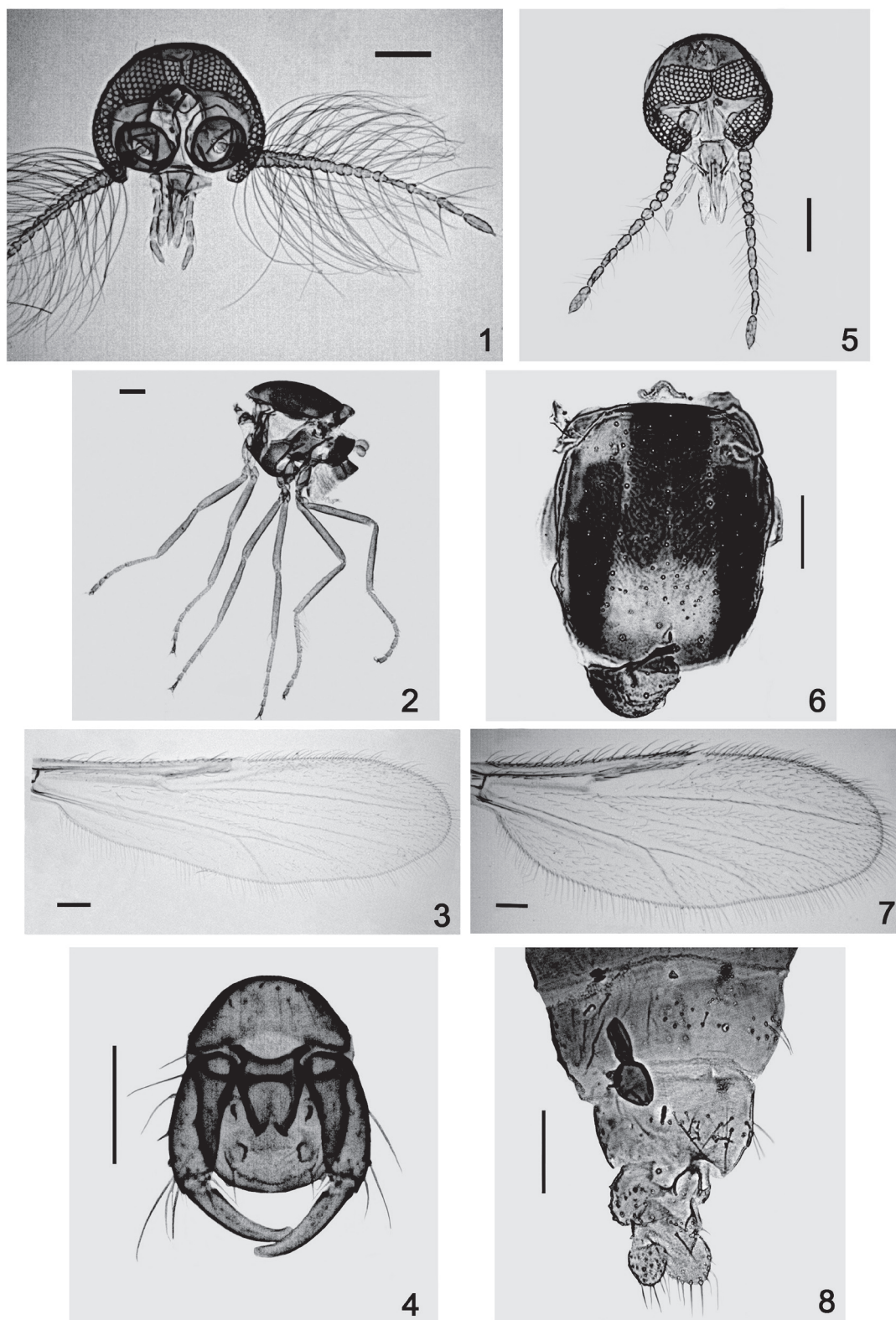
Diagnosis. Male adult: the only Neotropical species of the *F. (P.) bromelicola* species group with the apex of the aedeagus bilobed. Female adult: not diagnosable at this time. Pupa: only species of Neotropical *Forcipomyia (Phytohelea)* with the dorsal apotome triangular, dorsal apotome sensilla long and a terminal process of segment 9 with a medium-sized, outer seta that extends to 1/3 of its total length.

Male. Head (Fig. 1). Brown. Eyes abutting medially for length of 3 ommatidia. Antenna (Fig. 1) pale brown with plume setae poorly developed, flagellomeres 2-4 partially fused, flagellomeres 5-8 separate, flagellomere 10 0.5 X shorter than flagellomere 11, flagellomeres 10-13 elongate; flagellomere 13 with apical nipple slightly constricted basally; AR 0.50. Palpus (Fig. 1) pale brown; third segment slightly swollen at midlength, with shallow, small sensory pit opening on swollen portion; segments 4, 5 completely fused; PR 1.83. Thorax (Fig. 2). Dark brown except humeral areas, scutellum pale brown; scutellum with 6 strong, 4 more slender setae. Legs (Fig. 2) pale brown; apex of hind tibia with 4 spines, tarsi paler except fifth tarsomere slightly darker; tarsomere 1 of foreleg with row of thick setae; foreleg TR 2.28, midleg TR 2.42, hind leg TR 2.37; claws curved, moderately stout, slightly bifid at tip. Wing (Fig. 3) plain; both radial cells obliterated; fork of cubitus situated at same level as apex of costa; wing length 0.96 mm; breadth 0.30 mm; CR 0.47. Halter brownish. Abdomen. Uniformly brown. Genitalia (Fig. 4): Brown. Tergite 9 moderately elongate, extending to level of apex of gonocoxite; posterior margin rounded; cercus lobe-like, slightly produced beyond 1/2 length of gonocoxite; sternite 9 broad, posterior margin slightly concave. Gonocoxite slender, 3 X longer than greatest breadth; gonostylus 0.80 as long as gonocoxite, nearly straight, tip blunt. Gonocoxal apodemes reduced. Parameres (Fig. 21) H-shaped, basal arms slender, nearly straight, posterior process swollen distally, tip rounded. Aedeagus (Figs. 4, 22) stout, triangular, lateral margins sclerotized, gradually narrowed to bilobed, pointed tip; basal arch extending to 1/10 of total length; lateral arms extending laterally.

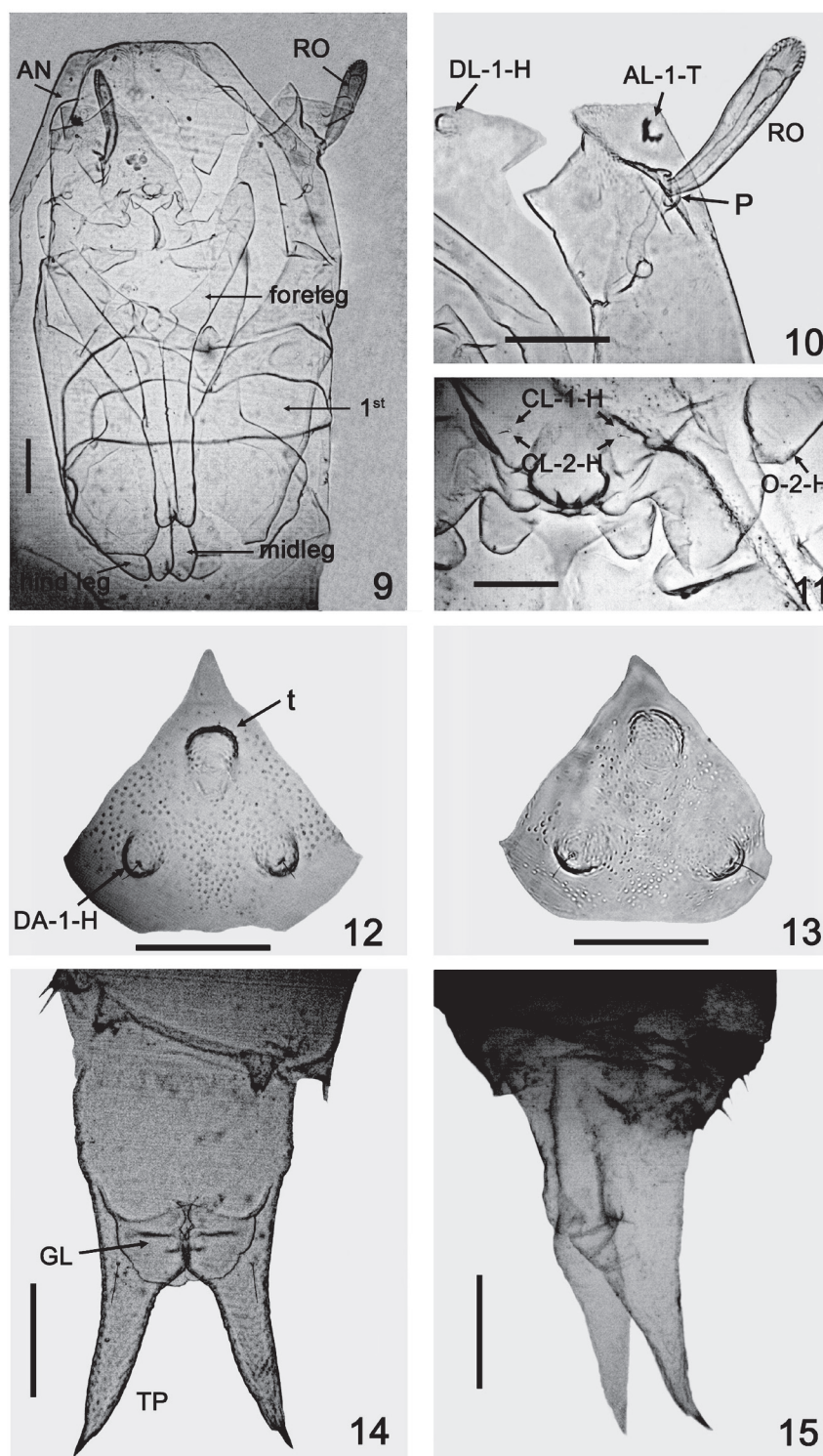
Female. As for male, with following differences: head (Fig. 5) with antenna brown, flagellomeres 1-2 partially fused, 3-5 subspherical, 6-8 vasiform; flagellomeres 9-13

elongate, flagellomere 13 with apical nipple not constricted basally, proportions as shown in Fig. 5; AR 0.95. Palpus (Fig. 5) pale brown; third segment slightly swollen at midlength with small, shallow sensory pit; segments 4, 5 completely fused, its combined length shorter than third segment; PR 2.50. Thorax. Scutum with pattern as in Fig. 6, with distinct submedial, lateral vittae. Legs pale brown except tibiae darker, apex of hind tibia with 4-5 spines; tarsomeres progressively darker, foreleg TR 2.40, midleg TR 2.29, hind leg TR 2.46, claws curved. Wing (Fig. 7) with abundant macrotrichiae covered membrane; first radial cell reduced; second radial cell narrow; fork of cubitus situated proximad to level of apex of costa; wing length 0.87 mm; breadth 0.33 mm; CR 0.48. Abdomen. Tergites uniformly brown. Genital sclerotization as in Fig. 8. Two pyriform, sclerotized spermathecae (Fig. 8) with short necks, measuring 0.036 by 0.034 mm, and 0.032 by 0.030 mm. Cercus brown.

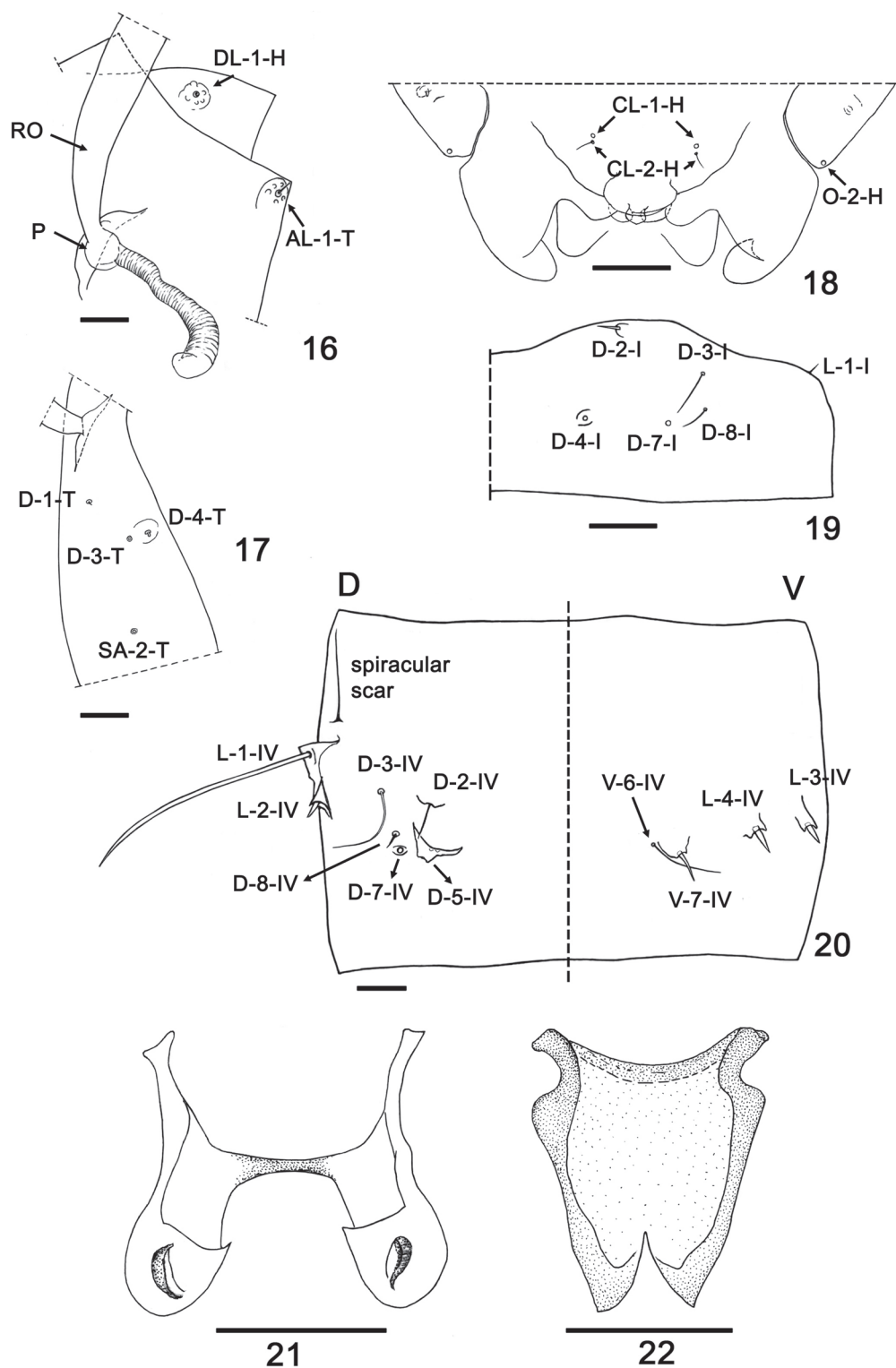
Male pupa. (Figs. 9-12, 14, 16, 18-20). Total length 3.09 mm. General coloration of exuviae pale brown. Dorsal apotome (Fig. 12) triangular, with disc 0.70 X longer than greatest width; posterior margin with pointed and smooth apex; surface covered with small, rounded spicules, anterior margin nearly straight, dorsal apotome sensilla (Fig. 12) long, thin, located on well developed tubercle, without pore at base; disc with subapical, strong, rounded tubercle (t); DAL 0.16 mm; DAW 0.23 mm; DAW/DAL 1.60. Cephalothorax (Fig. 9) rectangular, surface smooth, length 1.15 mm, width 0.64 mm with short medial crest. Cephalothoracic sensilla (Figs. 10, 16) as follows: one peg dorsolateral cephalic sclerite sensillum on well developed rounded tubercle; one medium-sized, strong anterolateral seta; 3 dorsals present: D-1-T, D-4-T short setae, D-3-T near D-4-T, D-4-T on rounded tubercle, supraalar 2 present. Respiratory organ (Figs. 9-10, 16) nearly straight, pale brown, 4.25 X longer than broad, with 12-14 apical pores; RO length 0.20 mm, RO width 0.05 mm; pedicel (Figs. 10, 16) smooth, short, pedicel length 0.024 mm, P/RO 0.12. Two clypeal/labral (Figs. 11, 18), CL-1-H coeloconica sensillum, CL-2-H medium-sized, thin sensillum; one ocular campaniform sensillum (Figs. 11, 18). Abdominal segments covered with small pointed spicules. First abdominal segment (Fig. 19) with sensilla as follows: D-2-I short, stout seta on rounded small tubercle, D-3-I medium-sized seta, D-4-I, D-7-I pores on posteromesal portion, D-8-I short seta; one lateral sensillum: L-1-I short, stout seta. Second abdominal segment similar to first, except sensilla longer, and by the presence of 2 additional sensilla: one long, thin seta, one short, stout seta. Fourth abdominal segment with sensillar pattern (Fig. 20) as follows: D-2-IV, D-3-IV thin setae, D-2-IV medium-sized on flattened small tubercle, D-3-IV



Figures 1-8. *Forcipomyia* (*Phytohelea*) *bilobata*, adult. 1-4, male; 5-8, female; 1, 5, head (ventral view); 2, thorax (lateral view); 3, 7, wing; 4, genitalia (ventral view); 6, scutum; 8, tip of abdomen (ventral view). Scale bars 0.05 mm.



Figures 9-15. *Forcipomyia (Phytohelea) bilobata*, pupal structures. 9-12, 14, male; 13, 15, female. 9, cephalothorax (dorsal view); 10, detail of cephalothorax (anterodorsal view); 11, clypeal/labral sensilla (CL) and ocular sensillum (O) (ventral view); 12-13, dorsal apotome; 14-15, segment 9 (male, ventral view and female, lateral view). Antenna (AN); anterolateral sensillum (AL); clypeal/labrals (CL), dorsal apotome sensilla (DA); dorsolateral cephalic sclerite sensillum (DL); genital lobe (GL); ocular (O); pedicel (P); respiratory organ (RO); terminal processes (TP). Scale bars 0.05 mm.



Figures 16-22. *Forcipomyia (Phytohelea) bilobata*, pupa and male adult. 16-20, pupa; 21-22, male adult. 16, dorsolateral cephalic sclerite sensillum (DL); anterolateral sensillum (AL); pedicel (P), respiratory organ (RO); 17, dorsal setae and supralar sensillum (SA); 18, clypeal/labral sensilla (CL) and ocular sensillum (O) (ventral view); 19, first abdominal segment (dorsal view); 20, fourth abdominal segment (dorsal and ventral view); 21, parameres; 22, aedeagus. Scale bars 0.05 mm.

longer than D-2-IV; D-4-IV absent, D-5-IV stout tubercle without sensillum, D-7-IV pore, D-8-IV short, thin seta; L-1-IV very long, stout seta, L-2-IV short seta, both located on stout triangular tubercles, L-3-IV, L-4-IV short, stout setae, both located on apically blunt tubercles; 2 ventral sensilla, V-6-IV long, thin seta, V-7-IV medium-sized, stout seta located on rounded tubercle. Segment 9 (Fig. 14) length 0.42 mm, width 0.20 mm, approximately 2 X longer than width; ventral surface with posteriorly directed stout spicules located on anterolaterally portion; genital lobe ventral; terminal process long, slightly divergent, with dark pointed tip, length 0.26 mm; base with medium-sized, thin outer seta on small tubercle.

Female pupa (Figs. 13, 15, 17). Similar to male with usual sexual differences. Total length 3.03 mm. Exuviae pale brown. Dorsal apotome (Fig. 13) with DAL 0.14 mm; DAW 0.19 mm; DAW/DAL 1.33. Dorsals as in Fig. 17. Respiratory organ length 0.204 mm; width 0.036 mm; pedicel length 0.02 mm; P/RO 0.11. Cephalothorax length 1.03 mm, width 0.684 mm. Segment 9 (Fig. 15) length 0.44 mm, terminal process length 0.33 mm.

Taxonomic summary

Distribution. Argentina, known only from the type locality (Fig. 23).

Types. Holotype male with pupal exuviae on microscope slide, labeled "HOLOTYPE *Forcipomyia (Phytohelea) bilobata* Marino. Argentina, Corrientes prov., arroyo Toropí, 28°35'40.4" S, 59°02'00.9" W, 55m, 16-IX-2010, R. Campos, ex *Eryngium* L., (MLP). Paratype female with pupal exuviae: same data as holotype (MLP). The pupae were collected at the same locality and date from

Eryngium L. sp., and laboratory reared pupae emerged in 2-3 days at 12° C.

Etymology. The name *bilobata* (divided in 2 lobes) refers to the bilobed apex of the aedeagus of this species.

Remarks. This new species belongs to the *F. bromelicola* species group defined by de Meillon and Wirth (1979) by the presence of 2 spermathecae and 13 antennal flagellomeres. The adult of *F. (P.) bilobata* is very similar to *F. (P.) jocosa* Saunders by the presence of well developed empodia; however, the latter species exhibits an elongate third palpal segment, the 8 basal flagellomeres are strongly compressed, and the thorax is entirely dark brown. The male has the apex of aedeagus with 2 lobes separate by a shallow gap. The pupa of *F. jocosa* was incompletely described by Saunders (1956) based on 2 pupal exuviae; however, the outer seta of the terminal process of *F. jocosa* is very reduced, and the D-5-IV of the fourth abdominal segment is clearly stouter. The sensillar pattern of the fourth abdominal segment of this new species is similar to that of *F. (P.) bromelicola*. The pupa of *F. bromelicola* differs from *F. bilobata* by the presence of a rounded dorsal apotome, with a minute sensilla and by the terminal processes of the segment 9 as long as their bases, each of them with a longer outer seta.

Acknowledgements

We are grateful to PIP 0381-CONICET for economic support during this investigation. Our gratitude to Art Borkent (Salmon Arm, Canada) for a critical review and to Nérida Caligaris for technical assistance. We appreciate the help of Luis Giambelluca for making the map.

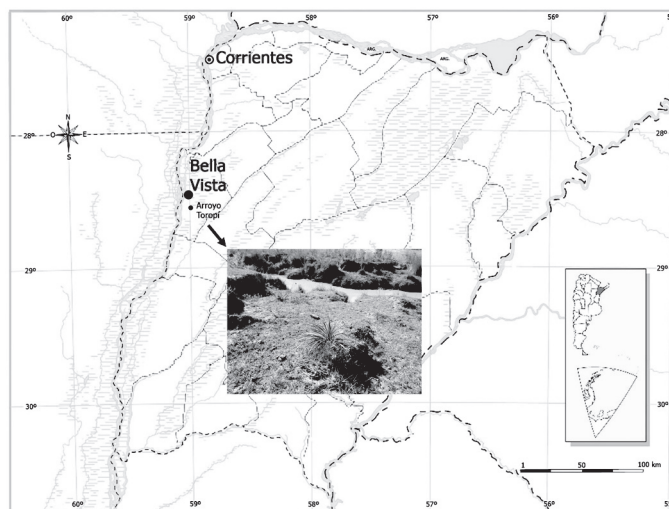


Figure 23. Distribution map of *Forcipomyia (Phytohelea) bilobata*.

Literature cited

- Borkent, A. 2012. The pupae of Culicomorpha - Morphology and a new phylogenetic tree. *Zootaxa* 3396:1-98.
- Borkent, A. 2013. World species of biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). Last update Feb. 20, 2013. URL: <http://www.inhs.uiuc.edu/research/FLYTREE/CeratopogonidaeCatalog.pdf>, 236 p.; last access: 27.II.2013.
- Borkent, A. and G. R. Spinelli. 2007. Neotropical Ceratopogonidae (Diptera: Insecta). In *Aquatic biodiversity in Latin America*, volume 4, J. Adis, J. R. Arias, G. Rueda-Delgado and K. M. Wantzen (eds.). Pensoft, Sofia-Moscow. p. 198.
- de Meillon, B. and W. W. Wirth. 1979. A taxonomic review of the subgenus *Phytohelea* of *Forcipomyia* (Diptera: Ceratopogonidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 81:178-206.
- de Meillon, B. and W. W. Wirth. 1991. The genera and subgenera (excluding *Culicoides*) of the Afrotropical biting midges (Diptera: Ceratopogonidae). *Annals of the Natal Museum* 32:27-147.
- Frank, J. H. 1983. Bromeliad phytotelmata and their biota, especially mosquitoes. In *Phytotelmata: terrestrial plants as hosts for aquatic insect communities*, J. H. Frank and L. P. Lounibos (eds.). Plexus Publishing, New Jersey. p. 101-128.
- Marino, P. I., M. M. Ronderos and G. R. Spinelli. 2010. Redescription of the immatures stages of *Forcipomyia (Phytohelea) bromelicola* (Lutz, 1914) (Diptera: Ceratopogonidae). *Aquatic Insects* 32:205-213.
- Saunders, L. G. 1956. Revision of the genus *Forcipomyia* based on characters of all stages (Diptera: Ceratopogonidae). *Canadian Journal of Zoology* 34:657-705.
- Spinelli, G. R., P. I. Marino and A. L. Gaddi. 2010. New records of biting midges from Argentina and Chile (Diptera: Ceratopogonidae). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 69:127-132.
- Spinelli, G. R., M. M. Ronderos, P. I. Marino, D. Silveira-Carrasco and R. L. Menezes-Ferreira. 2007. Description of *Culicoides (Mataemyia) felippebauerae* sp. n., *Forcipomyia musae* immatures, and occurrence of *F. genualis*, breeding in banana stems in Brazilian Amazonia (Diptera: Ceratopogonidae). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 102:659-669.
- Spinelli, G. R., P. I. Marino and A. Borkent. 2012. A revision of biting midges of the subgenera *Forcipomyia (Metaforcipomyia)* and *F. (Saliohelea)* from Costa Rica (Diptera: Ceratopogonidae). *Zootaxa* 3419:1-52.



Lista sistemática y afinidades zoogeográficas de la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano, México

Systematic checklist and zoogeographic affinities of ichthyofauna from Sistema Arrecifal Veracruzano, Mexico

Luis Fernando Del Moral-Flores^{✉1,2}, José Luis Tello-Musi², Héctor Reyes-Bonilla³, Horacio Pérez-España⁴, José Antonio Martínez-Pérez², Guillermo Horta-Puga², Laura Adriana Velazco-Mendoza³ y Patricia Alexandra Álvarez del Castillo-Cárdenas³

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F. México.

²Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios No. 1 Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.

³Departamento de Biología Marina, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Carretera al sur Km 5.5, 23080 La Paz, Baja California Sur, México.

⁴Instituto de Ciencias Marinas y Pesquerías, Universidad Veracruzana. Calle Hidalgo 617 Col. Río Jamapa, 94290 Boca del Río, Veracruz, México.

✉ldelmorf0800@ipn.mx

Resumen. Se presenta una lista taxonómica de la composición de la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano. El inventario es resultado de los censos visuales realizados en el sistema arrecifal durante el periodo 2006 - 2011, el cual se complementó con las especies del sistema previamente registradas en la literatura y aquellas que se encuentran depositadas en colecciones de referencia. La lista incluye 387 especies, 206 géneros, 92 familias y 23 órdenes. Tres especies son nuevos registros para el litoral mexicano del golfo de México: *Amphelikturus dendriticus*, *Hypoleurochilus bermudensis* y *Opistognathus macrognahtus*. Las familias con mayor riqueza específica fueron: Serranidae (37 spp.), Carangidae (23), Haemulidae y Labridae (17), Gobiidae (16) y Pomacentridae (15). Las afinidades zoogeográficas de las especies están mejor representadas por la provincia Caribeña (78.87%), seguida por la provincia Caroliniana de la costa norte, noreste y noroeste del golfo de México (77.68%) y la Antillana (70.83%). Cinco especies son endémicas de los arrecifes del suroeste del golfo de México: *Elacatinus jarocho*, *Halichoeres burekai*, *Hypoplectrus atlantia*, *H. castroaguirrei*, *Tigriobius redimiculus*. Se estimó el número total de especies esperadas en el sistema utilizando los métodos de Chao 1, Chao2, Jackknife 1 y 2 y bootstrap. Se encontró que la lista representa casi el 90% de la riqueza esperada, el mejor elenco sistemático del área hasta ahora.

Palabras clave: lista de peces, Atlántico mexicano, peces marinos, ictiodiversidad, arrecifes coralinos.

Abstract. We present an updated checklist of the systematic composition of fishes from the Veracruz Coral Reef System (VRS). The list is the result of underwater visual censuses done from 2006 to 2011, and it was completed with previously reported species at literature and those deposited in reference collections. The list includes 387 species, 206 genera, 92 families and 23 orders. Three species are new records for the Mexican coast of the Gulf of Mexico: *Amphelikturus dendriticus*, *Hypoleurochilus bermudensis* and *Opistognathus macrognahtus*. The families with the higher specific richness were: Serranidae (37 spp.), Carangidae (23), Haemulidae and Labridae (17), Gobiidae (16) and Pomacentridae (15). The zoogeographic affinities of the species were better represented by the Caribbean province (78.87%), followed by the Carolinian province of the North coast, Northeast and Northwest of the Gulf of Mexico (77.68%) and Antillean (71.83%). Five species are endemic to the VRS: *Elacatinus jarocho*, *Halichoeres burekai*, *Hypoplectrus atlantia*, *H. castroaguirrei* and *Tigriobius redimiculus*. The total expected number of species was calculated using Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 and 2, and bootstrap methods. It was found that our species list represents almost 90% of the expected richness, the best systematic list until now.

Key words: fish checklist, Mexican Atlantic, marine fish, ichthyodiversity, coral reefs.

Introducción

En el Atlántico mexicano existen diversos estudios ictiológicos que tratan acerca de la taxonomía alfa de diferentes tipos de ecosistemas costeros, comprendiendo desde la región de Veracruz hasta la parte caribeña de Quintana Roo (Hildebrand et al., 1964; Chávez, 1966; Reséndez-Medina, 1970, 1981; Castro-Aguirre y Márquez-Espinosa, 1981; Álvarez-Guillén et al., 1986; Gaspar-Dillanes y Espinosa-Pérez, 1989; Reséndez-Medina y Kobelkowsky-Díaz, 1991; Vásquez-Yeomans y González-Vera, 1992; Ayala-Pérez et al., 1993; Lozano-Vilano et al., 1993; Obregón-Barboza et al., 1994; González-Gándara y González-Sansón, 1997; Castro-Aguirre et al., 1999; Schmitter-Soto et al., 2000; González-Gándara y Arias-González, 2001; González-Gándara, 2003a, b). De ellos, la ictiofauna de los sistemas arrecifales es la menos estudiada a pesar de contar con una alta diversidad biológica.

El Sistema Arrecifal Veracruzano (SAV) es uno de los pocos ecosistemas de este tipo, que cuenta con trabajos que buscan conocer la diversidad alfa de los distintos grupos biológicos que le integran (Green, 1977; Lara et al., 1992; Carrera-Parra y Vargas-Hernández, 1996; Gómez, 2007; Hermoso-Salazar y Arvizu-Coyotzi, 2007; Solís-Marín et al., 2007; Velarde-González et al., 2007; Winfield et al., 2010). En el SAV existen algunos primeros esfuerzos por inventariar al grupo íctico, desafortunadamente esta información se encuentra dispersa en distintas publicaciones, algunas que carecen de consenso

taxonómico y biogeográfico (v.g., Reséndez-Medina, 1971; Pérez-Hernández, 1989; Nava-Martínez, 2002; Vargas-Hernández et al., 2002; Martínez-Hernández y Camacho-Olivares, 2007). Es por ello, que en el presente trabajo se conforma una lista sistemática anotada de la ictiofauna del SAV, considerando aspectos de su biogeografía.

Materiales y métodos

El SAV se encuentra en la parte centro del estado de Veracruz, sobre la plataforma continental y frente a las costas de los municipios de Veracruz y Alvarado, entre los 19°00'00" y 19°16'00" N, 95°45'00" y 96°12'00" O (DOF, 1992, 2000); se integra por más de 25 arrecifes de tipo plataforma y costeros, con una superficie de 52 238 ha y se encuentra dividido en 2 regiones por la desembocadura del río Jamapa (Fig. 1). Para generar el inventario se realizaron censos visuales mediante buceo libre y con equipo autónomo SCUBA durante el periodo que comprende los años 2006 al 2011. Para aquellos organismos de los cuales se tenía duda sobre su identificación, se tomaron fotografías que posteriormente fueron analizadas y se identificaron con la ayuda de los trabajos de Böhlke y Robins (1960), Böhlke y Chaplin (1968), Randall (1996), Smith-Vaniz (1997), Humann (2002), McEachran y Feckhelm (1998; 2005), García-Júnior et al. (2010) y Bernal y Rocha (2011). Con visitas posteriores a la zona de estudio se confirmaron las identificaciones de las especies. El listado ictiofaunístico se complementó con ayuda de listas y elencos taxonómicos

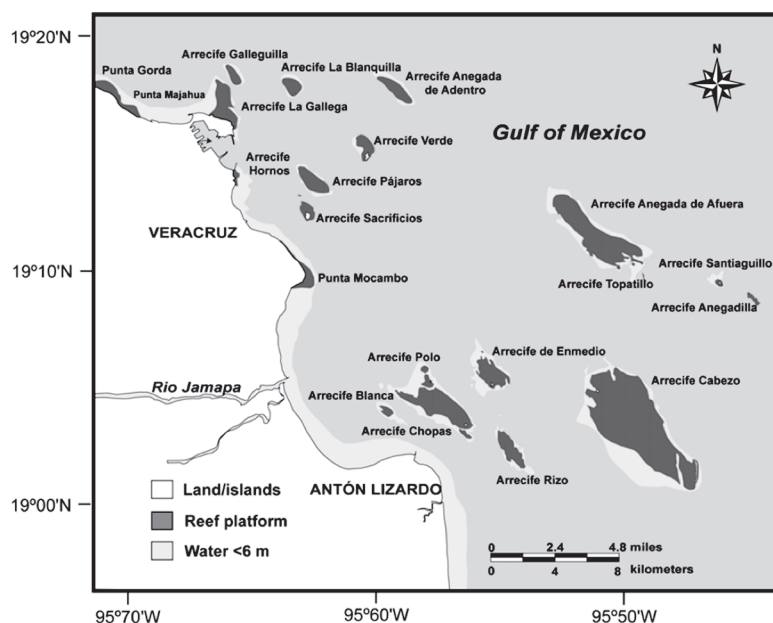


Figura 1. Mapa del área de estudio, Sistema Arrecifal Veracruzano.

disponibles para la zona de estudio; de manera general se verificó y actualizó el estatus taxonómico de las especies siguiendo a Eschmeyer (2012). El arreglo sistemático de las especies del presente trabajo se basa en el propuesto por Nelson (2006), con excepción de los elasmobranquios, para los cuales seguimos las modificaciones de Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez (1996) y Espinosa-Pérez et al. (2004).

Las afinidades zoogeográficas de las especies se analizaron de acuerdo con el esquema de regiones y provincias de Briggs (1974, 1995) con modificaciones hechas por Castro-Aguirre et al. (1999), para ello se consideró la distribución actual de las especies y su presencia en las siguientes divisiones de la región del Atlántico occidental: a) provincia Virginiana (PV): desde cabo Cod hasta cabo Hatteras; b) provincia Caroliniana de la costa oriental de EUA (PCO): de cabo Hatteras hasta la costa sureste de Florida; c) provincia Caroliniana de la costa norte, noreste y noroeste del golfo de México (PCM): de la costa suroeste de Florida hasta cabo Rojo, Tuxpan, Veracruz; d) provincia Caribeña (PC): de cabo Rojo, Tuxpan, Veracruz hasta el noreste de Venezuela; e) provincia Antillana (PA): desde las costas norte y este de la península de Yucatán, Antillas Mayores y Menores hasta la región insular de Venezuela y Brasil; f) provincia Brasileña (PB): de la costa norte de Venezuela hasta los 23° sur. Asimismo, se determinaron las especies de peces circumtropicales (CT): especies que se distribuyen a lo largo de los mares tropicales del mundo; especies anfiatlánticas (AT): que se distribuyen ampliamente en el océano Atlántico y se les encuentra en las costas orientales y occidentales de los continentes que le bordean; especies anfiamericanas (AA): se encuentran en ambas costas del continente americano; especies endémicas (END): que sólo se encuentran en los arrecifes del golfo de México o el SAV.

Se llevó a cabo un análisis para estimar la riqueza total esperada de peces en la región de estudio, empleando pruebas no paramétricas, con base en los datos de observaciones de peces obtenidos en diversas campañas de campo y en publicaciones técnicas (ver Cuadro 1). La información fue procesada con los modelos de Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y 2 (máxima verosimilitud), y bootstrap (utilizando 1 000 iteraciones), mediante el programa Primer, ver. 6.0 (véase ecuaciones Magurran, 2004). Estos procedimientos se seleccionaron por su precisión para estimar la riqueza total de ensamblajes biológicos, con base en información incompleta y porque además se fundamentan en registros de presencia-ausencia de especies (Willott, 2001).

Para evaluar la calidad relativa del elenco sistemático obtenido a partir de los datos de campo, se comparó la riqueza total registrada en las 14 unidades de análisis con

el valor esperado a partir del cálculo del promedio de los resultados arrojados por los 5 métodos aplicados para estimar la riqueza. Se utilizó una prueba t de Student para comparar los valores individuales de los parámetros estimados, contra una serie de datos esperados que se supone siguen un comportamiento normal (Sokal y Rohlf, 1995). La prueba se aplicó 3 veces: para todos los peces, para elasmobranquios por separado y para teleósteos por separado. Cabe señalar que este tipo de comparaciones que conjuntan valores de diversos estimadores, contra la cifra real o disponible, ofrece una estimación potencialmente más robusta que el usar técnicas individuales, cuando ninguno de los métodos aplicados es intrínseco o prácticamente superior a otro (Johnson y Omland, 2004).

Resultados

El número de especies que componen la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano es de 387 especies pertenecientes a 206 géneros, 92 familias, 23 órdenes y 2 clases (Cuadro 1). El orden Perciformes presentó el mayor número de especies con 252 (65.5%), seguido por Tetraodontiformes con 22 (5.7%) y Anguilliformes con 16 (4.2%). Las familias con mayor riqueza son Serranidae con 37 especies (9.6%), seguida por Carangidae 23 (6.0%), Haemulidae y Labridae cada una con 17 (4.4%), Gobiidae 16 (4.2%) y Pomacentridae 15 (3.9%); las familias restantes presentan una riqueza específica menor (≤ 14 spp.). Entre las especies que se reportan, 3 son nuevos registros para el litoral mexicano del golfo de México: *Amphelikurus dendriticus* (Barbour, 1905), *Opistognathus macrogynathus* Poey, 1860, ambas se depositaron en la Colección Ictiológica de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala (No. de Catálogo: CIFESI-50, CIFESI-70; Figs. 2, 3), e *Hypoleurochilus bermudensis* Beebe y Tee-Van, 1933 (Fig. 4).

La ictiogeografía del SAV muestra mayor afinidad con la provincia Caribeña (78.87%), seguida por la Caroliniana de la costa norte, noreste y noroeste del golfo de México (77.68%) y por la Antillana (70.83%); el resto de las provincias es menos afín: Brasileña (43.75%), Caroliniana de la costa oriental (20.54%) y Virginiana (4.17%). Se determinó que el 7.44% de las especies tienen distribución circumtropical, 10.12% son anfiatlánticas, 2.38% anfiamericanas y 1.29% endémicas; estas últimas son: *Elacatinus jarocho*, *Halichoeres burekae*, *Hypoplectrus atlahua*, *H. castroaguirrei* y *Tigrigobius redimiculus*.

Con respecto al número esperado de especies, los análisis no paramétricos muestran que la riqueza esperada de peces en el SAV es superior a la registrada de manera efectiva, tanto para los peces óseos como para los elasmobranquios (Cuadro 2). Puede verse que los datos analizados denotan



Figura 2. El pez caballito pipa *Acentronura dendritica* (Número de catálogo: CIFESI-50).



Figura 3. El pez bocón, *Opistognathus macrognathus* (Número de catálogo: CIFESI-70).



Figura 4. El pez borracho de barras, *Hyleurochilus bermudensis*.

Cuadro 1. Lista taxonómica de la ictiofauna registrada en el Sistema Arrecifal Veracruzano

<i>Especie</i>	<i>Observaciones de campo (2006-2011) y registros en colección</i>	<i>Referencias bibliográficas</i>	<i>Afinidades zoogeográficas</i>
Clase Chondrichthyes			
Subclase Elasmobranchii			
Subdivisión Selachii			
Orden Orectolobiformes			
Familia Ginglymostomatidae			
<i>Ginglymostoma cirratum</i> (Bonnaterre, 1788)	X	10	AA
Orden Lamniformes			
Familia Lamnidae			
<i>Isurus oxyrinchus</i> Rafinesque, 1810		4	CT
Orden Carcharhiniformes			
Familia Carcharhinidae			
<i>Carcharhinus acronotus</i> (Poey, 1860)	X		PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Carcharhinus brevipinna</i> (Müller y Henle, 1839)	X		AT
<i>Carcharhinus falciformis</i> (Müller y Henle, 1839)	X		CT
<i>Carcharhinus leucas</i> (Müller y Henle, 1839)	X	4	CT
<i>Carcharhinus limbatus</i> (Müller y Henle, 1839)	X	4	CT
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i> (Richardson, 1836)	X	3, 4	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Sphyrnidae			
<i>Sphyrna lewini</i> (Griffith y Smith, 1834)	X	3, 4	CT
<i>Sphyrna tiburo</i> Linnaeus, 1758		2, 9	AA
Subdivisión Batoidea			
Orden Torpediniformes			
Familia Narcinidae			
<i>Narcine bancroftii</i> (Griffith y Smith, 1834)	X	2, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Narcine</i> sp.	X		PCM, PC
Orden Rhinobatiformes			
Familia Rhinobatidae			
<i>Rhinobatos lentiginosus</i> Garman, 1880	X		PCO, PCM, PC
Orden Rajiformes			
Familia Rajidae			
<i>Raja texana</i> Chandler, 1921	X	3, 4, 13	PCM, PC, PA
Orden Myliobatiformes			
Familia Urotrygonidae			
<i>Urobatis jamaicensis</i> (Cuvier, 1816)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Dasyatidae			
<i>Dasyatis americana</i> Hildebrand y Schoeder, 1928	X; CNPE-P297	2, 6, 7, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB

Cuadro 1. Continúa

<i>Dasyatis sabina</i> (Lesueur, 1824)	X		PCM, PCM, PC, PA
Familia Gymnuridae			
<i>Gymnura micrura</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	3	AT
Familia Myliobatidae			
<i>Aetobatus narinari</i> (Euphrasen, 1790)	X	2, 3, 6, 9, 10	CT
Familia Mobulidae			
<i>Manta birostris</i> (Walbaum, 1792)	X		CT
Familia Rhinopteridae			
<i>Rhinoptera bonasus</i> (Mitchill, 1815)	X		PCO, PCM, PC, PA
Clase Actinopterygii			
Subclase Neopterygii			
Division Teleostei			
Orden Albuliformes			
Familia Albulidae			
<i>Albula vulpes</i> (Linnaeus, 1758)	X	10	AT
Orden Elopiformes			
Familia Elopidae			
<i>Elops saurus</i> Linnaeus, 1766	X	3, 4, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Megalopidae			
<i>Megalops atlanticus</i> Valenciennes, 1847	X	2, 3, 4, 9, 10	AT
Orden Anguilliformes			
Familia Anguillidae			
<i>Anguilla rostrata</i> (Lesueur, 1817)		3, 4	PV, PCO, PCM, PC, PA
Familia Congridae			
<i>Conger triporiceps</i> Kanazawa, 1958		10	PCM, PC, PA
Familia Muraenidae			
<i>Echidna catenata</i> (Bloch, 1795)	X	2, 9	AT
<i>Enchelycore carychroa</i> Böhlke y Böhlke, 1976	X	10	PCM, PC, PA, PB
<i>Enchelycore nigricans</i> (Bonnaterre, 1788)	X; CNPE-P318	7, 10	AT
<i>Gymnothorax funebris</i> Ranzani, 1839	X; CNPE-P313	2, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Gymnothorax miliaris</i> (Kaup, 1856)	X	2, 6, 9, 10	AT
<i>Gymnothorax moringa</i> (Cuvier, 1829)	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Gymnothorax nigromarginatus</i> (Girard, 1858)		3, 13	PCM, PC
<i>Gymnothorax vicinus</i> (Castelnau, 1855)	X	2, 9, 10	AT
<i>Muraena retifera</i> Goode y Bean, 1882	X	6, 10	PCO, PCM, PC, PA
Familia Ophichthidae			
<i>Myrichthys breviceps</i> (Richardson, 1848)	X; MHNUABCS-CI-539	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Myrichthys ocellatus</i> (Lesueur, 1825)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Myrophis punctatus</i> Lütken, 1852		13	PV, PCO, PCM, PC, PA

Cuadro 1. Continúa

<i>Ophichthus gomesii</i> (Castelnau, 1855)		13	PV, PCO, PCM, PC, PB
Familia Nettastomatidae			
<i>Hoplunnis macrura</i> Ginsburg, 1951		13	PCM, PC, PB
Orden Clupeiformes			
Familia Engraulidae			
<i>Anchoa hepsetus</i> (Linnaeus, 1758)	X	1	PV, PCO, PCM
<i>Anchoa lyolepis</i> (Evermann y Marsh, 1900)		13	PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Clupeidae			
<i>Alosa sapidissima</i> (Wilson, 1811)		1	PV, PCO, PCM
<i>Harengula clupeola</i> (Cuvier, 1829)	X	13	PCM, PC, PA
<i>Harengula humeralis</i> (Cuvier, 1829)	X	10	PCO, PC, PA
<i>Harengula jaguana</i> Poey, 1865	X	10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Jenkinsia lamprotaenia</i> (Gosse, 1851)	X	1	PCM, PC, PA
<i>Jenkinsia majua</i> Whitehead, 1963		13	PC, PA
<i>Sardinella aurita</i> Valenciennes, 1847	X	13	AT
Orden Siluriformes			
Familia Ariidae			
<i>Sciades felis</i> (Linnaeus, 1766)	X		PCO, PCM, PC
<i>Bagre marinus</i> (Mitchill, 1815)		4	PCM, PC, PA
Orden Aulopiformes			
Familia Synodontidae			
<i>Saurida brasiliensis</i> Norman, 1935		13	AT
<i>Saurida normani</i> Longley, 1935		13	PCO, PCM, PC
<i>Synodus foetens</i> (Linnaeus, 1766)	X	3, 4, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Synodus intermedius</i> (Spix y Agassiz, 1829)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Synodus saurus</i> (Linnaeus, 1758)	X	6, 10	AT
<i>Synodus synodus</i> (Linnaeus, 1758)	X	10	AT
<i>Trachinocephalus myops</i> (Forster, 1801)	X	1	AT
Orden Ophidiiformes			
Familia Carapidae			
<i>Carapus bermudensis</i> (Jones, 1874)		13	PCO, PC, PA
Familia Ophidiidae			
<i>Brotula barbata</i> (Bloch y Schneider, 1801)		3, 4, 13	AT
<i>Lepophidium jeannae</i> Fowler, 1941		13	PCO, PCM
<i>Lepophidium profundorum</i> (Gill, 1863)		13	PCO, PCM
Familia Bythitidae			
<i>Ogilbia cayorum</i> Evermann y Kendall, 1898	X	10	PCM, PC, PA
Orden Batrachoidiformes			
Familia Batrachoididae			

Cuadro 1. Continúa

<i>Porichthys plectrodon</i> Jordan y Gilbert, 1882		13	PV, PCO, PCM, PC, PB
Orden Lophiiformes			
Familia Antennariidae			
<i>Antennarius multiocellatus</i> (Valenciennes, 1837)	X; CNPE-P317	5, 7, 10	PC, PA, PB
<i>Antennarius striatus</i> (Shaw, 1794)	CNPE-P927	13	CT
<i>Histrion histrio</i> (Linnaeus, 1758)	X; CNPE-P2066	10	AT
Familia Ogcocephalidae			
<i>Halieutichthys aculeatus</i> (Mitchill, 1818)		13	PCM
<i>Ogcocephalus pantostictus</i> Bradbury, 1980	X		PCM, PC
Orden Mugiliformes			
Familia Mugilidae			
<i>Mugil cephalus</i> Linnaeus, 1758	X	3, 4	CT
<i>Mugil curema</i> Valenciennes, 1836	X	10	AT, AA
Orden Beloniformes			
Familia Belonidae			
<i>Ablennes hians</i> (Valenciennes, 1846)	X	10	CT
<i>Strongylura notata</i> (Poey, 1860)		13	PCM, PC, PA
<i>Strongylura timucu</i> (Walbaum, 1792)	X		PCM, PC, PA, PB
<i>Tylosurus crocodilus</i> (Péron y Lesueur, 1821)	X; CNPE-P309	1, 2, 6, 7, 9, 10	CT
Familia Exocoetidae			
<i>Hirundichthys speculiger</i> (Valenciennes, 1847)	X	10	CT
Familia Hemiramphidae			
<i>Hemiramphus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)	X;	2, 3, 4, 9, 10	AT
<i>Hyporhamphus unifasciatus</i> (Ranzani, 1841)	X		PCO, PCM, PC, PA, PB
Orden Beryciformes			
Familia Holocentridae			
<i>Holocentrus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	X; MHNUABCS-CI-413	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB, AT
<i>Holocentrus rufus</i> (Walbaum, 1792)	X; MHNUABCS-CI-414	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Myripristis jacobus</i> Cuvier, 1829	X	2, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Neoniphon marianus</i> (Cuvier, 1829)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Plectrypops retrospinis</i> (Guichenot, 1853)		13	PCM, PC, PA
Orden Gasterosteiformes			
Familia Aulostomidae			
<i>Aulostomus maculatus</i> Valenciennes, 1841	X; CNPE-P298	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Fistulariidae			
<i>Fistularia tabacaria</i> Linnaeus, 1758	X	2, 9, 10	AT, PCM, PC, PA, PB
Familia Syngnathidae			

Cuadro 1. Continúa

<i>Amphelikturus dendriticus</i> (Barbour, 1905)	X		PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Hippocampus erectus</i> Perry, 1810	X		PCM, PC, PA
<i>Hippocampus reidi</i> Ginsburg, 1933	X		PCM, PC, PA, PB
<i>Microphis brachyurus lineatus</i> (Kaup, 1856)	X	7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Syngnathus floridae</i> (Jordan y Gilbert, 1882)		13	PCO, PCM, PC, PA
<i>Syngnathus pelagicus</i> Linnaeus, 1758	X		PCO, PCM, PC, PC, PB
Orden Scorpaeniformes			
Familia Scorpaenidae			
<i>Scorpaena agassizii</i> Goode y Bean, 1896		13	PCO, PCM
<i>Scorpaena calcarata</i> Goode y Bean, 1882		13	PV, PCO, PCM, PC, PB
<i>Scorpaena dispar</i> Longley y Hildebrand, 1940		13	PCM, PC, PA, PB
<i>Scorpaena grandicornis</i> Cuvier, 1829	X		PCM, PC, PA, PB
<i>Scorpaena plumieri</i> Bloch, 1789	X; CNPE-P320	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Scorpaenodes caribbaeus</i> Meek y Hildebrand, 1928	X	2, 7, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Triglidae			
<i>Bellator militaris</i> (Goode y Bean, 1896)		13	PCO, PCM, PC
<i>Prionotus alatus</i> Goode y Bean, 1883		13	PV, PCO, PCM, PC
<i>Prionotus ophryas</i> Jordan y Swain, 1885		13	PCO, PCM, PC, PA
<i>Prionotus stearnsi</i> Jordan y Swain, 1885		13	PCO, PCM, PC
Orden Perciformes			
Familia Centropomidae			
<i>Centropomus parallelus</i> Poey, 1860	X	3, 10	PCM, PC, PB
<i>Centropomus undecimalis</i> (Bloch, 1792)	X	3, 4, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Serranidae			
<i>Centropristis ocyurus</i> (Jordan y Evermann, 1887)		3, 4	PCO, PCM
<i>Cephalopholis cruentata</i> (Lacepède, 1802)	X	2, 4, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Cephalopholis fulva</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Diplectrum bivittatum</i> (Valenciennes, 1828)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Epinephelus adscensionis</i> (Osbeck, 1765)	X; CNPE-P300; ICMYL-P608.05; UWFC25421, MHNUABCS-CI-781	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Epinephelus guttatus</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 4, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Epinephelus itajara</i> (Lichtenstein, 1822)	X	2, 9, 10	AA, AT
<i>Epinephelus morio</i> (Valenciennes, 1828)	X	4	PCM, PC, PA, PB
<i>Epinephelus striatus</i> (Bloch, 1792)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Hypoplectrus aberrans</i> Poey, 1868	X	10	PCM, PC, PA
<i>Hypoplectrus atlahua</i> Tavera y Acero, 2013	X	2, 6, 9, 10	END
<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i> Del Moral-Flores, Tello-Musi y Martínez-Pérez, 2011	X		END

Cuadro 1. Continúa

<i>Hypoplectrus chlorurus</i> (Cuvier, 1828)	X	10	PCM, PC, PA
<i>Hypoplectrus guttavarius</i> (Poey, 1852)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Hypoplectrus gummigutta</i> (Poey, 1851)	X	10	PC, PA
<i>Hypoplectrus indigo</i> (Poey, 1851)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Hypoplectrus puella</i> (Cuvier, 1828)	X	5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Hyporthodus flavolimbatus</i> (Poey, 1865)		3, 4	PO, PCM, PC, PA, PB
<i>Hyporthodus mystacinus</i> (Poey, 1852)		13	AA
<i>Hyporthodus nigrinus</i> (Holbrook, 1855)		3, 4	PCM, PC, PB
<i>Liopropoma carmabi</i> (Randall, 1963)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Mycteroperca acutirostris</i> (Valenciennes, 1828)	X; CNPE-P307	6, 10, 13	PCM, PC, PB
<i>Mycteroperca bonaci</i> (Poey, 1860)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Mycteroperca interstitialis</i> (Poey, 1860)	X; MHNUABCS-CI-782	5, 6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Mycteroperca microlepis</i> (Goode y Bean, 1879)	X	3, 4, 6, 10	PCM, PA, PB
<i>Mycteroperca phenax</i> Jordan y Swain, 1884	X	5, 6, 10	PCM, PC, PB
<i>Mycteroperca tigris</i> (Valenciennes, 1833)	X	2, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Mycteroperca venenosa</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PB
<i>Paranthias furcifer</i> (Valenciennes, 1828)	X	5, 6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Rypticus maculatus</i> Holbrook, 1855	X	5, 10	PCO, PCM
<i>Rypticus saponaceus</i> (Block y Schneider, 1801)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB, AT
<i>Rypticus subbifrenatus</i> Gill, 1861		13	PCM, PC, PA, PB
<i>Serranus annularis</i> (Günther, 1880)	X	10	PCM, PC, PA
<i>Serranus atrobranchus</i> (Cuvier, 1829)		13	
<i>Serranus subligarius</i> (Cope, 1870)	X	5	PCO, PCM
<i>Serranus tigrinus</i> (Bloch, 1790)	X	6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Serranus tortugarum</i> Longley, 1935	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Grammatidae			
<i>Gramma loreto</i> Poey, 1868	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Opistognathidae			
<i>Opistognathus aurifrons</i> (Jordan y Thompson, 1905)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Opistognathus macrognathus</i> Poey, 1860	X; CIFESI-70		PCM, PC, PA
<i>Opistognathus whitehursti</i> (Longley, 1927)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Priacanthidae			
<i>Heteropriacanthus cruentatus</i> (Lacepède, 1810)	X	6	CT
<i>Priacanthus arenatus</i> Cuvier, 1829	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, AT
Familia Apogonidae			
<i>Apogon binotatus</i> (Poey, 1867)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Apogon maculatus</i> (Poey, 1860)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Apogon pseudomaculatus</i> Longley, 1932	X	10	PV, PCO, PMC, PC, PA, PB
<i>Phaeoptyx conklini</i> (Silvester, 1915)		13	PCM, PC, PA
<i>Phaeoptyx pigmentaria</i> (Poey, 1860)		13	AT

Cuadro 1. Continúa

Familia Malacanthidae

<i>Caulolatilus cyanops</i> Poey, 1866		13	PCM, PC, PA
<i>Malacanthus plumieri</i> (Bloch, 1786)	X	2, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB

Familia Pomatomidae

<i>Pomatomus saltatrix</i> (Linnaeus, 1766)	X		AT
---	---	--	----

Familia Coryphaenidae

<i>Coryphaena hippurus</i> Linnaeus, 1758		3, 4	CT
---	--	------	----

Familia Rachycentridae

<i>Rachycentron canadum</i> (Linnaeus, 1766)	X	2, 4, 9, 10	AT
--	---	-------------	----

Familia Echeneidae

<i>Echeneis naucrates</i> Linnaeus, 1758	X	2, 9, 10	CT
<i>Echeneis neucratoides</i> Zuiew, 1786	X		PCM, PC, PA, PB

Familia Carangidae

<i>Alectis ciliaris</i> (Bloch, 1787)	X	2, 9, 10	CT
<i>Carangoides bartholomaei</i> (Cuvier, 1833)	X; CNPE-P760	5, 6	PCM, PC, PA, PB
<i>Carangoides ruber</i> (Bloch, 1793)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Caranx crysos</i> (Mitchill, 1815)	X	2, 3, 4, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB, AT
<i>Caranx hippos</i> (Linnaeus, 1766)	X	2, 3, 4, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Caranx latus</i> Agassiz, 1831	X	1, 2, 3, 4, 5, 9, 10	PCM, PC, PA, PB, AT
<i>Caranx lugubris</i> Poey, 1860	X		CT
<i>Chloroscombrus chrysurus</i> (Linnaeus, 1766)	X	10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Decapterus macarellus</i> (Cuvier, 1833)	X	5, 6	CT
<i>Decapterus punctatus</i> (Cuvier, 1829)	X, MHNUABCS-CI-101	5, 6, 10	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB, AT
<i>Elagatis bipinnulata</i> (Quoy y Gaimard, 1825)	X	6	CT
<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i> (Cuvier, 1833)	X	10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Oligoplites saurus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	3, 4	AA
<i>Selar crumenophthalmus</i> (Bloch, 1793)	X	4, 10	CT
<i>Selene setapinnis</i> (Mitchill, 1815)	X	10	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Selene vomer</i> (Linnaeus, 1758)	X	10	PCM, PC, PA, PB
<i>Seriola dumerili</i> (Risso, 1810)	X	2, 6, 9, 10	CT
<i>Seriola rivoliana</i> Valenciennes, 1833	X	5, 6	CT
<i>Seriola zonata</i> (Mitchill, 1815)	X	3, 4	PV, PCO, PCM, PC, PB
<i>Trachinotus carolinus</i> (Linnaeus, 1766)	X	4	PCM, PC, PA, PB
<i>Trachinotus falcatus</i> (Linnaeus, 1758)	X	1, 3, 4, 7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Trachinotus goodei</i> Jordan y Evermann, 1896	X, CNPE-P319	1, 4, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Trachurus lathami</i> Nichols, 1920		13	

Familia Lutjanidae

Cuadro 1. Continúa

<i>Lutjanus analis</i> (Cuvier, 1828)	X	1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus apodus</i> (Walbaum, 1792)	X	1, 2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus buccanella</i> (Cuvier, 1828)	X	4	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus campechanus</i> (Poey, 1860)	X	3, 4, 10	PCO, PCM
<i>Lutjanus cyanopterus</i> (Cuvier, 1828)	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus griseus</i> (Linnaeus, 1758)	X; MHNUABCS-CI-463	1, 2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus jocu</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X; CNPE-P296	2, 4, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus mahogoni</i> (Cuvier, 1828)	X	4, 5, 6, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Lutjanus synagris</i> (Linnaeus, 1758)	X; MHNUABCS-CI-465	1, 3, 4, 5, 6, 2, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Ocyurus chrysurus</i> (Bloch, 1791)	X; MHNUABCS-CI-464	1, 3, 4, 5, 6, 2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Pristipomoides aquilonaris</i> (Goode y Bean, 1896)		13	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Rhomboplites aurorubens</i> (Cuvier, 1829)	X	3, 4	PCM, PC, PA, PB
Familia Lobotidae			
<i>Lobotes surinamensis</i> (Bloch, 1790)	X		PCM, PC, PA, PB
Familia Gerreidae			
<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842	X		PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)	X	10	PC, PA, PB
<i>Eucinostomus argenteus</i> Baird y Girard, 1855		1, 3, 4, 13	PCM, PC, PA, PB
<i>Eucinostomus gula</i> (Quoy y Gaimard, 1824)		13	PCM, PC, PA, PB
<i>Eucinostomus melanopterus</i> (Bleeker, 1863)	X; CNPE-P310	7, 10	PCM, PC
<i>Eucinostomus lefroyi</i> (Goode, 1874)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Eugerres plumieri</i> (Cuvier, 1830)	X	10	AT
<i>Gerres cinereus</i> (Walbaum, 1792)	X	6, 10	AA
Familia Haemulidae			
<i>Anisotremus surinamensis</i> (Bloch, 1791)	X; CNPE-P294	2, 3, 4, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Anisotremus virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	X; CNPE-P295	2, 3, 4, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC
<i>Conodon nobilis</i> (Linnaeus, 1758)	X	3, 4	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Haemulon album</i> Cuvier, 1830	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Haemulon aurolineatum</i> Cuvier, 1830	X; MHNUABCS-CI-356	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Haemulon bonariense</i> Cuvier, 1830	X	2, 9, 10	PA, PC
<i>Haemulon carbonarium</i> Poey, 1860	X	5, 7, 10	PCM, PC, PA
<i>Haemulon chrysargyreum</i> Günther, 1859	X; MHNUABCS-CI-353	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Haemulon flavolineatum</i> (Desmarest, 1823)	X; CNPE-P282	1, 2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Haemulon macrostomum</i> Günther, 1859	X; MHNUABCS-CI-354	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA

Cuadro 1. Continúa

<i>Haemulon melanurum</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 9, 10	PC, PA, PB
<i>Haemulon parra</i> (Desmarest, 1823)	X		PCO, PCM, PC, PA
<i>Haemulon plumieri</i> (Lacepède, 1801)	X	1, 3, 4, 6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Haemulon sciurus</i> (Shaw, 1803)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Haemulon striatum</i> (Linnaeus, 1758)	X	6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Haemulon vittatum</i> (Poey, 1860)	X;	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
MHNUABCS-CI-1335			
<i>Pomadasys crocro</i> (Cuvier, 1830)	X	10	PCM, PC, PA
Familia Sparidae			
<i>Archosargus probatocephalus</i> (Walbaum, 1792)	X	3, 4, 6, 10	PCM, PC, PB
<i>Archosargus rhomboidalis</i> (Linnaeus, 1758)		6	PCM, PC, PB
<i>Calamus bajonado</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Calamus calamus</i> (Valenciennes, 1830)	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Calamus penna</i> (Valenciennes, 1830)	X	3, 4	PCM, PC, PA, PB
<i>Calamus pennatula</i> Guichenot, 1868	X		PC, PA, PB
<i>Diplodus caudimacula</i> (Poey, 1860)	X;	6, 10	PCM, PC, PA
MHNUABCS-CI-1179			
<i>Diplodus holbrookii</i> (Bean, 1878)	X	1, 6, 10	PCM, PC
<i>Lagodon rhomboides</i> (Linnaeus, 1766)	X	10	PCM, PC, PA
Familia Polynemidae			
<i>Polydactylus octonemus</i> (Girard, 1858)	X; CNPE-P306	7, 10	PCO, PCM, PC, PA
Familia Sciaenidae			
<i>Bairdiella chrysura</i> (Lacépède, 1802)	X	10	PCO, PCM
<i>Bairdiella ronchus</i> (Cuvier, 1830)	X	10	PC, PA, PB
<i>Cynoscion jamaicensis</i> (Vaillant y Bocourt, 1883)	X	10	PC, PA, PB
<i>Equetus lanceolatus</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Equetus punctatus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Micropogonias undulatus</i> (Linnaeus, 1766)	X	10	PCO, PCM
<i>Odontoscion dentex</i> (Cuvier, 1830)	X	6	PCM, PC, PB
<i>Pareques acuminatus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Pareques umbrosus</i> (Jordan y Eigenmann, 1889)	X		PCO, PCM, PC
<i>Stellifer lanceolatus</i> (Holbrook, 1855)	X	10	PCO, PCM
Familia Mullidae			
<i>Mulloidichthys martinicus</i> (Cuvier, 1829)	X	2, 4, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Pseudupeneus maculatus</i> (Bloch, 1793)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Pempheridae			
<i>Pempheris schomburgkii</i> Müller y Troschel, 1848	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Kyphosidae			
<i>Kyphosus incisor</i> (Cuvier, 1831)	X	3, 4	AT
<i>Kyphosus sectatrix</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PV, PCO, PCM, PC, PA, AT
Familia Chaetodontidae			

Cuadro 1. Continúa

<i>Chaetodon capistratus</i> Linnaeus, 1758	X; MHNUABCS-CI-136	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Chaetodon ocellatus</i> Bloch, 1787	X; CNPE-P286	1, 2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Chaetodon sedentarius</i> Poey, 1860	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Chaetodon striatus</i> Linnaeus, 1758	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Prognathodes aculeatus</i> (Poey, 1860)	X	10	PCM, PC, PA
Familia Pomacanthidae			
<i>Centropyge argi</i> Wood y Kanazawa, 1951	X	2, 6, 9, 10	PC, PA
<i>Holacanthus bermudensis</i> Goode, 1876	X	5, 6, 10	PCM, PA
<i>Holacanthus ciliaris</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Holacanthus tricolor</i> (Bloch, 1795)	X	2, 6, 9, 10	PCO, PC, PA, PB
<i>Pomacanthus arcuatus</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 6, 7, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Pomacanthus paru</i> (Bloch, 1787)	X; CNPE287	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Cirrhitidae			
<i>Amblycirrhitus pinos</i> (Mowbray, 1927)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Pomacentridae			
<i>Abudefduf saxatilis</i> (Linnaeus, 1758)	X; CNPE-P292, MHNUABCS-CI-683	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Abudefduf taurus</i> (Müller y Troschel, 1848)	X	6, 10	AT
<i>Chromis cyanea</i> (Poey, 1860)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Chromis insolata</i> (Cuvier, 1830)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Chromis multilineata</i> (Guichenot, 1853)	X; MHNUABCS-CI-682	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Chromis scotti</i> Emery, 1968	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Microspathodon chrysurus</i> (Cuvier, 1830)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Stegastes adustus</i> (Troschel, 1865)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Stegastes diencaeus</i> (Jordan y Rutter, 1897)	X	5, 6, 10	PCM, PC, PA
<i>Stegastes fuscus</i> (Cuvier, 1830)	X; CNPE-P293; UWFC28964	7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Stegastes leucostictus</i> (Müller y Troschel, 1848)	X; CNPE-P291	1, 2, 5, 6, 7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Stegastes partitus</i> (Poey, 1868)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Stegastes pictus</i> (Castelnau, 1855)	X	10	PC, PA, PB
<i>Stegastes planifrons</i> (Cuvier, 1830)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Stegastes variabilis</i> (Castelnau, 1855)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Labridae			
<i>Bodianus pulchellus</i> (Poey, 1860)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Bodianus rufus</i> (Linnaeus, 1758)	X; CNPE-P303, MHNUABCS-CI-424	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Clepticus parrae</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PC
<i>Halichoeres bathyphilus</i> (Beebe y Tee-Van, 1932)	X		PCO, PCM, PC, PA
<i>Halichoeres bivittatus</i> (Bloch, 1791)	X; CNPE-P302	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Halichoeres burekai</i> Weaver y Rocha, 2007	X	11	END

Cuadro 1. Continúa

<i>Halichoeres cyanocephalus</i> (Bloch, 1791)		6, 13	PCM, PC, PA
<i>Halichoeres garnoti</i> (Valenciennes, 1839)	X	6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Halichoeres maculipinna</i> (Müller y Troschel, 1848)	X	2, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC
<i>Halichoeres pictus</i> (Poey, 1860)	X	1	PCM, PC, PA
<i>Halichoeres poeyi</i> (Steindachner, 1867)	X	6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Halichoeres radiatus</i> (Linnaeus, 1758)	X; CNPE-P308	2, 3, 4, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Halichoeres socialis</i> Randall y Lobel, 2003	X	5	PC
<i>Lachnolaimus maximus</i> (Walbaum, 1792)	X	2, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Thalassoma bifasciatum</i> (Bloch, 1791)	X; MHNUABCS-CI-425	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Xyrichtys martinicensis</i> Valenciennes, 1840	X	7, 10	PCM, PC, PA
<i>Xyrichtys splendens</i> Castelnau, 1855	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Scaridae			
<i>Cryptotomus roseus</i> Cope, 1871	X	6, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Nicholsina usta</i> (Valenciennes, 1840)	X	5	PCM, PC, PB
<i>Scarus coelestinus</i> Valenciennes, 1840	X	2, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Scarus coeruleus</i> (Edwards, 1771)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Scarus guacamaia</i> Cuvier, 1829	X	2, 6, 9, 10	PC, PA, PB
<i>Scarus iseri</i> (Bloch, 1789)	X; CNPE-P304	1, 5, 6, 10	PCM, PC, PA
<i>Scarus taeniopterus</i> Desmarest, 1831	X	1, 2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Scarus vetula</i> Bloch y Schneider, 1801	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Sparisoma atomarium</i> (Poey, 1861)			PCM, PC, PA
<i>Sparisoma aurofrenatum</i> (Valenciennes, 1840)	X	5, 6, 10	PCM, PC, PA
<i>Sparisoma chrysopterus</i> (Bloch y Schneider, 1801)	X; MHNUABCS-CI-714	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Sparisoma radians</i> (Valenciennes, 1840)	X; CNPE-P305	2, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Sparisoma rubripinne</i> (Valenciennes, 1840)	X; CNPE-P311	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Sparisoma viride</i> (Bonnaterre, 1788)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
Familia Uranoscopidae			
<i>Astroscopus y-graecum</i> (Cuvier, 1829)	X		PCM, PC
Familia Tripterygiidae			
<i>Enneanectes altivelis</i> Rosenblatt, 1960	X	6	PCM, PC, PA
<i>Enneanectes jordani</i> (Evermann y Marsh, 1899)	X	10	PC, PA
Familia Blennidae			
<i>Hypoleurochilus bermudensis</i> Beebe y Tee-Van, 1933	X		PCM, PC, PA
<i>Lupinoblennius nicholsi</i> (Tavolga, 1954)		13	PCM, PC
<i>Ophioblennius atlanticus</i> (Valenciennes, 1836)	X; CNPE-P314	2, 7, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Ophioblennius macclurei</i> (Silvester, 1915)	X	6	PCM, PC, PA, PB
<i>Parablennius marmoreus</i> (Poey, 1876)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Scartella cristata</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Labrisomidae			

Cuadro 1. Continúa

<i>Labrisomus kalisherae</i> (Jordan, 1904)	X	10	PCM, PC
<i>Labrisomus nuchipinnis</i> (Quoy y Gaimard, 1824)	X; CNPE-P316, MHNUABCS-CI-438	6, 7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Malacoctenus gilli</i> (Steindachner, 1867)	X	10	PCM, PC, PA
<i>Malacoctenus macropus</i> (Poey, 1868)	X	6	PCM, PC, PA
<i>Malacoctenus triangulatus</i> Springer, 1959	X; CNPE-P315	5, 6, 7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Paraclinus fasciatus</i> (Steindachner, 1876)		6	PCM, PC, PA
Familia Chaenopsidae			
<i>Acanthemblemaria aspera</i> (Longley, 1927)	X	6	PCM, PC, PA
<i>Emblemariopsis</i> sp.	X		PCM, PC, PA
<i>Emblemaria pandionis</i> Evermann y Marsh, 1900	X	5, 6	PCM, PC, PA
Familia Gobiesocidae			
<i>Gobiesox strumosus</i> Cope, 1870		13	AA
Familia Eleotridae			
<i>Eleotris pisonis</i> (Gmelin, 1789)		1	PCM, PC, PA, PB
Familia Gobiidae			
<i>Bathygobius soporator</i> (Valenciennes, 1837)	X; CNPE-P290	7, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Coryphopterus dicrus</i> Böhlke y Robins, 1960	X	6, 10	PCM, PC, PA
<i>Coryphopterus glaucofraenum</i> Gill, 1863	X	5, 6, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Coryphopterus hyalinus</i> Böhlke y Robins, 1962	X	6, 13	PCM, PC, PA
<i>Coryphopterus personatus</i> (Jordan y Thompson, 1905)	X	5, 10	PCM, PC, PA
<i>Coryphopterus punctipectophorus</i> Springer, 1960	X	5,	PCM
<i>Elacatinus evelynae</i> (Böhlke y Robins, 1968)	X		PCM, PC, PA
<i>Elacatinus jarocho</i> Taylor y Akins, 2007	X	6, 8	END
<i>Elacatinus oceanops</i> Jordan, 1904	X	6, 10	PCM, PC
<i>Elacatinus prochilos</i> (Böhlke y Robins, 1968)	X		PCM, PC
<i>Gnatholepis cauerensis</i> (Bleeker, 1853)	X	5, 6	PCM, PC, PA, PB
<i>Gobiosoma grosvenori</i> (Robins, 1964)	X	10	PCM, PC, PA
<i>Oxyurichthys stigmalocephalus</i> (Mead y Böhlke, 1958)		6	PCM, PC, PA
<i>Tigriobius dilepis</i> (Robins y Böhlke, 1964)	X	10	PC, PA
<i>Tigriobius redimiculus</i> (Taylor y Akins 2007)	X	6, 8	END
<i>Tigriobius saucrus</i> (Robins, 1960)	X		PCM, PC
Familia Acanthuridae			
<i>Acanthurus tractus</i> Poey, 1860	X; CNPE-P301	2, 5, 6, 7, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Acanthurus chirurgus</i> (Bloch, 1787)	X	1, 3, 4, 5, 6, 2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB AA
<i>Acanthurus coeruleus</i> Bloch y Schneider, 1801	X	2, 5, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Ephippidae			
<i>Chaetodipterus faber</i> (Broussonet, 1782)	X	10	PCM, PC, PA
Familia Sphyrnidae			

Cuadro 1. Continúa

<i>Sphyraena barracuda</i> (Edwards, 1771)	X; CNPE-P299	1, 4, 5, 6, 7, 2, 9, 10	PCM, PC, PA, AT
<i>Sphyraena guachancho</i> Cuvier, 1829	X	3, 4, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Sphyraena picudilla</i> Poey, 1860	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Scombridae			
<i>Euthynnus alletteratus</i> (Rafinesque, 1810)	X	4, 5	AT
<i>Katsumonus pelamis</i> (Linnaeus, 1758)		13	CT
<i>Sarda sarda</i> (Bloch, 1793)	X	2, 9, 10	AT
<i>Scomberomorus cavalla</i> (Cuvier, 1829)	X	2, 3, 4, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Scomberomorus maculatus</i> (Mitchill, 1815)	X	2, 3, 4, 6, 9, 10	PV, PCO, PCM, PC
<i>Thunnus atlanticus</i> (Lesson, 1831)	X	3, 4,	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Nomeidae			
<i>Nomeus gronovii</i> (Gmelin, 1789)		13	CT
Familia Stromateidae			
<i>Peprilus burti</i> Fowler, 1944		13	PV, PCO, PCM, PC
Orden Pleuronectiformes			
Familia Paralichthyidae			
<i>Citharichthys arenaceus</i> Evermann y Marsh, 1900		1	PCO, PCM, PC, PA, PB
<i>Citharichthys spilopterus</i> Günther, 1862	MHNUABCS-CI-265	1	PCM, PC, PA
<i>Cyclopsetta chittendeni</i> Bean, 1895		13	PCM, PC, PB
<i>Cyclopsetta fimbriata</i> (Goode y Bean, 1885)		13	PV, PCM, PC, PA, PB
<i>Paralichthys albigutta</i> Jordan y Gilbert, 1882	X		PCO, PCM, PC
<i>Syacium gunteri</i> Ginsburg, 1933		13	
<i>Syacium micrurum</i> Ranzani, 1842	X	10	PCM, PC, PA, PB
<i>Syacium papillosum</i> (Linnaeus, 1758)	X	10	PCO, PC, PA, PB
Familia Bothidae			
<i>Bothus lunatus</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Bothus ocellatus</i> (Agassiz, 1831)	X	10	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Achiridae			
<i>Gymnachirus texae</i> (Gunter, 1936)		13	PCO, PCM, PC
Familia Cynoglossidae			
<i>Symphurus plagiusa</i> (Linnaeus, 1766)		13	PCO, PCM, PC, PA
Orden Tetraodontiformes			
Familia Balistidae			
<i>Balistes capriscus</i> Gmelin, 1789	X	2, 3, 4, 9, 10	AT
<i>Balistes vetula</i> Linnaeus, 1758	X	10	AT
<i>Canthidermis sufflamen</i> (Mitchill, 1815)	X	6	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Monacanthidae			
<i>Aluterus monoceros</i> (Linnaeus, 1758)	X		CT
<i>Aluterus schoepfii</i> (Walbaum, 1792)	X	2, 6, 9, 10	AT

Cuadro 1. Continúa

<i>Aluterus scriptus</i> (Osbeck, 1765)	X	2, 3, 4, 5, 6, 9, 10	CT
<i>Cantherhines macrocerus</i> (Hollard, 1853)	X	2, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Cantherhines pullus</i> (Ranzani, 1842)	X	2, 6, 9, 10	PCO, PCM, PC, PA
<i>Monacanthus ciliatus</i> (Mitchill, 1818)		13	PV, PCO, PCM, PC, PA
<i>Monacanthus tuckeri</i> Bean 1906	X	10	PCO, PCM, PC, PA
Familia Ostraciidae			
<i>Acanthostracion quadricornis</i> (Linnaeus, 1758)	X	10	PCM, PC, PB
<i>Lactophrys bicaudalis</i> (Linnaeus, 1758)	X	2, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
<i>Lactophrys trigonus</i> (Linnaeus, 1758)		6	PCM, PC, PA, PB
<i>Rhinesomus triqueter</i> (Linnaeus, 1758)	X	1, 2, 6, 9, 10	PV, PCO, PCM, PC, PA, PB
Familia Tetraodontidae			
<i>Canthigaster rostrata</i> (Bloch, 1786)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA
<i>Chilomycterus schoepfi</i> (Walbaum, 1792)	X		PCM, PC
<i>Lagocephalus laevigatus</i> (Linnaeus, 1766)	X	3, 4, 13	AT
<i>Sphoeroides dorsalis</i> Longley, 1934		13	PCO, PCM, PC, PA
<i>Sphoeroides spengleri</i> (Bloch, 1785)	X	2, 5, 6, 9, 10	PCM, PC, PA, PB
Familia Diodontidae			
<i>Diodon holocanthus</i> Linnaeus, 1758	X	10	CT
<i>Diodon hystrix</i> Linnaeus, 1758	X	2, 5, 6, 9, 10	CT
Familia Molidae			
<i>Ranzania laevis</i> (Pennant, 1776)	X		CT

Clave de las afinidades zoogeográficas: PV (provincia Virginiana); PCO (provincia Caroliniana de la costa Oriental); PCM (provincia Caroliniana de la costa norte, noroeste del golfo de México); PC (provincia Caribeña); PA (provincia Antillana); PB (provincia Brasileña); END (Endémica); CT (Circumtropical); AT (Anfiatlántica); AA (Anfiamericana). Referencias: 1), Abarca-Arenas y Valero-Pachecho (2007); 2), Choucair (1992); 3), Jiménez-Badillo et al. (2006); 4), Jiménez-Badillo y Castro-Gaspar (2007); 5), Martínez-Hernández y Camacho-Olivares (2007); 6), Rangel-Ávalos et al. (2008); 7), Reséndez-Medina (1971); 8), Taylor y Akins (2007); 9), Tunnell et al. (2007a, b); 10), Vargas-Hernández et al. (2002); 11), Weaver y Rocha (2007); 12), Del Moral-Flores et al. (2011); 13), Lara-Domínguez et al. (2011).

Cuadro 2. Resultados de los análisis no paramétricos para evaluar la riqueza específica total de los peces del Sistema Arrecifal Veracruzano. La columna “campo” contiene los valores obtenidos en campo

	Campo	Riqueza esperada					
		Chao 1	Chao 2	Jackknife 1	Jackknife 2	Bootstrap	Promedio (error típico)
Todos los peces	385	415.2	415.2	454.6	445.3	424.4	430.9 (8.1)
Peces óseos	364	388.8	388.8	425.3	412.2	399.6	402.9 (7.1)
Elasmobranchios	21	29.1	29.1	29.4	33.1	24.9	29.1 (1.3)

un 89.3% de la riqueza esperada para la totalidad de la ictiofauna (385 especies de 430.9; $t_{13}= 8.109$, $p< 0.01$), mientras que para peces cartilaginosos el valor es del 72.2% (21 de 29.1 especies; $t_{13}= 11.076$, $p> 0.001$). Finalmente, para peces óseos las cifras porcentuales son notablemente

semejantes a las de la riqueza total (364 de 402.9 especies; 90.3% de eficiencia de detección; $t_{13}= 7.878$, $p< 0.01$). No obstante lo anterior y como lo muestran los resultados de las pruebas t de Student, en todos los casos la diferencia entre el valor observado y el esperado fue significativa.

Discusión

El número de especies (387 spp.) registrado en el presente trabajo para el SAV es mayor que el registrado para el mismo sistema por otros autores (v.g., Reséndez-Medina, 1971; González-Navarro, 1974; Pérez-Hernández, 1989; Murrieta y Medina, 1991; Riley y Holt, 1993; Vargas-Hernández et al., 2002; Rangel-Ávalos et al., 2008). En comparación con las listas sistemáticas anteriores y tomando de referencia el número de especies publicado más completo, el cual es de 248 spp., 126 géneros y 61 familias (Vargas-Hernández et al., 2002), la presente compilación aumenta en un 56.04% el número de especies, por lo que se constituye como el listado ictico más completo del SAV. Es posible que el número de especies incremente al efectuar muestreos más rigurosos, asimismo al evaluar con detalle la ictiofauna críptica que en ocasiones ha pasado inadvertida (Ackerman y Bellwood, 2000) y al considerar aquella presente en el borde del talud arrecifal, con profundidad mayor a los 30 m, donde es difícil realizar inmersiones autónomas.

El número de especies ícticas presentes en el SAV es mayor a la registrada en otros sistemas arrecifales del golfo de México tales como: arrecife Alacranes en el Caribe con 279 spp. (Hildebrand et al., 1964; González-Gándara y Arias-González, 2001); los arrecifes coralinos del norte de Veracruz con 244 spp. (González-Gándara, 2003a); arrecife Tuxpan 127 spp. (González-Gándara y González-Sansón, 1997); isla Lobos, 130 spp. (Castro-Aguirre y Márquez-Espinoza, 1981); cayo Arenas y arrecife Triángulos Oeste, 116 spp. (Chávez, 1966; Vargas-Hernández y Carrera-Parra, 1998). La diferencia observada puede deberse al tipo, cobertura y diversidad de hábitats presentes en cada sistema arrecifal.

La ictiodiversidad del SAV es comparativamente menor a la registrada en otras áreas del Caribe y zonas aledañas, como el Caribe mexicano (Schmitter-Soto et al., 2000), Cuba (Claro, 1994), las Bahamas (Böhlke y Chaplin, 1968), la Florida (Briggs, 1958; Starck, 1968) y las Bermudas (Smith-Vaniz et al., 1999). Esto se debe en principio a su menor área, en comparación con los otros sistemas, ya que se ha probado que en el Caribe existe una relación entre el área y el número de especies de peces (Sandin et al., 2008); otros de los factores, aparte del tipo de hábitat, que gobiernan la composición en la comunidad íctica son los gradientes latitudinal e hidrológico y con menor influencia, la profundidad (Bouchon-Navarro et al., 2005). Finalmente, el SAV presenta una baja conectividad con los arrecifes del Caribe y gran influencia de ríos, lo que en el caso de las gorgonias parece afectar la riqueza de especies (Jordán-Dahlgren, 2002).

En el SAV se tienen representadas el 25.1% de las especies, 22.7% de los géneros, 38.8% de las familias y el 51.1% de los órdenes de la ictiofauna registrada para todo el golfo de México, incluyendo los cayos de la Florida y el noroeste de Cuba (McEachran y Fechhelm, 1998, 2005; McEachran, 2009).

Las afinidades ictiogeográficas del SAV concuerdan con lo reportado por Reséndez-Medina (1971) y por Villalobos-Figueroa (1971), donde se afirma que tanto los peces como el resto de la fauna del arrecife La Blanquilla (arrecife del SAV) son muy similares a los del Caribe. Este patrón zoogeográfico es similar a lo reportado por Castro-Aguirre y Márquez-Espinoza (1981) para la ictiofauna de isla Lobos, al norte de Veracruz, donde el mayor porcentaje del conjunto pertenece a la provincia Caribeña (81.2%), por lo que puede considerarse a la ictiofauna de los sistemas arrecifales del estado de Veracruz dentro de la provincia Caribeña.

Respecto al número de especies, si bien se encontraron diferencias entre los datos esperados y observados de riqueza específica de peces a partir de los registros del Cuadro 2, éstas fueron relativamente bajas en el caso de los peces óseos y consecuentemente, en relación con la riqueza total, relativamente más grandes para los elasmobranquios. Cabe señalar que es improbable que a partir de censos y observaciones se complete el inventario de una comunidad de peces, ya que el número efectivo de los taxones que pueden ser observados a partir de inmersiones o capturas (fuentes de la mayor parte de los datos), es limitado dado el tiempo de buceo, el área total cubierta en las revisiones de campo, la superficie de las redes, el gasto requerido para los estudios y sobre todo, la presencia de especies crípticas y nocturnas que no son consideradas por los observadores.

Tomando estos aspectos en cuenta, llama la atención que la eficiencia porcentual de detección que se presentó para los peces óseos es del 90.3% (Cuadro 2), es decir, notablemente alta. Dado que las ecuaciones no paramétricas empleadas para estimar la riqueza se basan en la presencia de especies raras (aquellas que aparecen una o 2 veces en las unidades de muestreo; Magurran, 2004), desde el punto de vista numérico, la alta precisión indica que se tiene una muy aceptable información, de hecho 75 de las 389 especies (19.5%) tienen un solo registro. En cambio, para el caso de los elasmobranquios el 42.8% (9 de 21 especies) está en estas condiciones y esa situación explica claramente porqué los estimadores indican que la lista actual debe estar lejos de la cifra real de tiburones y rayas presentes en el SAV. Los resultados apuntan a que sería recomendable un mayor esfuerzo de búsqueda de especies de peces cartilaginosos en el futuro.

En conclusión, se presenta la mayor lista de especies

de peces en el SAV, incrementando en más del 50% la lista previa más completa y de acuerdo con los análisis numéricos se tienen registradas más del 90% de las especies de peces óseos potencialmente presentes, aunque para los peces cartilaginosos se tienen solo el 72%. Zoogeográficamente, la comunidad íctica encontrada muestra mayor afinidad a la provincia Caribeña, lo cual coincide con trabajos previos. Finalmente, con este trabajo se presentan 3 nuevos registros para el litoral mexicano del golfo de México y dentro de las especies reportadas, 5 son especies endémicas.

Agradecimientos

Los autores agradecen los apoyos que financiaron parte de la presente investigación: Conabio (proyectos GM005 a GHP, DM002 y GM004 a HPE); Fomix-Conacyt (proyectos 34105 a HRB y 37567 a HPE); a los responsables de las colecciones ictiológicas de referencia (CNP-IBUNAM, MHNUABCS-CI, CP-CMyL); a los revisores anónimos por sus valiosas observaciones que enriquecieron este trabajo. La autora LAVM gozó de una beca de licenciatura mientras trabajaba en su tesis y cuando ayudó a revisar el documento (Conacyt, proyecto 34105). El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Conacyt por la beca de posgrado otorgada.

Literatura citada

- Abarca-Arenas, L. G. y E. Valero-Pachecho. 2007. Ecología trófica de la comunidad íctica de las lagunas arrecifales de Sacrificios y Enmedio. *In* Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche. p. 197-208.
- Ackerman, J. L. y D. R. Bellwood. 2000. Reef fish assemblages: a re-evaluation using enclosed rotenone stations. *Marine Ecology Progress Series* 206:227-237.
- Álvarez-Guillén, H., M. García-Abad, G. J. Villalobos- Zapata y A. Yañez-Arancibia. 1986. Prospección ictioecológica en la zona de pastos marinos de la laguna arrecifal en Puerto Morelos, Quintana Roo, Verano 1984. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM 13:317-336.
- Ayala-Pérez, L. A., A. Aguirre-León, O. A. Avilés-Alatraste, M. T. Barreiro-Güemez y J. L. Rojas-Galaviz. 1993. Peces de sistemas fluvio-lagunares, laguna de Términos, Campeche. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio/Ciqro. México, D. F. p. 596-608.
- Bernal, M. A. y L. A. Rocha. 2011. *Acanthurus tractus* Poey, 1860, a valid western Atlantic species of surgeonfish (Teleostei, Acanthuridae), distinct from *Acanthurus bahianus* Castelnau, 1855. *Zootaxa* 2905:63-68.
- Böhlke, J. E. y C. C. G. Chaplin. 1968. Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters. University of Texas Press. Austin. 771 p.
- Böhlke, J. E. y C. R. Robins. 1960. A revision of the gobioid fishes genus *Coryphopterus*. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia* 112:103-128.
- Bouchon-Navarro, Y., C. Bouchon, M. Louis y P. Legendre. 2005. Biogeographic patterns of coastal fish assemblages in the West Indies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 315:31-47.
- Briggs, J. C. 1958. A list of Florida fishes and their distribution. *The Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 2:223-318.
- Briggs, J. C. 1974. *Marine zoogeography*. McGrawHill, Nueva York. 475 p.
- Briggs, J. C. 1995. *Global biogeography. Developments in palaeontology and stratigraphy* 14. Elsevier, Amsterdam. 452 p.
- Carrera-Parra, L. F. y J. M. Vargas-Hernández. 1996. Comunidad críptica de esponjas del arrecife de isla de Enmedio, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 44:311-321.
- Castro-Aguirre, J. L. y A. Márquez-Espinoza. 1981. Contribución al conocimiento de la ictiofauna de la isla de Lobos y zonas adyacentes, Veracruz, México. *Serie Científica No. 22*. Dirección General del Instituto Nacional de Pesca. 85 p.
- Castro-Aguirre, J. L. y H. Espinosa-Pérez. 1996. Listados faunísticos de México. VII. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideomorpha). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 75 p.
- Castro-Aguirre, J. L., H. S. Espinosa-Pérez y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Limusa-Instituto Politécnico Nacional, México, D. F. 711 p.
- Chávez, H. 1966. Peces colectados en el arrecife Triángulos Oeste y en cayo Arenas, Sonda de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana* 8:1-12.
- Choucair, P. C. 1992. A quantitative survey of the ichthyofauna of Arrecife de Enmedio, Veracruz, Mexico. Tesis maestría, Corpus Christi State University. Corpus Christi. 59 p.
- Claro, R. (ed.). 1994. *Ecología de los peces marinos de Cuba*. Centro de Investigaciones de Quintana Roo, Chetumal. 525 p.
- Del Moral-Flores, L. F., J. L. Tello-Musi y J. A. Martínez-Pérez. 2011. Descripción de una nueva especie del género *Hypoplectrus* (Actinopterygii: Serranidae) del Sistema Arrecifal Veracruzano, golfo de México. *Revista de Zoología* 22:1-10.
- DOF, 1992. *Diario Oficial de la Federación*. Lunes 24 de agosto de 1992.
- DOF, 2000. *Diario Oficial de la Federación*. Jueves 30 de noviembre de 2000.
- Eschmeyer, W. N. 2012. Catalog of fishes, electronic version. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>; última consulta: 15.V.2012.
- Espinosa-Pérez, H., J. L. Castro-Aguirre y L. Huidobro-Campos. 2004. Listados faunísticos de México. IX. Catálogo

- sistemático de tiburones (Elasmobranchii: Selachimorpha). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 134 p.
- Gaspar-Dillanes, M. T. y H. Espinosa-Pérez. 1989. Resultados ictiológicos de los cruceros PROIBE III, IV y V del Caribe mexicano. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 60:247-256.
- García-Júnior, J., L. Figueiredo-Mendes, C. L. Santos-Sampaio y J. E. Lins. 2010. Biodiversidade marinha da Bacia Potiguar: ictiofauna. Petrobras. Museo Nacional Rio de Janeiro, Série Livros 38. 195 p.
- Gómez, P. 2007. Inventario de las esponjas del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, con nuevos registros de especies (Porifera: Desmospongiae). In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 51-72.
- González-Gándara, C. 2003a. Ictiofauna de los arrecifes coralinos del norte de Veracruz. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 74:163-177.
- González-Gándara, C. 2003b. Peces asociados a *Thalassia testudinum* en el arrecife Lobos, Veracruz, México. BioTam Nueva Serie 14:63-72.
- González-Gándara, C. y J. E. Arias-González. 2001. Lista actualizada de los peces del arrecife Alacranes, Yucatán, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 72:245-258.
- González-Gándara, C. y G. González-Sansón. 1997. Composición y abundancia de la ictiofauna del arrecife Tuxpan, Veracruz, México. Revista de Investigaciones Marinas 18:249-259.
- González-Navarro, E. A. 1974. Estudio monográfico de algunos peces del arrecife isla Verde, Veracruz. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 76 p.
- Green, G. 1977. Sinopsis taxonómica de trece especies de esponjas del arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 4:79-98.
- Hermoso-Salazar, A. M. y K. Arvizu-Coyotzi. 2007. Los estomatópodos y decápodos del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 101-112.
- Hildebrand, H. H., H. Chávez y H. Compton. 1964. Aporte al conocimiento de los peces del arrecife Alacranes, Yucatán, México. Ciencia 23:107-134.
- Humann, P. 2002. Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas, 3ra ed. New World, Jacksonville, Florida. 481 p.
- Jiménez-Badillo, M. L., H. Pérez-España, J. M. Vargas-Hernández, J. C. Cortés-Salinas y P. A. Flores-Pineda. 2006. Catálogo de especies y artes de pesca del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. Conabio, Universidad Veracruzana, México, D. F. 188 p.
- Jiménez-Badillo, M. L., L. G. Castro-Gaspar. 2007. Pesca artesanal en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 221-240.
- Johnson, J. B. y K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 19:101-108.
- Jordán-Dahlgren, E. 2002. Gorgonian distribution patterns in coral reef environments of the Gulf of Mexico: evidence of sporadic ecological connectivity? Coral Reefs 21:205-215.
- Lara, M., C. Padilla, C. García y J. Espejel. 1992. Coral reef of Veracruz, Mexico I. Zonation and community. Proceedings 7th International Coral Reef Symposium, Guam. 1:535-544.
- Lara-Domínguez, A. L., J. Franco-López, C. Bedia-Sánchez, L. G. Abarca-Arenas, S. Díaz-Ruiz, A. Aguirre-León, C. González-Gándara y M. Castillo-Rivera. 2011. Diversidad de peces en los ambientes costeros y plataforma continental. In La biodiversidad en Veracruz: estudio del estado. Conabio, Instituto de Ecología, A. C., México, D. F. p. 825-836.
- Lozano-Vilano, M. L., M. E. García-Ramírez y S. Contreras-Balderas. 1993. Peces costeros y marinos del estado de Veracruz. In Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio/Ciqro, México, D. F. p. 576-595.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Wiley-Blackwell, Oxford. 264 p.
- Martínez-Hernández, J. A. y B. Camacho-Olivares. 2007. Ictiofauna del arrecife artificial "Ex-Cañonero C-50, General Vicente Riva Palacio" en el Sistema Arrecifal Veracruzano, México. In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 209-220.
- McEachran, J. D. 2009. Fishes (Vertebrata: Pisces) of the gulf of Mexico. In Gulf of Mexico origins, waters, and biota. Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A&M Press, College Station, Station. p. 1223-1316.
- McEachran, J. D. y J. D. Fechhelm. 1998. Fishes of the gulf of Mexico, Vol. 1: Myxiniiformes to Gasterosteiformes. University of Texas Press, Austin. 1112 p.
- McEachran, J. D. y J. D. Fechhelm. 2005. Fishes of the gulf of Mexico, Vol. 2, Scorpaeniformes to Tetraodontiformes. University of Texas Press, Austin. 1004 p.
- Murrieta, M. V. y M. O. Medina. 1991. Ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano. Memorias del XI Congreso Nacional de Zoología, Mérida, del 28 al 31 de octubre. Mérida. 14 p.
- Nava-Martínez, G. 2002. Patrones de distribución y abundancia de la ictiofauna del arrecife Isla Verde. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa. 66 p.
- Nelson, J. S. 2006. Fishes of the world. John Wiley & Sons. Nueva York. 601 p.
- Obregón-Barboza, H., S. Contreras-Balderas y M. L. Lozano-Vilano. 1994. The fishes of northern and central Veracruz, Mexico. Hydrobiología 286:79-95.

- Pérez-Hernández, A. 1989. Composición, zoogeografía y presión ambiental de la ictiofauna del Sistema Arrecifal Veracruzano. Tesis, Facultad de Biología, Universidad Veracruzana, Xalapa. 86 p.
- Randall, J. E. 1996. Caribbean reef fishes. TFH Publications, Neptune City, Nueva Jersey. 368 p.
- Rangel-Ávalos, M. A., L. K. B. Jordan, B. K. Walker, D. S. Gilliam, E. Carvajal-Hinojosa y R. E. Spieler. 2008. Fish and coral reef communities of the Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (Veracruz Coral Reef System National Park) Veracruz, Mexico: preliminary results. Proceedings of the 60th Gulf and Caribbean Fisheries Institute, Punta Cana. p. 427-435.
- Reséndez-Medina, A. 1970. Estudio de los peces de la laguna de Tamiahua, Veracruz, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Ciencias del Mar y Limnología 41:79-146.
- Reséndez-Medina, A. 1971. Peces colectados en el arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Ciencias del Mar y Limnología 42:7-30.
- Reséndez-Medina, A. 1981. Peces colectados en el sistema lagunar El Carmen-Machona-Redonda, Tabasco, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 51:477-504.
- Reséndez-Medina, A. y A. Kobelkowsky-Díaz. 1991. Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del golfo de México, México. Universidad y Ciencia 8:91-110.
- Riley, C. M. y G. J. Holt. 1993. Gut contents of larval from light trap and plankton net collections at Enmedio Reef near Veracruz, Mexico. Revista de Biología Tropical, Suplemento 41:53-57.
- Sandin, S. A., M. J. A. Vermeij y A. H. Hurlbert. 2008. Island biogeography of Caribbean coral reef fish. Global Ecology and Biogeography 17:770-777.
- Schmitter-Soto, J. J., L. Vásquez-Yeomans, A. Aguilar-Perera, C. Curiel Mondragón y J. A. Caballero-Vásquez. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 71:43-177.
- Smith-Vaniz, W. F. 1997. Five new species of jawfishes (*Opistognathus*: Opistognathidae) from the Western Atlantic Ocean. Bulletin of Marine Science 60:1074-1128.
- Smith-Vaniz, W. F., B. B. Collette y B. E. Luckhurst. 1999. Fishes of Bermuda: history, zoogeography, annotated checklist, and identification keys. American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 4. 424 p.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf. 1995. Biometry, 3ra ed. Freeman, San Francisco. 541 p.
- Solís-Marín, F. A., A. Laguarda-Figueras y M. A. Gordillo-Hernández. 2007. Estudio taxonómico de los equinodermos del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano. In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 73-100.
- Starck, W. A. 1968. A list of fishes of Alligator reef, Florida with comments on the nature of the Florida reef fish fauna. Undersea Biology 1:1-40.
- Taylor, M. S. y L. Akins. 2007. Two new species of *Elacatinus* (Teleostei: Gobiidae) from the Mexican coast of gulf of Mexico. Zootaxa 1425:45-51.
- Tunnell, J. W., E. A. Chávez y K. Wither. 2007a. Coral reefs of the southern gulf of Mexico. Texas A&M University Press College Station, Station. 256 p.
- Tunnell, J. W., N. Barrera, C. R. Beaver, J. Davidson, J. E. Gourley, F. Moretzsohn, S. Nañez-James, J. J. Pearce y M. E. Vega. 2007b. Checklist of the biota associated with southern gulf of Mexico coral reefs and coral reef islands. GulfBase, base de datos en línea en: www.gulfbase.org; última consulta: 12.V.2012.
- Vargas-Hernández, J. M. y L. F. Carrera-Parra. 1998. Los peces del arrecife Triángulos Oeste, Sonda de Campeche, México. AgroBiótica No. 1. Revista electrónica Universidad Veracruzana. <http://members.nbci.com/JuanMV/agrobiotica/peces.htm>; última consulta: 10.I.2011.
- Vargas-Hernández, J. M., G. Nava-Martínez y M. A. Román-Vives. 2002. Peces del Sistema Arrecifal Veracruzano. In La pesca en Veracruz y sus perspectivas de desarrollo, P. Guzmán-Amaya, C. Quiroga-Brahms, C. Díaz-Luna, D. Fuentes-Ceballos, C. M. Contreras y G. Silva-López (eds.). Sagarpa, Inp y Universidad Veracruzana, Xalapa. p. 17-29.
- Vásquez-Yeomans, L. y M. A. González-Vera. 1992. Peces marinos de las costas de Quintana Roo: un listado preliminar. In Diversidad biológica en la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México, D. Navarro y E. Suárez (eds.). Ciqro, Chetumal. p. 361-373.
- Velarde-González, M. E., A. Martínez-Villasis y J. C. Gallardo del Ángel. 2007. Las aves del Sistema Arrecifal Veracruzano. In Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche, Campeche. p. 27-50.
- Villalobos-Figueroa, A. 1971. Estudios ecológicos en un arrecife coralino en Veracruz, México. In Coloquio sobre investigaciones y recursos del mar Caribe y Regiones Adyacentes. UNESCO. p. 531-545.
- Weaver, D. C. y L. A. Rocha. 2007. A new species of *Halichoeres* (Teleostei: Labridae) from the western gulf of Mexico. Copeia 2007:798-807.
- Willott, S. J. 2001. Species accumulation curves and the measure of the sampling effort. Journal of Applied Ecology 38:484-486.
- Winfield, I., S. Cházaro-Olvera, G. Horta-Puga, M. A. Lozano-Aburto y V. Arenas-Fuentes. 2010. Macrocrustáceos incrustantes en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano: biodiversidad, abundancia y distribución. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:S165-S175.



An enigmatic and large-sized specimen of *Panochthus* (Glyptodontidae, “Panochthini”) from the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) of the Pampean region, Argentina

Un enigmático gran ejemplar de *Panochthus* (Glyptodontidae, “Panochthini”) del Ensenadense (Pleistoceno Temprano-Medio) de la región pampeana de Argentina

Martín Zamorano^{1✉}, Gustavo Juan Scillato-Yané¹ and Alfredo Eduardo Zurita²

¹Departamento Científico de Paleontología de Vertebrados, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata. Argentina.

²Centro de Ecología Aplicada del Litoral-Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas and Universidad Nacional del Nordeste, Ruta 5, km 2.5 CC, 128 (3400), Corrientes, Argentina.

✉ marzamorano@fcnym.unlp.edu.ar

Abstract. *Panochthus* Burmeister (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) is one of the best characterized Pleistocene genera. It is possible to recognize 2 Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) species from the Pampean region of Argentina and Bolivia, *Panochthus intermedius* Lydekker and *P. subintermedius* Castellanos, whereas 2 species are considered as valid for the age Bonaerian-Lujanian (Middle Pleistocene-Late Pleistocene), namely *P. tuberculatus* Owen and *P. frenzelianus* Ameghino. This paper provides the first record of a skull belonging to *Panochthus* from Ensenadan deposits in the Pampean Region of Argentina, being the second record for the genus in this lapse. The synapomorphies that support this taxonomic interpretation are: a frontal-ventrally inclined nasal zone forming a 45° angle between the palate plane and the plane of the upper rostral zone; a cranial length/height ratio that less than 1½ of the height, without considering the descending processes of the zygomatic arch; external nasal openings with a fronto-ventral orientation. A comparative study with *P. intermedius* and other species from the Bonaerian-Lujanian refutes its placement among any of these; on the other hand, no cranial materials are known for the other species from the Ensenadan (*P. subintermedius*). Considering that the former is a large species, and that this skull corresponds undoubtedly to a species of *Panochthus* of large dimensions, the most parsimonious taxonomic hypothesis is to tentatively assign the material MLP 84-IX-2-11 to *Panochthus* cf. *subintermedius*. Future findings of more complete materials would provide support or refute this hypothesis.

Key words: taxonomy, South America, Pleistocene, Glyptodontidae, diversity.

Resumen. *Panochthus* Burmeister (Mammalia, Xenarthra, Glyptodontidae) es uno de los gliptodontes mejor caracterizados para el Pleistoceno. Se han reconocido 2 especies para el Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio), *P. intermedius* Lydekker y *P. subintermedius* Castellanos, mientras que para los pisos Bonaerense-Lujanense (Pleistoceno medio-Pleistoceno tardío), se hallan *P. tuberculatus* Owen y *P. frenzelianus* Ameghino. En esta contribución damos a conocer el primer registro craneano de *Panochthus* para el Ensenadense de la región Pampeana y el segundo conocido para el género durante este lapso. Las sinapomorfias que sustentan su asignación son: región nasal con inclinación ventral, formando un ángulo de 45° entre el plano palatal y el rostral; índice craneal diámetro antero-posterior/diámetro transversal menor a 1½ la altura craneana (sin considerar los procesos descendentes del maxilar); aberturas nasales inclinadas fronto-ventralmente. Un estudio comparado con *P. intermedius* y las otras especies de *Panochthus* del Bonaerense-Lujanense indica que este material no corresponde a ninguna de ellas; por otra parte, no se conoce aún el cráneo de *P. subintermedius*, la otra especie del Ensenadense. Considerando que esta última especie es de gran tamaño y que el cráneo aquí presentado corresponde también a un ejemplar de gran tamaño, la hipótesis taxonómica más parsimoniosa consiste en asignar el material MLP 84-IX-2-11 a *Panochthus* cf. *subintermedius*. Nuevos hallazgos permitirán confirmar o refutar esta postura.

Palabras clave: taxonomía, América del Sur, Pleistoceno, Glyptodontidae, diversidad.

Recibido: 05 octubre 2012; aceptado: 22 marzo 2013

Introduction

The record for the Glyptodontidae “Panochthini” extends from the late Miocene to the late Pleistocene of South America, and includes the genera *Nopachthus* Ameghino, 1888, *Propanochthus* Castellanos, 1925, and *Panochthus* Burmeister, 1866 (see Castellanos, 1942; Scillato-Yané et al., 1995; Cione et al., 1999; Zamorano, 2012; Zamorano and Brandoni, 2012). However, recent cladistic analyses suggest that this tribe might not be a natural group, because Tertiary taxa seem to be more related to some species of Hoplophorinae “Plohophorini” (see Zamorano, 2012; Zamorano and Brandoni, 2012).

Panochthus is perhaps one of the best-characterized Pleistocene genera (see Burmeister, 1874), with records ranging from Santa Cruz Province in Argentina (Tauber and Palacios, 2007) to northeastern Brazil (Porpino and Bergqvist, 2002). This taxon was described by Burmeister (1866), using as type a species originally recognized by Owen (1845), *Glyptodon tuberculatus*.

The monophyly of this genus has been recently tested, and the results suggest that it is supported by several synapomorphies. These include: a ventrally inclined nasal region forming a 45° angle between the palate plane and the plane of the upper rostral zone; the cranial length/height ratio being less than 1½ of the height, without considering the descending processes of the zygomatic arch; the external nasal openings presenting a fronto-ventral orientation; and the central figures of the osteoderms in the dorsal region of the caudal tube being mostly rugged (Zamorano, 2012).

The only valid species of *Panochthus* recognized for the Ensenadan Age/Stage (Early-Middle Pleistocene) of the Pampean Region are *P. intermedius* Lydekker, 1895 and *P. subintermedius* Castellanos, 1937 (Zamorano, 2005; Cruz et al., 2011; Zamorano, 2012). *P. intermedius* was recognized on the basis of an almost complete dorsal carapace, found in Buenos Aires Harbor. According to Ameghino (1895, 1909) the material came from “basal Ensenadan” levels (*sensu* Ameghino, 1909). On the other hand, Cruz et al. (2011) revalidated the species *P. subintermedius*. According to Castellanos (1942) the holotype came from “top Ensenadan” levels (*sensu* Ameghino, 1909) from Buenos Aires city, although the excavation depth was not stated.

In this scenario, a partial skull was exhumed in 1998 from a quarry located in Hernández (surroundings of La Plata, Buenos Aires Province, Argentina; Fig. 1). It was catalogued as MLP 84-IX-2-11 and referred to the genus *Panochthus*, given that the specimen shares all the synapomorphies of the genus.

Previous works (Scillato-Yané and Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano and Scillato-Yané, 2006) assigned this specimen to *Panochthus* cf. *intermedius*. However, Zurita et al. (2011) presented new material from the Early Pleistocene of Bolivia, which was referred to *P. intermedius*. In this sense, the noticeable morphological differences between both skulls preclude the assignment of the material MLP 84-IX-2-11 to *P. cf. intermedius*. In turn, there is no known skull for *P. subintermedius*. This situation poses a number of questions about the specific identity of the material MLP 84-IX-2-11.

This work presents a detailed anatomic description of the skull MLP 84-IX-2-11, and compares this material with other species of *Panochthus* and other glyptodonts in order to discuss some taxonomic aspects of this Ensenadan Panochthini.

Materials and methods

The anatomical terminology follows Gillette and Ray (1981), Zurita (2007), and Zamorano (2012). Comparative materials correspond to skulls of known species of *Panochthus* (*P. intermedius*, *P. tuberculatus*, and *P. frenzelianus*), other Glyptodontidae (e.g., *Glyptodon reticulatus* Owen, 1845), and Pampatheriidae (Appendix). All measurements were taken with a digital caliper rounding up to 0.5 mm. The following comparative measurements are listed in table 1: maximum length (ML), from the anterior end of the nasal apertures to the upper margin of foramen *magnum*, measured on the sagittal plane; maximum bi-zygomatic width (BW); maximum transverse diameter of the orbital notch (MTDO); maximum dorso-ventral diameter of the orbital notch (MDVO); maximum transverse diameter of temporal fenestra (MTDT); maximum anterior-posterior diameter of temporal fenestra (MAPDT); dorso-ventral diameter of the zygomatic arch below the orbit (DZABO); dorso-ventral diameter of the zygomatic arch below the temporal fenestra (DZABTF); transverse diameter of the palate (TDP), following a transverse axis between the molariforms M7 and M8; maximum dorso-ventral diameter of choanae apertures (MDVCA); maximum transverse diameter of choanae apertures (MTCA); minimum bicondylar transverse diameter (mBTD), i.e., the minimal distances between the occipital condyles; total length of dental series (LDS) from the anterior end of M1 alveolus to the posterior border of M8 alveolus.

Institutional abbreviations. AMNH: American Museum of Natural History (New York, New York, USA); MCA: Museo Carlos Ameghino, Mercedes, Buenos Aires; MERO: Museu do Estado de Rondônia, Porto Velho, Rondônia, Brazil. MLP: División Paleontología Vertebrados,

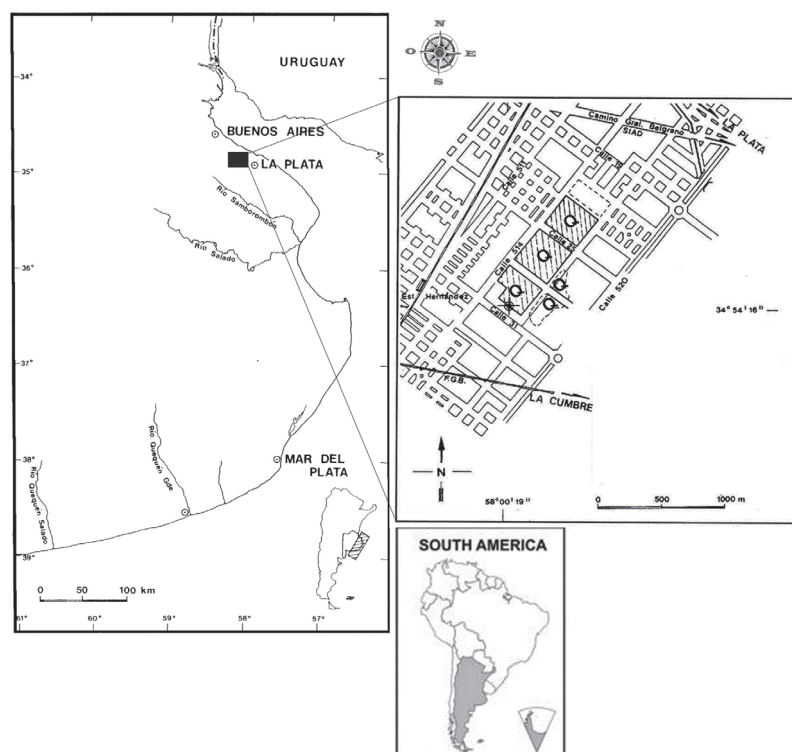


Figure 1. Quarry at Hernández, in the surrounding of La Plata, location where the skull of *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11) was found. The Qs indicates the quarry.

Facultad de Ciencias Naturales y Museo de Ciencias Naturales (La Plata, Buenos Aires, Argentina); MHGN: Département de Géologie et de Paléontologie, Muséum d'Histoire Naturelle (Genève, Schweiz); MHNC: Museo de Historia Natural de Cochabamba "Alcide d'Orbigny" (Cochabamba, Bolivia).

Geographic and stratigraphic setting. The quarry at Hernández is located 5.3 km NW of La Plata (34°54'35" S, 58°00'15" W), Buenos Aires Province (Fig. 1). Excavations at the quarry reached 13.9 m deep, exposing deposits of the Ensenada, Buenos Aires, and Luján formations (Pleistocene-Holocene). The specimen MLP 84-IX-2-11 was recovered from the Ensenada Formation, being in stratigraphic association with *Pseudoseisura* sp., *Neosclerocalyptus* Paula Couto, 1954 sp., and *Mesotherium cristatum* Serres, 1867 (Tonni et al., 1999). Bed sediments were clay-sandy muds, of a brown-yellowish color (Fig. 2). Previous magnetostratigraphic studies dated these sediments at 0.78 My BP (Tonni et al., 1999).

Description

Magnorder Xenarthra Cope, 1889
Order Cingulata Illiger, 1811

Suborder Glyptodontia Ameghino, 1889
Superfamily Glyptodontoidea Gray, 1869
Family Glyptodontidae Gray, 1869
Panochthus Burmeister, 1866

Panochthus* cf. *subintermedius Castellanos, 1937
Figs. 3, 4

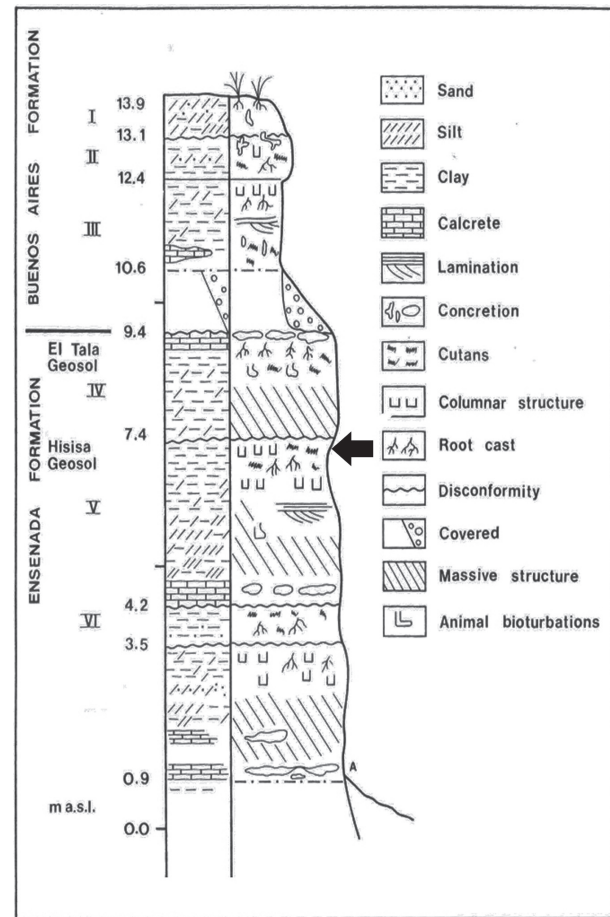
Stratigraphic and geographic provenance: upper section of Ensenada Formation (Early-Middle Pleistocene), quarry at Hernández, surroundings of La Plata, Buenos Aires Province.

Referred material: MLP 84-IX-2-11, incomplete skull, with its right half best preserved. Anterior end of rostral region and frontal sinuses missing; zygomatic arch partially complete with broken descending apophysis; postorbital apophysis missing. Right upper dental serie complete, albeit with molariforms not well preserved. Left half with only 3 posterior molariforms (M6-M8), and partly fragmented.

Remarks. In anterior view, the naso-frontal region is ventrally inclined forming a >45° angle with the palate plane (Figs. 3A, B), as observed in all species of the genus *Panochthus*. Even when the nasal and frontal regions are partially preserved in the skull MLP 84-IX-2-11, it can be inferred that the degree of pneumatization does not reach

Table 1. Comparative measurements (in mm) of *Panochthus* spp.

Taxa	ML	BW	MTDO	MDVO	MTDT	MAPDT	DZABO	DZABTF	TDP	LDS	MDV/A	MTCA	mBTD
<i>P. tuberculatus</i>													
MLP 16-29	400	320	68	80	67	139	49	67	50	246	89	66	50
MLP 16-37	442	321	70	86	69	136	52	69	47	249	90	68	47
MLP 16-37b	410	325	73	87	70	120	43	71	50	230	91	69	43
MLP 16-38	425	330	63	74	66	121	47	65	49	233	82	64	51
MD 08-02	394	—	62	67	64	97	59	58	53	223	69	74	47
MHGN 633/02	397	318	60	69	59	106	45	60	56	220	72	70	51
AMNH 11243	330	—	50	70	—	100	45	45	—	—	—	—	—
MHNC-13491	420	310	49	82	47	111	57	103	105	201	95	82	53
<i>P. cf. subintermedius</i>	350*	—	86	98	86	111	66	63	61	250	91	95	48
84-IX-2-11													

**Figure 2.** Stratigraphic profile showing the location of the skull of *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). The arrow indicates the excavation depth at which the remains were found (modified from Tonni et al., 1999).

the degree observed in *P. tuberculatus*, *P. frenzelianus*, and *P. intermedius*.

In lateral view (Fig. 3A), the orbital notch is dorso-ventrally elongated, as in *P. frenzelianus* and *P. intermedius*, and differs from that of *P. tuberculatus*, which has a subcircular contour. The orbital fossa is larger than in other species of the genus (Table 1). The postorbital process, not united to the zygomatic arch, is placed between the orbital fossa and the temporal fossa; therefore both fossae are connected, as in *P. frenzelianus*, *P. intermedius*, and all species of the genus *Glyptodon*. On the other hand, *P. tuberculatus*, *Neosclerocalyptus*, and *Doedicurus* Burmeister, 1874 present a complete postorbital process, which obliterates the connection between both fossae in external view.

The contour of the orbital fossa is broken in the lacrimal bone area; however, it can be inferred that the lacrimal

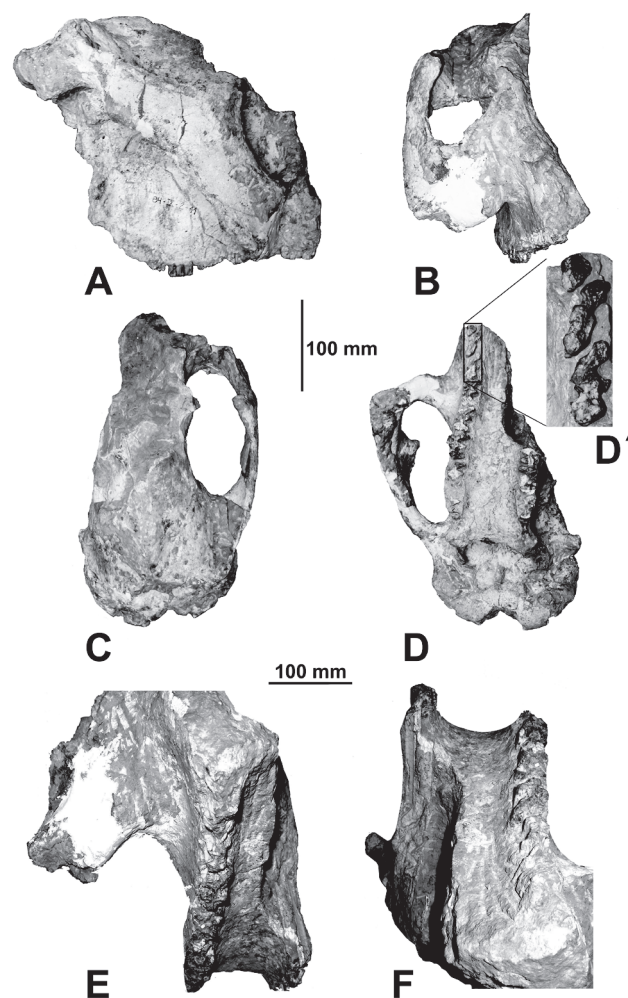


Figure 3. *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). Skull: A, right lateral view; B, frontal view; C, dorsal view; D-D', occlusal view; E, antero-ventral view, with palate axis facing downwards; F, antero-ventral view, with palate axis facing upwards.

tubercle protrudes, as in *P. tuberculatus*, and unlike in *P. frenzelianus*. The descending apophysis of the maxilla is not preserved, thus its length and morphology cannot be observed. The zygomatic arch is more robust than that of *P. intermedius*, *P. tuberculatus*, and *P. frenzelianus*, whereas its dorso-ventral diameter diminishes in an antero-posterior direction, as in *P. frenzelianus*. The dorso-ventral diameter of the arch is more constant than in *P. tuberculatus*, a character shared with *P. frenzelianus*. Posteriorly to the orbital fossa, the zygomatic arch does not protrude laterally, but rather reaches gradually the area of its temporal insertion, as is the case in *P. frenzelianus*, and unlike in *P. tuberculatus*. The zygomatic arch of MLP 84-IX-2-11 describes a concave curve in the posterior-dorsal

direction, running from below the orbit to its insertion in the temporal zone, as is the case in *P. frenzelianus* and *P. intermedius*; conversely, in *P. tuberculatus* the zygomatic arch runs straight from behind the orbit to immediately before its insertion.

The alveolar edge of the maxillae is irregular, being elevated in the middle. This morphology differs from the other species of this genus, in which the alveolar edge of the maxillae is straight.

A sagittal crest is observed in dorsal view (Fig. 3A), despite the poor preservation of parietal and frontal bones, a character that is absent in *P. tuberculatus*. Besides, the lambdoid or parieto-occipital crest is well developed, more than in *P. intermedius* and much more than in *P. tuberculatus*. The temporal fossa is larger than that of *P. tuberculatus* and *P. intermedius*. The temporal muscle, which acts together with the masseter and the pterigoid to elevate the mandible, inserts into this fossa (Sisson and Grossman, 1959: 245).

In posterior view, the foramen *magnum* has an elliptic section, with the major axis being transverse. The occipital condyles are large, with a sub-elliptic section and the major axis is transverse; conversely, in *P. tuberculatus* and *P. intermedius*, the occipital condyles are proportionally much smaller, and have a sub-quadrangular section. The contour of the aperture of the choanae is rectangular, with the transverse diameter being slightly larger than the dorso-ventral, a character that differs from *P. tuberculatus* and *P. intermedius*, in which the transverse diameter is the smaller one.

In occlusal view (Figs. 3D-F), the zygomatic arch is more markedly separated from the neurocranium than in dorsal view (Fig. 3A), similar to that observed in *P. intermedius* and *P. tuberculatus*, although in these taxa this character is less evident. The palate is concave (Fig. 3E, F), unlike in *P. tuberculatus*, in which it is flat. This structure has a particular morphology, gradually descending until it joins the alveoli forming an obtuse angle. In contrast, this union is more abrupt, i.e., almost at a right angle, in *P. tuberculatus*; whereas *P. intermedius* presents an intermediate morphology between the above-mentioned species.

Dentition. Three left molariforms (M6-M8) are preserved (Fig. 4B), but the anterior lobe of M6 is missing. The right dental series is complete (Fig. 4A), albeit the M7 and M8 are poorly preserved (i.e., the occlusal surface is not visible). The complete dental serie is proportionally longer than that of *P. tuberculatus* (Table 1). The imbrication of M1-M3 (Figs. 3D', 4A) is a singular character, because this is not present in any other Glyptodontidae "Hoplophorinae", whereas it is shared with several Cingulata Pampatheridae (e.g., all species of *Holmesina* Simpson; see Góis et al.,

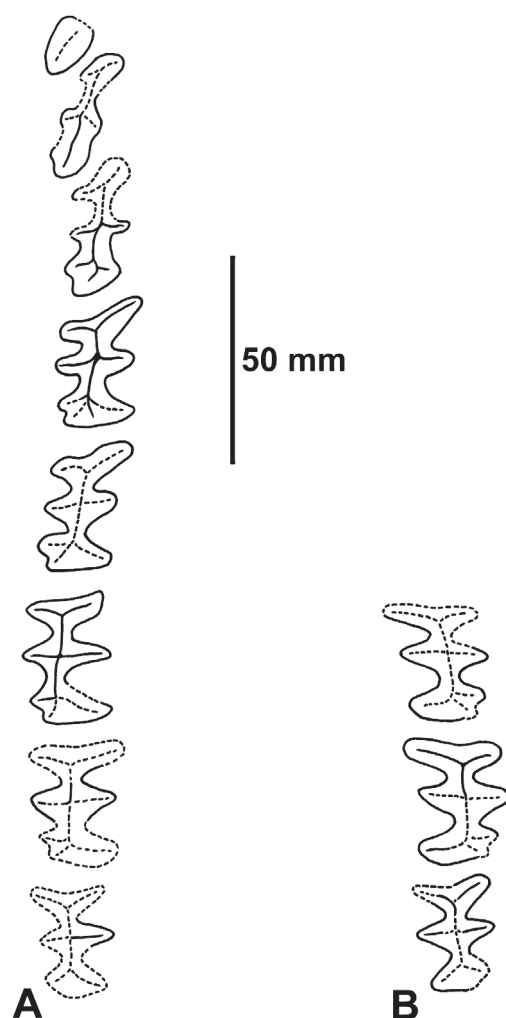


Figure 4. *Panochthus* cf. *subintermedius* (MLP 84-IX-2-11). Occlusal sketch of the upper dental series. A, right; B, left.

2012). The M1 presents a sub-elliptic section, making it very different from the M1 of *P. tuberculatus* and *P. intermedius*, which is trilobed with isodiametric lobes. M2 is narrow and elongated, more than M4. M3 has a particular morphology, being more elongated than all other molariforms; it is narrow too, but not as much as M2. It presents 3 transverse lobes, with an additional, posterior lobe. The M4-M8 are trilobated and similar to those of *P. tuberculatus*.

Discussion

In previous works (e.g., Scillato-Yané and Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano and Scillato-Yané, 2006), the specimen MLP 84-IX-2-11 was tentatively assigned to *Panochthus* cf. *intermedius*, which is one of the

2 species of *Panochthus* corresponding to the Ensenadan lapse. However, Zurita et al. (2011) recently described remarkably complete material from Sacaba Formation in Bolivia (Early Pleistocene), belonging to *P. intermedius*. This taxonomic classification was mainly based on the characters observed in the dorsal carapace, which is very similar to that of the holotype of *Panochthus intermedius* (MLP 16-36), consisting in an almost complete dorsal carapace coming from the Ensenadan levels of Buenos Aires Harbor.

A comparative study between the Bolivian material and MLP 84-IX-2-11 clearly indicates that both differ morphologically. For example, the zygomatic arch in MLP 84-IX-2-11 is more robust; the lambdoid or parieto-occipital crest is more developed; the alveolar ridge of the maxillae is irregular and elevated in the middle. Therefore, we discard the assignment of the material described herein to *Panochthus* cf. *intermedius*. As it has been mentioned, the other species of the genus *Panochthus* that comes from Ensenadan levels of the Pampean Region is *P. subintermedius*, whose skull has not been preserved, thus precluding comparisons between homologous materials.

However, taking into account that the other species of the Ensenadan Age/Stage, *P. subintermedius*, was a large-sized animal (Cruz et al., 2011), and that the skull MLP 84-IX-2-11 undoubtedly corresponds to a large species of *Panochthus*, the most parsimonious taxonomic hypothesis is to assign MLP 84-IX-2-11 to *Panochthus* cf. *subintermedius*.

Until 50 years ago, the Ensenadan (Early-Middle Pleistocene) used to be characterized by the presence of taxa larger than the ones commonly found in any other lapse (Scillato-Yané and Carlini, 1998). Later revisions could not confirm this hypothesis for all cases (Zamorano et al., 2010). However, in the case of the genus *Panochthus*, the premise of the “Ensenadan gigantism” seems to be valid. As mentioned, the 2 known species of *Panochthus* that were found exclusively in Ensenadan times, *P. intermedius* and *P. subintermedius*, are markedly larger than those of the Bonaerian (Middle-Pleistocene) and Lujanian (only registered in the late Pleistocene). In agreement with this hypothesis, the material presented here (MLP 84-IX-2-11) undoubtedly corresponds to one of the larger Glyptodontidae ever known (see Scillato-Yané and Carlini, 1998; Tonni et al., 1999; Zamorano and Scillato-Yané, 2006; Zamorano, 2009). However, the material from the Early Pleistocene of Bolivia, which was assigned to *P. intermedius* by Zurita et al. (2011), is comparable in size to the above-mentioned species of *Panochthus* from the Bonaerian-Lujanian lapse (see Table 1). Therefore, the specimen of *Panochthus* found in the Bolivian altiplano, does not necessarily conform to the premise of “Ensenadan

gigantism”, which applies to the *Panochthus* specimens found in the Pampean Region of Argentina. It can be hypothesized that the reason for that lies in an adaptation of *P. intermedius* to the conditions of the Bolivian altiplano. Accordingly, Pujos (2008) states that some high-altitude members of the Megatheriinae Subfamily are of smaller size than those from low altitude regions, with the exception of *Megatherium* (*Pseudomegatherium*) *celendinense* Pujos (a particularly large species of *Megatherium*, from the northern Peruvian Andes; see Pujos, 2006; additionally see Pujos and Salas, 2004). Finally, Zurita et al. (2012) indicate that some specimens of *Glyptodon* restricted to Andean areas are of smaller size than their counterparts of the Pampean Region (see also Rodríguez et al., 2008).

We can conclude: *a*) the material presented in this paper corresponds to the first known skull of *Panochthus* from the Ensenadan Age/Stage of the Pampean Region (Argentina), and is, in turn, the second for this genus in the corresponding lapse; *b*) comparative studies with other species of the genus preclude its assignment to any of the current species; albeit the cranium of *P. subintermedius* is unknown; *c*) in this scenario, and taking into account that *P. subintermedius* is a large-sized species, as is the material studied here, the most parsimonious hypothesis is to classify this specimen as *Panochthus* cf. *subintermedius*, in the hope that future findings will confirm it or refute it, and *d*) the material presented in this paper exhibits some characters not previously observed in any other Glyptodontidae, in particular the imbrications of the upper molariforms.

Acknowledgments

We acknowledge A. A. Carlini for his critical comments on the anatomical description; F. Góis, for providing information on molariform teeth imbrication in the Pampatheriidae; E. Soibelzon, for photographing the material; J. C. González for collaboration on editing the photos; M. Sosa, for sketching the dentition; S. C. Ferris (associate editor) and 2 anonymous reviewers for their thorough reviews and helpful suggestions; J. Pan translated the manuscript to English.

Literature cited

- Ameghino, F. 1888. Rápidas diagnosis de mamíferos fósiles nuevos de la República Argentina. Obras Completas 5: 471-480.
- Ameghino, F. 1895. Sur les édentés fossiles de l'Argentine. Examen critique, révision et correction de l'ouvrage de Mr. R. Lydekker: "The extinct edentates of Argentina". Revista del Jardín Zoológico de Buenos Ayres 3:97-192.
- Ameghino, F. 1909. Le *Diprothomo platensis*, un précurseur de l'homme. Anales del Museo Nacional de Buenos Aires 19:107-209.
- Burmeister, G. 1866. Lista de los mamíferos fósiles del terreno diluviano. Anales del Museo Público de Buenos Aires 1:121-232.
- Burmeister, G. 1874. Monografía de los Glyptodontes en el Museo Público de Buenos Aires. Anales del Museo Público de Buenos Aires 2:1-412.
- Castellanos, A. 1925. Breves notas sobre evolución de la coraza y del extremo caudal en los Loricata (= Hicanodonta). Revista de "El Círculo", número extraordinario. p. 93-96.
- Castellanos, A. 1937. Los sedimentos del Pampeano inferior y del Araucano en el Valle de Los Reartes (Sierra de Córdoba). Publicaciones de la Facultad de Ciencias Matemáticas, Físico-Químicas y Naturales aplicadas a la Industria, (serie Técnico-Científica) 6:1-110.
- Castellanos, A. 1942. A propósito de los géneros *Plohophorus*, *Nopachthus* y *Panochthus* (3a. parte). Publicaciones del Instituto de Fisiografía y Geología (Rosario) 11:413-592.
- Cione, A. L., E. P. Tonni, M. Bond, A. A. Carlini, U. F. J. Pardiñas, G. J. Scillato-Yané, D. Verzi and M. G. Vucetich. 1999. Occurrence charts of Pleistocene mammals in the Pampean area, eastern Argentina. In Quaternary of South America and Antarctic Peninsula, Special Volume 12, Quaternary Vertebrate Paleontology in South America, E. P. Tonni and A. L. Cione (eds.). A. A. Balkema, Rotterdam. p. 53-73.
- Cruz, L. E., M. Zamorano and G. J. Scillato-Yané. 2011. Diagnosis and redescription of *Panochthus subintermedius* Castellanos (Xenarthra, Glyptodontia) from the Ensenadan (early-middle Pleistocene) of Buenos Aires (Argentina). Palaeontologische Zeitschrift 85:115-123.
- Gillette, D. D. and C. E. Ray. 1981. Glyptodonts of North America. Smithsonian Contributions to Palaeobiology 40:1-251.
- Góis, F., G. J. Scillato-Yané, A. A. Carlini and M. Ubilla. 2012. Una nueva especie de *Holmesina* Simpson (Xenarthra, Cingulata, Pampatheriidae) del Pleistoceno de Rondônia, sudoeste de la amazonia, Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 15:211-227.
- Lydekker, R. 1895. Contributions to knowledge of the fossil vertebrates of Argentina. 2. The extinct edentates of Argentina. Anales del Museo de La Plata (Paleontología Argentina 3:1-118.
- Owen, R. 1845. Descriptive and illustrated catalogue of the fossil organic remains of Mammalia and Aves. Museum of the Royal College of Surgeons of London. London. 391 p.
- Porpino, K. O. and L. P. Bergqvist. Novos achados de *Panochthus* (Mammalia, Cingulata, Glyptodontioidea) no Nordeste do Brasil. Revista Brasileira de Paleontologia 4:1-62.
- Pujos, F. 2006. *Megatherium celendinense* sp. nov. from the Pleistocene of the Peruvian Andes and the phylogenetic relationships of Megatheriines. Paleontology 49:285-306.
- Pujos, F. 2008. Paleogeographic distribution and anatomical adaptations in Peruvian megatheriine ground sloths (Xenarthra: Megatherioidea). In The biology of the Xenarthra, S. F. Vizcaíno and W. J. Loughry (eds.). University Press of

- Florida, Gainesville. p. 56-63.
- Pujos, F. and R. Salas. 2004. A systematic reassessment and paleogeographic review of fossil *Xenarthra* from Peru. *Bulletin de Institut Français d'Études Andines* 33:331-377.
- Rodriguez, M. A., M. A. Olalla-Tárraga and B. A. Hawkins. 2008. Bergmann's Rule and the geography of mammal body size in the Western Hemisphere. *Global Ecology and Biogeography* 17:274-283.
- Scillato-Yané, G. J. 1995. *Xenarthra*. Origen y evolución de la fauna de mamíferos en Sudamérica. X Jornadas Argentinas de Mastozoología, La Plata, 1995, resúmenes: 103-104.
- Scillato-Yané, G. J. and A. A. Carlini. 1998. Un gigantesco gliptodonte en los alrededores de la ciudad de La Plata. *Revista Museo, Fundación Museo de La Plata*. 11:45-48.
- Sisson, S. and J. D. Grossman. 1959. Anatomía de los animales domésticos. Salvat Editores, Barcelona. 952 p.
- Tauber, A. A. and M. E. Palacios. 2007. Nuevos registros de mamíferos cuaternarios de gran porte en la provincia de Santa Cruz, República Argentina. *Ameghiniana* 44:41R.
- Tonni, E. P., P. Nabel, A. L. Cione, M. Etchichury, R. Tófolo, G. J. Scillato-Yané, J. San Cristóbal, A. A. Carlini and D. Vargas. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 12:273-291.
- Zamorano, M. 2005. Las especies de *Xenarthros* de la Región Pampeana comunes a las edades Ensenadense y Bonaerense. *Bienal de Ciencia y Tecnología (Buenos Aires 2005)*. Área Biología y Ecología. (Ed. formato digital).
- Zamorano, M. 2009. Estudio de un cráneo de *Panochthus* del Ensenadense (Pleistoceno temprano-medio) comparado con otros del mismo género del Bonaerense y Lujanense (Pleistoceno medio-Holoceno temprano), mediante análisis por componentes principales. Reunión anual de comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina y Conferencias: "Darwin, Lamarck y la teoría de la evolución de las especies, resúmenes:76.
- Zamorano, M. 2012. Los *Panochthini* (*Xenarthra*, Glyptodontidae): sistemática y evolución. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 269 p.
- Zamorano, M. and G. J. Scillato-Yané. 2006. Descripción comparativa del cráneo e *Panochthus* cf. *intermedius* Lydekker (Glyptodontidae, Hoplophorinae, *Panochthini*), del Ensenadense de la región pampeana. 26 Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (San Juan), resúmenes:36.
- Zamorano, M., E. Soillbenzon, G. J. Scillato-Yané and A. E. Zurita. 2010. Fenómenos de gigantismo en *Panochthus* Burmeister (*Xenarthra*, Glyptodontidae, *Panochthini*) del Ensenadense. XXV Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (San Luis, 2010), resúmenes:24
- Zamorano, M. and D. Brandoni. 2012. Análisis filogenético de los "Panochthini" (Glyptodontidae, "Hoplophorinae"). 26 Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, (Buenos Aires), Resúmenes: en formato digital.
- Zurita, A. E. 2007. Sistemática y evolución de los Hoplophorini (*Xenarthra*, Glyptodontidae, Hoplophorinae. Mioceno tardío-Holoceno temprano). Importancia bioestratigráfica, paleobiogeográfica y paleoambiental. Tesis doctoral, Universidad Nacional de la Plata, 367 p.
- Zurita, A. E., M. Zamorano, G. J. Scillato-Yané, L. R. González-Ruiz, B. Rivas Durán and R. Céspedes Paz. 2011. An exceptional Pleistocene specimen of *Panochthus* Burmeister (*Xenarthra*, Glyptodontidae) from Bolivia: its contribution to the understanding of the early-middle Pleistocene *Panochthini*. *Comptes rendus Palevol* 10:655-664.
- Zurita, A. E., A. R. Miño-Boilini, A. Francia, and J. E. Arenas-Mosquera. 2012. The Pleistocene Glyptodontidae Gray, 1869 (*Xenarthra*: Cingulata) of Colombia and some considerations about the South American Glyptodontinae. *Revista Brasileira de Paleontologia* 15:273-280.

Appendix. List of materials analyzed in this paper.

AMNH (holotype of <i>Panochthus frenzelianus</i>)	MHNC 13491 (<i>Panochthus intermedius</i>)
MACN 18107 (<i>Neosclerocalyptus paskoensis</i>)	MHGN 633/02 (holotype of <i>Panochthus voghti</i>)
MACN-Pv 200 (holotype of <i>Glyptodon asper</i>)	MLP 16-24 (<i>Doedicurus clavicaudatus</i>)
MERO-P-002 (holotype of <i>Holmesina rondoniensis</i>)	MLP 16-29 (neotype of <i>Panochthus tuberculatus</i>)



On the presence of *Cissites maculata* (Coleoptera: Meloidae) in Mexico

Sobre la presencia de *Cissites maculata* (Coleoptera: Meloidae) en México

Mario García-París^{1✉}, Celeigher Piñango², Jesús Manzanilla² and Alejandro Zaldívar-Riverón³

¹Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Spain.

²Museo del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, Universidad Central de Venezuela. Maracay, 2101-A, Aragua, Venezuela.

³Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 3er. circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, Copilco. Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., Mexico.

✉ mparis@mncn.csic.es

Abstract. The presumed sympatry and validity of morphological diagnostic characters used to separate the only 2 described species of *Cissites* (Coleoptera: Meloidae), *C. maculata* (Swederus) and *C. auriculata* Champion, are assessed. Morphological diagnostic features between both species (head shape, antennae length, thorax shape, first metatarsal segment length, and elytral coloration) are constant over their entire geographic distribution, without the existence of intermediate morphs. Regional sympatry between these species was found in central Mexico, confirming the presence of *C. maculata* in Central America and Mexico, whereas *C. auriculata*, widely distributed in Central America, has not colonized South America. Sequences of the mitochondrial gene cytochrome oxidase were obtained from single Mexican specimens of each species. Divergence between the sequences is considerably high (14.5%), suggesting separation of both species as a result of an ancient cladogenetic event.

Key words: Nemognathinae, Mexico, South America, sympatry, COI.

Resumen. Se investiga la probable simpatria y validez de los caracteres morfológicos diagnósticos empleados para distinguir a las 2 únicas especies de *Cissites* (Coleoptera: Meloidae), *C. maculata* (Swederus) y *C. auriculata* Champion. Los caracteres morfológicos diagnósticos de ambas especies (forma de la cabeza, longitud antenal, forma del tórax, longitud del primer segmento del metatarso y color de élitros) son constantes a lo largo de toda su distribución geográfica, sin existencia de formas intermedias. Se encontró simpatria regional entre ambas especies en el centro de México, confirmando la presencia de *C. maculata* en América Central, mientras que *C. auriculata*, ampliamente distribuida en América Central, no ha colonizado América del Sur. Las secuencias del gen mitocondrial citocromo oxidasa, obtenidas a partir de un ejemplar mexicano de cada especie, muestran una divergencia considerablemente alta (14.5%), por lo que la separación entre ambas especies sería consecuencia de un evento cladogenético muy antiguo.

Palabras clave: Nemognathinae, México, América del Sur, simpatria, COI.

Introduction

Beetles of the subfamily Nemognathinae (Coleoptera: Meloidae) are represented in the Americas by species classified in 2 tribes: Horiini and Nemognathini (Pinto and Bologna, 1999). American Nemognathini are represented by about 130 species grouped in 8 genera, whereas the New World fauna of Horiini only has 2 species, both in the genus *Cissites* Latreille, 1804: *C. maculata* (Swederus, 1787) and *C. auriculata* Champion, 1892. According to literature, the geographic distribution of the New World species of *Cissites* appears to be mostly parapatric. *Cissites maculata* occurs from northern Argentina and Brazil to Panama and the Antilles (Selander and Bouseman, 1960;

Genaro, 1996), with questionable isolated records in Costa Rica, Nicaragua, Mexico (Champion, 1892; Enns, 1958), and southern United States (Champion, 1892; Enns, 1958; Werner et al., 1966). The geographic range of *C. auriculata* extends from Costa Rica to northern Mexico and southern United States (Champion, 1892; Enns, 1958; Maes, 1989; Lewis, 2004; Maes and Huether, 2007; García-París et al. 2007, 2009). Records of *C. auriculata* from the Antilles (Champion, 1892; Leng and Mutchler, 1914; Blackwelder, 1945) require confirmation according to Enns (1958) and Selander and Bouseman (1960). This last species was introduced in Hawaii, apparently without success (Bianchi, 1962; Pinto and Bologna, 1999).

Since the discovery and description of *C. auriculata* (Champion, 1892), all previous records of *C. maculata* (Swederus, 1787) located north of Panama have been questioned or discarded. Rejection of records previous to

Recibido: 29 octubre 2012; aceptado: 21 enero 2013

Champion (1892) was based in objective reasons, because at that time only *C. maculata* was known, and consequently all subsequently revised material certainly corresponded to *C. auriculata*. This is apparently the case of Dugès' (1869, 1889) records of *C. maculata* from Colima, which were transferred to *C. auriculata* by Champion (1892). In other cases, however, rejection was made only based on the implicit assumption that both species would not occur sympatrically. As a result, records of *C. maculata* within the geographic area of *C. auriculata* would be treated as erroneously labeled or accidentally introduced (Werner et al., 1966). Such were considered, for example, the Mexican records of *C. maculata* of Champion (1892) from Morelia (Michoacán), or Enns' (1958) records from Arizona. Those uncertainties led García-París et al. (2007) to conclude that *C. maculata* probably had to be excluded from the Mexican fauna of Meloidae. With this large amount of possible erroneous historical identifications or labeling mistakes it is easy to believe that *C. maculata* and *C. auriculata* are easy to confuse with each other; however, despite a common general facies, and considerable sexual and intrapopulational variability, the specific characters reported by Champion (1892) have not been challenged for consistent species identification.

In order to shed light on the geographic distribution and presumable sympatry between *C. maculata* and *C. auriculata*, we revised 2 large series of *Cissites* from Mexico and Venezuela. Our objectives were to determine the validity of morphological diagnostic characters used to separate *C. maculata* and *C. auriculata*, to document the existence of regional sympatry between the 2 taxa in Mexico, and to determine mitochondrial differentiation level between single Mexican specimens of each taxon.

Materials and methods

Adult specimens of *Cissites* are nowadays difficult to find in the field; most old collections consist of isolated specimens found casually wandering on wood houses (Champion, 1892). Recent collections are mostly made at light, and large series from a given locality are generally unavailable. Fortunately, 2 large series of *Cissites*, including multiple localities, but also a number of specimens from single localities, were available for study in scientific collections. These series are the basis for our work. One series contains 65 specimens from Mexico, which are held at the Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología (CNIN-IBUNAM), and the Estación de Biología de Chamela (EBCH-UNAM), both administrated by the Universidad Nacional Autónoma de México. A second series consists of 171 specimens from Venezuela, Colombia

and Peru, held at the collection of the Museo del Instituto de Zoología Agrícola de la Universidad Nacional de Venezuela (Maracay) (MIZA). Five additional specimens from Ecuador, French Guiana, Dominican Republic, and Trinidad and Tobago, were examined in the collection of Marco Bologna at the Università degli Studi, Roma Tre (Italy) (MAB) (Appendix).

External morphology was studied under a stereomicroscope. Habitus and morphological details were photographed with a Nikon digital camera. For morphological descriptions we follow Enns (1958).

A 658 bp fragment of the cytochrome oxidase I mitochondrial DNA gene, was generated for 2 specimens of *Cissites* following Alcobendas et al. (2008) procedures (HF586634 *C. auriculata* y HF586635 *C. maculata*). These specimens, each morphologically assignable to *C. maculata* and *C. auriculata* following Champion's (1892) criteria, were obtained from nocturnal inspection of building lights in Estación de Biología de Los Tuxtlas (Veracruz) and Estación de Biología de Chamela (Jalisco) respectively, both administrated by the Instituto de Biología (UNAM). These 2 specimens were the only individuals found after 8 and 3 visits made to Chamela and Los Tuxtlas regions during 3 years and 2 years, respectively (including settings of UV light traps).

Results

Morphological diagnostic characters. Adult specimens of *Cissites* are easily identified as such among Neotropical and Nearctic Coleoptera based on their characteristic habitus. Large size, buprestoid shape, orange-red coloration spotted with large irregular black dots, large prothorax, large wide head, with oversized black mandibles in males, give to *Cissites* an unmistakably appearance (Figs. 1-4).

According to Champion (1892), the 2 species currently included in *Cissites* are diagnosed by differences in head shape, antennae length, thorax shape, first metatarsal segment length, and to a lesser extent, elytral coloration. Champion's (1892) description of *C. auriculata* is precise, and allows a readily and accurate identification of specimens of both sexes; however, individual variation is extreme in Mexican samples. This is particularly evident in male head and prothorax shape, which seems to vary in relation to specimen size. Large males of *C. auriculata* show marked bumps in head temples, strong and robust prominent mandibles, and a much more robust and subcylindrical prothorax (Figs. 2, 4). A similar variation pattern occurs within *C. maculata* (Figs. 1, 3), in which larger males present the anterior portion of the pronotum wider than the base, as already indicated by Champion (1892). Specimens with reduced black elytral pattern,

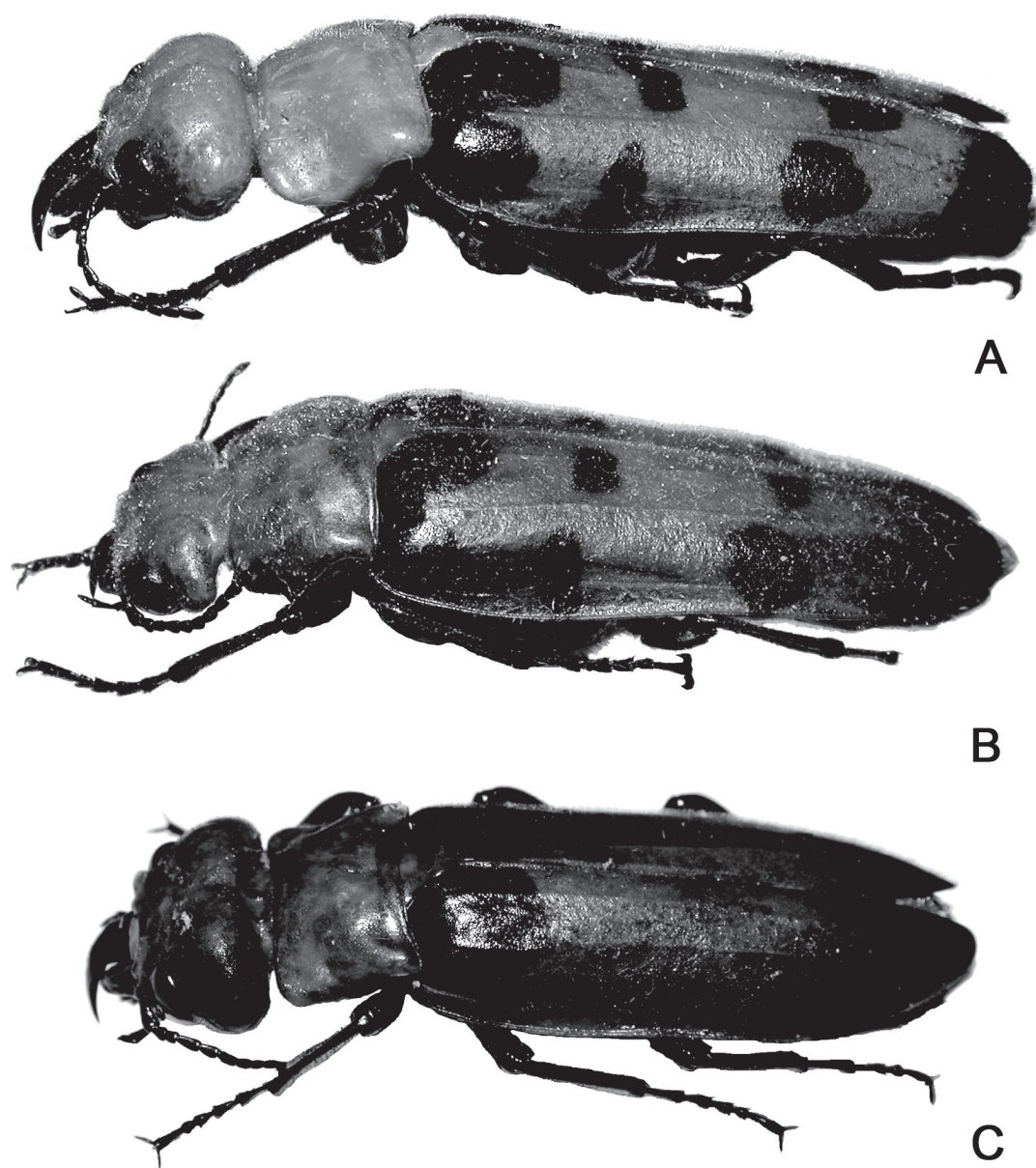


Figure 1. Habitus of selected specimens of *C. maculata*. A, male (Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico); B, female (Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico); C, specimen showing a color variant (Cerro Aracamuni, T. F. Amazonas, Venezuela).

or totally black, were reported amongst normal colored specimens of *C. maculata* (Perty, 1830; Pic, 1929; Betrem, 1932).

Champion's (1892) diagnostic characters were checked in our examined specimens. The head in *C. maculata* is flattened or broadly depressed frontally, while it is narrowly and more deeply incised in *C. auriculata*. Antennae are comparatively shorter in *C. maculata* than in *C. auriculata*, both in males and females. Thorax strongly transverse (length / width ratio=0.61, n=10) and with anterior angles

raised in *C. maculata*, while it is less transverse, almost subquadrate (in some specimens it actually looks longer than wide at naked eye) (length / width ratio=0.76, n=12) and with anterior angles deflexed in *C. auriculata* (Figs. 3, 4). First metatarsal segment clearly shorter than the following articles together in *C. maculata* (first segment vs. 2 to 4 segments length ratio=0.68, n=10), subequal or slightly shorter in *C. auriculata* (first segment vs. 2 to 4 segments length ratio=0.96, n=11). Coloration pattern is quite similar in specimens of both species, but

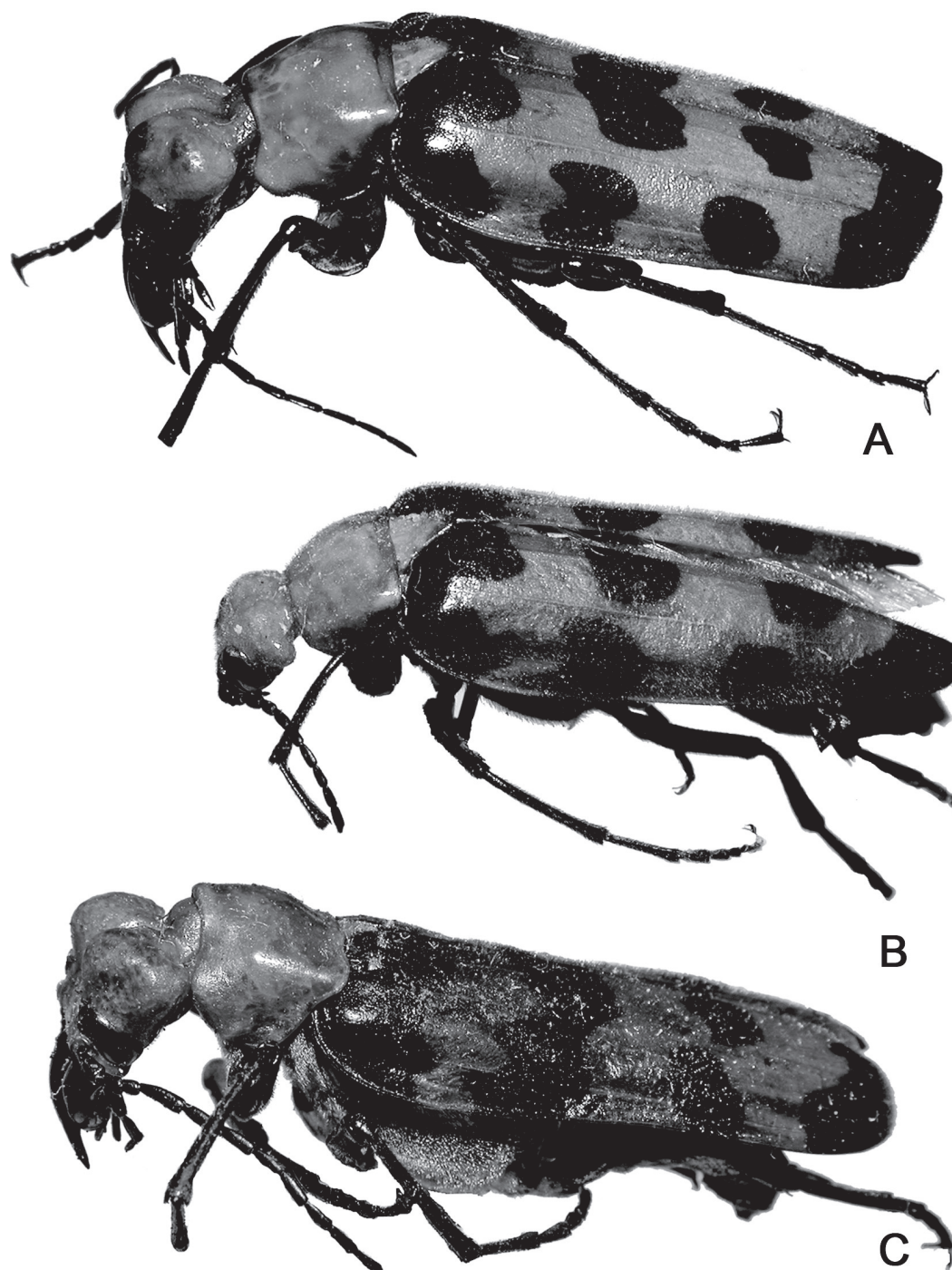


Figure 2. Habitus of selected specimens of *C. auriculata*. A, male (Playa Azul, Veracruz, Mexico); B, female (Chamela, Jalisco, Mexico); C, male (Valle de Bravo, Estado de México, Mexico).

in *C. maculata* the spots on central areas of the elytra are generally smaller (Figs. 1c, d) disappearing completely in some specimens. In contrast, in *C. auriculata* medial elytral spots are larger, and, following Champion's (1892)

terminology, the antemedial juxta-sutural spots are fused along the suture forming a transverse large black patch (Figs. 2a, c). Individual variation across Champion's (1892) diagnostic characters is minimal, and allows separation of

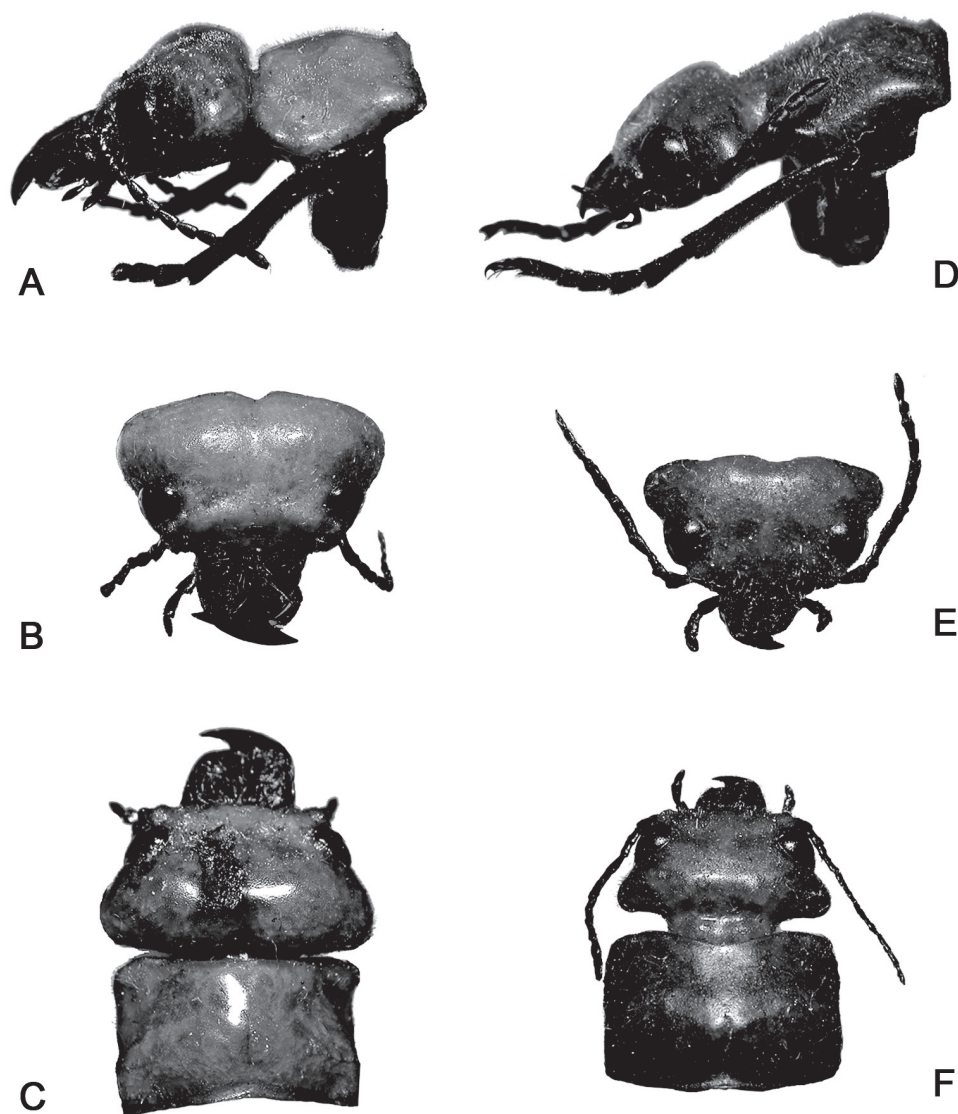


Figure 3. Morphological details of *C. maculata* (Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico). Male: A, lateral view, head and thorax; B, frontal view, head; C, dorsal view, thorax and head. Female: D, lateral view, head and thorax; E, frontal view, head; F, dorsal view, thorax and head.

all specimens into 2 specific groups, which correspond to the species currently accepted.

Sympatry between *Cissites maculata* and *C. auriculata*. All specimens from Colombia, Ecuador, Guyane Française, Peru, Dominican Republic, Trinidad and Tobago, and Venezuela share the diagnostic characters described for *C. maculata*, showing the typical variation reported for the species (Perty, 1830; Champion, 1892). Most of our Mexican specimens examined (51), share the diagnostic features described for *C. auriculata*, encompassing the individual variation already mentioned for the species (Champion, 1892); however, 13 specimens from the state

of Veracruz (Los Tuxtlas), and 1 from the state of Puebla (Jicotepec de Juárez) are unambiguously assignable to *C. maculata*, including specimens without the medial elytral dots, like those described by Perty (1830).

The specimen of *C. maculata* from Jicotepec de Juárez is located north from any currently known Mexican continental population of the species, including the questioned records of *C. maculata* from Morelia (Champion, 1892), that Enns (1984), reported erroneously as “Morelos”. Populations of *C. maculata* from Jicotepec de Juárez and Los Tuxtlas are in close proximity to localities where *C. auriculata* is present, including some in Veracruz (Tierra Blanca, Plan

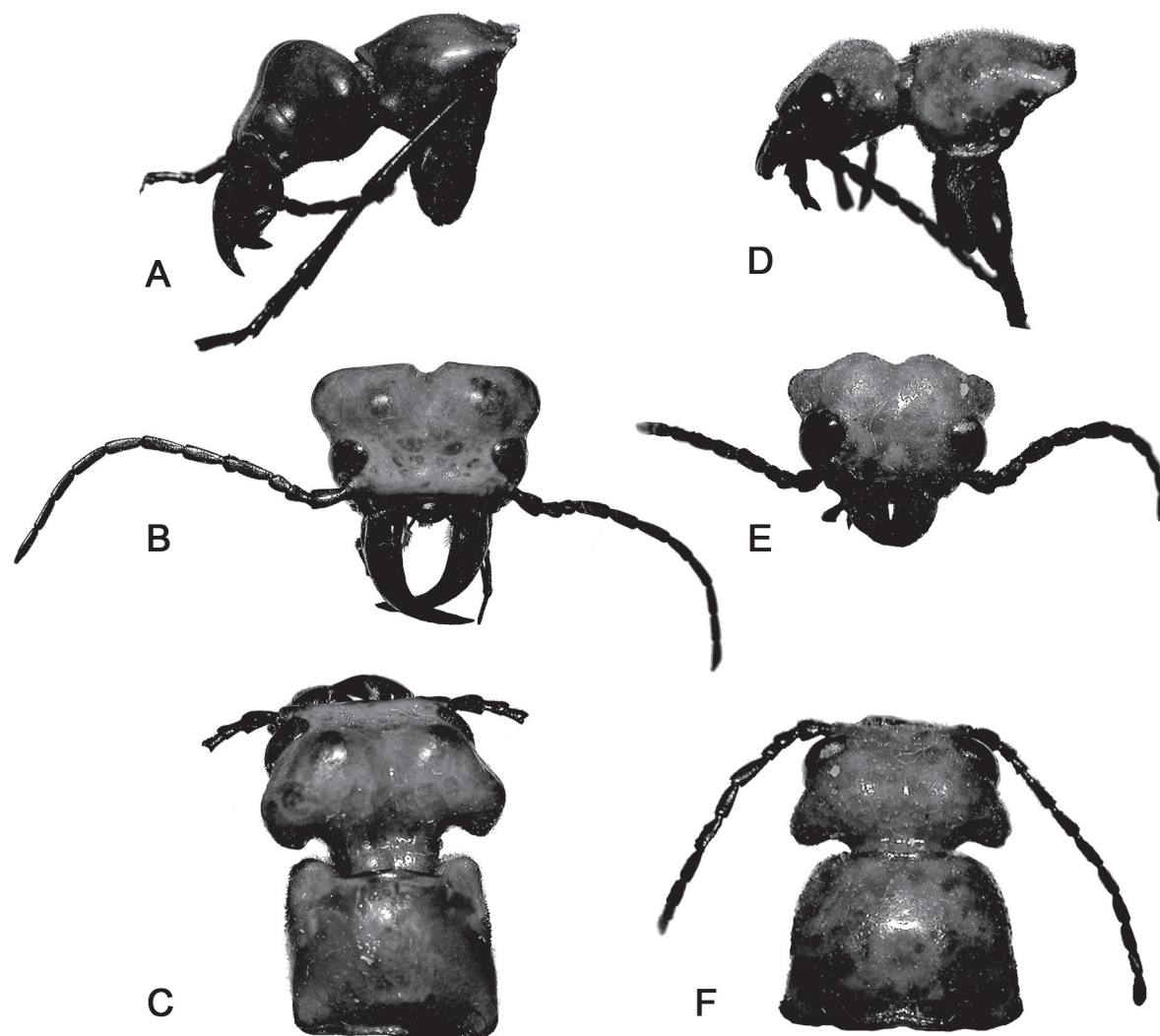


Figure 4. Morphological details of *C. auriculata*. Male: A, lateral view, head and thorax (Tierra Blanca, Veracruz, Mexico); B, frontal view, head (Playa Azul, Veracruz, Mexico); C, dorsal view, thorax and head (Playa Azul, Veracruz, Mexico). Female: D, lateral view, head and thorax (Chamela, Jalisco, Mexico); E, frontal view, head (Chamela, Jalisco, Mexico); F, dorsal view, thorax and head (Chamela, Jalisco, Mexico).

del Río), and more distantly, in Puebla (Tehuacán). In any case, Jicotepec de Juárez and Los Tuxtlas are deeply nested inside the geographic range of *C. auriculata*. Consequently, the implicit hypothesis of lack of sympatry between *C. maculata* and *C. auriculata*, used to question former localities of *C. maculata* located north of Panamá, should be disregarded. We therefore revalidate former Champion's (1892) records of *C. maculata* in Chontales (Nicaragua) and Morelia (Mexico). Based on habitat differences, and lack of presence along geographically intermediate localities, we agree with Werner et al. (1966) and treated records of *C. maculata* from Arizona (Enns, 1984) as the result of a possible man made introduction.

We had also the opportunity to study the 2 specimens upon which Dugès (1869, 1889) reported the presence of *C. maculata* in Colima (Mexico), and, in agreement with Champion (1892), we conclude that they actually belong to *C. auriculata*.

Mitochondrial differentiation. Uncorrected genetic divergence between the specimen assigned to *C. maculata* from Los Tuxtlas (Veracruz) and the one assigned to *C. auriculata* from Chamela (Jalisco) exceeds 14.5 %. This divergence is considerably higher than any intraspecific distance recorded for Meloidae, and is of the same magnitude than divergences found for the same COI fragment across genera from the tribe Mylabrini (15.0-

17.4%) (unpublished data based on 4 genera: *Actenodia*, *Croscherichia*, *Hycleus*, and *Mylabris*).

Adult activity and phenology. Data presented in labels of specimens of *C. maculata* from Venezuela show that adult specimens are active throughout the year. The maximum number of specimens captured per collecting event was normally one, but 2 specimens were collected in 12 occasions, and 3 in 3 occasions. Indications of capture methods report the use of mercury lamps and unspecified lights.

Fifty four specimens of *C. maculata* were collected in the nearby localities of El Limón and Maracay, in the state of Aragua, Venezuela, between 1952 and 1987 (with 1 additional record from 1996). The Museo de Zoología Agrícola is located in Maracay, where highly active entomologists have been collecting material along the period indicated. This large species is easily spotted and generally collected always when found, so it is probable that all specimens of *Cissites* found by MIZA researchers were kept in the collection. Counting all specimens captured along the period 1952-1987 in El Limón and Maracay, we obtained a collecting rate of 1.5 specimens of *C. maculata* per year. The maximum number of specimens captured per collecting event was 3 (1 occasion), and 2 (1 occasion also). These figures of per year collection rate and maximum number of specimens captured per event, are an additional indication of the rarity of the species even in highly favorable areas. The specimens collected in Maracay and El Limón were distributed along the year, with a maximum in September and a minimum in March, as follows: I (4 specimens), II (4), III (1), IV (2), V (4), VI (3), VII (2), VIII (4), IX (11), X (6), XI (10), XII (3).

The 15 specimens of *C. maculata* collected at Los Tuxtlas (Veracruz, Mexico) were found from January to July, with almost half of the records obtained in June (7 specimens). Adult specimens of *C. auriculata* are active along the Mexican territory during most of the year, though there are no records for March, October and December. Eleven records from Chamela (1976-1982) show activity as follows: II (2), IV (3), V (3), VII (3), but this pattern may reflect taxonomist's preferred collecting periods for other taxa.

Discussion

Morphological diagnostic features between *C. maculata* and *C. auriculata* are constant and expressed over large geographic areas, without any sign for the existence of intermediate morphs. Cytochrome oxidase sequence divergence between *C. maculata* and *C. auriculata* is deep, suggesting that the split amongst them was the result of an ancient cladogenetic event. Lack of intermediate

morphs and deep mitochondrial divergence indicate that *C. maculata* and *C. auriculata* have been separated as independent species for a long period of time. Current sympatry in Mexico could be a consequence of relatively recent colonization events, resulting from *C. maculata* dispersals into the range of *C. auriculata*, that occurred once the speciation process was concluded. Evidence of regional sympatry of *C. maculata* and *C. auriculata* in central Mexico, allows to reconsider all previous "questionable" reports of *C. maculata* in Central America and Mexico, while the study of large series of Venezuelan material, confirms Champion's (1892) opinion that *C. auriculata* has not colonized South America.

Acknowledgments

We appreciate all the help from the Museo del Instituto de Zoología Agrícola (MIZA) of the Universidad Central de Venezuela (Maracay), and from the Colección Nacional de Insectos of the Instituto de Biología (CNIN-IBUNAM) of the Universidad Nacional Autónoma de México, for allowing the study of material. We are particularly indebted to Vilma Savini (MIZA), Luis José Joly (MIZA), Ma. Cristina Mayorga (IBUNAM), and Santiago Zaragoza (IBUNAM). We thank Marco Bologna for allowing us to study his meloid collection at the University Roma Tre. We especially thank Valeria Salinas, Erik Luque, Oscar Pérez, and Nohemí Percino for field assistance looking for or finding *Cissites* samples, and Yolanda Jiménez for obtaining the mitochondrial sequences. MGP collaborative research with the Universidad Central de Venezuela was supported by a grant of the AEIC (Agencia Española de Cooperación Internacional). This work was funded by the project grant CGL2010-15786 (Ministerio de Ciencia e Innovación, Spain).

Literature cited

- Alcobendas, M., J. L. Ruiz, C. Settanni and M. García-París. 2008. The taxonomic status of *Euzonitis haroldi* (Heyden, 1870) (Coleoptera: Meloidae) inferred from morphological and molecular data. *Zootaxa* 1741:59-67.
- Betrem, J. B. 1932. Beiträge zur Kenntnis des Tribus der Horiini der Familie der Meloiden. I. Die Systematik der Horiini. *Treubia* 14:85-102.
- Bianchi, F. A. 1962. Notes on the biology of *Cissites auriculata* (Champion) (Coleoptera: Meloidae). *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society* 18:111-119.
- Blackwelder, R. E. 1945. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 3. United States National Museum Bulletin 185:343-550.
- Champion, G. C. 1892. Family Meloidae. *In* *Biologia Centrali-*

- Americana. Coleoptera Heteromera, F. E. Godman and O. Salvin (eds.). Vol. 4, pt. 2. London, p. 369-448.
- Dugès, E. 1869. Descripción de algunos meloideos indígenas. La Naturaleza 1:100-113.
- Dugès, E. 1889. Sinopsis de los meloideos de la República Mexicana. Anales del Museo Michoacano 2:49-113.
- Enns, W. R. 1958. Distribution records of two American species of *Cissites* (Coleoptera-Meloidae). The Coleopterists' Bulletin 12:61-64.
- García-París, M., D. Buckley and G. Parra-Olea. 2007. Catálogo taxonómico-geográfico de los coleópteros de la familia Meloidae de México. Graellsia 63:165-258.
- García-París, M., J. L. Ruiz, J. Vörös and G. Parra-Olea. 2009. Sinopsis de los Meloidae (Coleoptera) de Chiapas (México) y comentarios sobre el género *Denierota* Kaszab, 1959. Graellsia 65:47-58.
- Genaro, J. A. 1996. Resumen del conocimiento sobre los meloidos de Cuba (Insecta: Coleoptera). Caribbean Journal of Science 32:382-386.
- Latreille, P. A. 1804. Tableau méthodique des insectes. In Tableaux méthodiques d'Histoire naturelle, Nouveau dictionnaire d'Histoire naturelle. Déterville, Paris. p. 129-200.
- Leng, C. W. and A. J. Mutchler. 1914. A preliminary list of the Coleoptera of the West Indies as recorded to Jan. 1, 1914. Bulletin of the American Museum of Natural History 33:391-493.
- Lewis, E. 2004. A United States record for the genus *Cissites* Latreille (Coleoptera: Meloidae: Zonitini). The Coleopterists' Bulletin 58:635-636.
- Maes, J. M. 1989. Catálogo de los insectos controladores biológicos en Nicaragua. VII. Insectos depredadores del orden Coleoptera. Super Familia Meloidea. Revista Nicaragüense de Entomología 9:111-120.
- Maes, J. M. and J. P. Huether. 2007. Catálogo ilustrado de los Meloidae (Coleoptera) de Nicaragua y otras especies contenidas en el Museo Entomológico de León. Revista Nicaragüense de Entomología 67(Supl. 3):1-90.
- Perty, J. A. M. 1830. De insectorum in America meridionali habitantium vitae genere, moribus ac distributione geographica observationes nonnullae. In Delectus animalium articulorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII-MDCCCXX collegerunt J.B. de Spix et C.F.Ph. de Martius; digesit, descripsit, pingenda curavit Maximilianus Perty, jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Monachii. 224 p.
- Pic, M. 1929. De l'utilité des noms pour les variétés. Bulletin de la Société Entomologique de France 1929:80-82.
- Pinto, J. D. and M. A. Bologna. 1999. The New World genera of Meloidae (Coleoptera): a key and synopsis. Journal of Natural History 33:569-620.
- Selander, R. B. and J. K. Bouseman. 1960. Meloid beetles of the West Indies. Proceedings of the United States National Museum 111:197-226.
- Swederus, N. S. 1787. Et nytt genus, och femtio nya species af Insekter beskrifne. Svenska Vetenskaps Akademien Nya Handlingar 8:181-201.
- Werner, F. G., W. R. Enns and F. H. Parker. 1966. The Meloidae of Arizona. The University of Arizona Agricultural Experiment Station Technical Bulletin 175:1-96.

Appendix. Material examined.

- Cissites auriculata*: México:** Chiapas: Rizo de Oro: 10-IX-1994, 1 specimen (C. R. Beutelspacher leg.) [CNIN-IBUNAM]. Colima: Colima: 2 specimens (Colección E. Dugès, 807, D-785) [CNIN-IBUNAM]. Guerrero: Acahuizotla: 20-XI-1979, 1 specimen (A. Ibarra leg.) [CNIN-IBUNAM]; Acapulco: 20-I-1981, 1 specimen (J. Bueno leg.) [CNIN-IBUNAM]; Tecpan: 12-VIII-1981, 1 specimen [CNIN-IBUNAM]. Jalisco: Casimiro Castillo, 390 m: 17-VI-1994, 1 specimen (G. Nogueira leg.) [EBCH]; Chamela: 24-IV-1976, 3 specimens, nocturna (H. Brailovsky leg.); 2-V-1976, 1 specimen (C. R. Beutelspacher leg.); 9-VII-1981, 2 specimens (A. Pescador leg.); 15-II-1982, 2 specimens (S. Bullock leg.) (SB 890) [CNIN-IBUNAM]; 7-VI-1985, 1 specimen [EBCH]; Estación de Biología Chamela: 4-IX-1980, 1 specimen (A. Pescador leg.); 2-VIII-1985, 1 specimen (M.S.O. leg.); 14-XII-1985, 1 specimen, trampa de luz (R. A. Usela leg.) / *Cissites auriculata* (Champion), J. D. Pinto det. 1986; 14-XII-1985, 1 specimen, trampa de luz (R. A. Usela leg.); 30-VI-1986, 1 specimen (F. A. Noguera leg.) (N2Co); 23-VI-1988, 1 specimen, en luz (F. A. Noguera leg.) (N2Co); 24-IV-1989, 1 specimen (E. Ramírez leg.) [EBCH]; 6/8-VII-1980, 1 specimen (A. Pescador leg.); 25/29-V-1981, 1 specimen (A. Pescador leg.); 24/27-V-1982, 1 specimen (A. Pescador leg.) [CNIN-IBUNAM]; Río Cuitzmala: 10-IX-1991, 2 specimens (E. Ramírez leg.) [EBCH]; Río San Nicolás, Km. 84 Carretera Barra de Navidad - Puerto Vallarta: 14-IX-1980, 1 specimen (E. Ramírez leg.); 7-VI-1991, 1 specimen (E. Ramírez leg.) [EBCH]. Estado de México: Valle de Bravo: 20-XI-1981, 1 specimen (W. Sohn) [CNIN-IBUNAM]. Michoacán: Playa Azul: 13-VIII-1971, 1 specimen (L. Marsch leg.) (Col. J. Hendrichs S.) (Ex Col. J. Hendrichs) [CNIN-IBUNAM]. Morelos: 2.5 km N, 4 km O Huautla, Estación CEAMISH, 940 m, 18°27.671' N, 99°02.475' O: 12-VII-1996, 2 specimens, trampa de luz (F. A. Noguera et al. leg.) [EBCH]; Tepoz. [Tepoztlán]: 17-VII-1965, 1 specimen [CNIN-IBUNAM]; Tepoz. [Tepoztlán]: 22-VIII-1965, 1 specimen [CNIN-IBUNAM]. Nayarit: Unión ríos Santiago y Huaynamota, Las Adjuntas II: 27/28-XI-1991, 1 specimen (R. Barba; E. Barrera leg.) [CNIN-IBUNAM]. Oaxaca: Dominguito, 760 m, 17°38.907' N, 96°54.703' O: 21-IX-1998, 1 specimen (S. Zaragoza leg.) [CNIN-IBUNAM]; San Gabriel Mixtepec: 20-VI-1984, 1 specimen (H. Velasco leg.); 20-VI-1984, 1 specimen (M. García leg.) [CNIN-IBUNAM]. Puebla: Tehuacán: 11-IX-

- 1934, 1 specimen (R. M. del Campo leg.) [CNIN-IBUNAM]. Querétaro: 4.5 km carretera La Lagunita - Tilaco, 21°12.75' N, 99°14.18' O: 27-II-1998, 1 specimen (E. Barrera; G. Ortega leg.) [CNIN-IBUNAM]. Quintana Roo: Km 146 Chetumal - Puerto Juárez: 17-III-1982, 1 specimen (M. García leg.); 17-III-1982, 1 specimen (A. Ibarra leg.) [CNIN-IBUNAM]. San Luis Potosí: Ciudad Valles: 8-IV-1978, 1 specimen (S. G. Figueroa leg.) [CNIN-IBUNAM]; Ciudad Valles: Micos: 8-IV-1978, 1 specimen (J. Figueroa leg.) [CNIN-IBUNAM]; Tamazunchale: El Sol: 5-V-1950, 1 specimen (L. Vázquez leg.) [CNIN-IBUNAM]. Tamaulipas: Cañón del Novillo, cerca de Ciudad Victoria: 3-VIII-1988, 1 specimen (A. Contreras leg.) [CNIN-IBUNAM]; Villa Aldama: 8-VI-1979, 1 specimen (R. Valencia leg.) [CNIN-IBUNAM]. Veracruz: Plan del Río: 2 specimens (L. Ancona) (*Horia auriculata* Champ. L. Ancona) [CNIN-IBUNAM]; Tierra Blanca: II-1948, 1 specimen (J. Hernández Corzo leg.) (prep. J.H.C.) [CNIN-IBUNAM]; Veracruz: 2 specimens (Ant. Col. Mus. de Hist. Nat.) (807) [CNIN-IBUNAM].
- Cissites maculata*: Colombia:** Caquetá: Paujil, 1300 m: 1-II-1979, 1 specimen (O. Rojas leg.) [MIZA]; Vegas del Caquetá: 7-I-1982, 2 specimens (Zona nº 4) (O. Rojas leg.) [MIZA]. Huila: Gigante (estribaciones cordillera): 1 specimen (Zona nº 2) (O. Rojas leg.) [MIZA]; Gigante: XII-1979, 1 specimen (O. Rojas leg.); 4-VIII-1981, 1 specimen (O. Rojas leg.) [MIZA]. Valle del Cauca: Cali, 1 000 m: 1 specimen (L. Denhez leg.) [MIZA]; Valle, cerca Club Campestre, carretera a Buitrera: 3-V-1975, 1 specimen (J. E. Lattke leg.) [MIZA].
- Ecuador:** Napo: Tona, 518 m: 22-IV-1993, 1 specimen (L. and T. Rachelli leg.) [MAB]. Guyane Française: PK 43 PL Route de Kow: 1-IX-1997, 1 specimen (Audureau leg.) [MAB].
- México:** Puebla: Villa Juárez [Jicotepec de Juárez]: Mi Ranchito: 29-V-1954, 1 specimen [CNIN-IBUNAM]. Veracruz: Estación de Biología Los Tuxtlas: 22-VI-1968, 1 specimen; 15-III-1969, 1 specimen; 12-I-1975, 1 specimen (col. noct.); 14/16-II-1975, 2 specimens (*Horia maculata*, female); 7/8-V-1975, 1 specimen (*Horia maculata*); 7/8-VI-1975, 2 specimens (col. noct.); 13-VI-1989, 1 specimen (J. L. Colin; H. Rojas leg.); 28-VI-1989, 2 specimens (M. A. Pérez leg.); 30-VI-1989, 1 specimen (M. A. Pérez leg.); 1/2-VII-1989, 1 specimen (M. A. Pérez leg.) [CNIN-IBUNAM].
- Peru:** Huánuco: Tingo María, La Divisoria, 2 300 m: V-1981, 3 specimens (M. Gadou leg.) [MIZA].
- Dominican Republic:** S. G. Boyá: San Cristóbal R. D.: 14-I-1985, 1 specimen (Matilde leg.) (MNHN) [MAB].
- Trinidad and Tobago:** Nariva: 14-IV-1964, 2 specimens, branchi nesti (T59) (T58) / *Cissites maculata* Swederus; M. A. Bologna det. [MAB].
- Venezuela:** Aragua: Choroní: 30-XI-1975, 2 specimens (Mattei leg.); 11-VII-1977, 1 specimen (Mattei leg.) [MIZA]; El Castaño, cerca de Maracay: 4-II-1968, 1 specimen (J. A. González leg.) [MIZA]; El Guacatal, Nac. Río Limón: 17-VII-1966, 1 specimen (F. Yoris leg.) [MIZA]; El Limón, 450 m: 16-XII-1952, 1 specimen (R. Requena leg.); 9-IX-1955, 1 specimen (F. Kern leg.); 18-VIII-1956, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 4-IX-1956, 1 specimen (N. Gélvez leg.); 6-XI-1956, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 8-XI-1956, 1 specimen (N. Gélvez leg.); 7-V-1959, 1 specimen (F. Fernández leg.); 25-V-1959, 1 specimen (F. Fernández leg.); 1-IX-1959, 1 specimen (F. Fernández leg.); 21-IX-1959, 1 specimen (F. Fernández leg.); 26-IX-1959, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 20-II-1961, 1 specimen (P. Guagliumi leg.); 6-IV-1961, 1 specimen (M. Gélvez leg.); 12-IV-1961, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 6-XI-1961, 1 specimen (F. Fernández leg.) (*Cissites maculata* Swed., Z. Kaszab det., 1961); 6-XI-1961, 2 specimens (F. Fernández leg.); 14-XI-1961, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 25-XI-1961, 1 specimen (D. de Zerpa leg.); 3-XII-1961, 1 specimen (F. Fernández leg.); 15-I-1962, 1 specimen (P. J. Salinas leg.); 1-IX-1963, 1 specimen (M. Gélvez leg.); 20-V-1965, 1 specimen (Stejskal leg.); 27-I-1966, 1 specimen (F. Fernández, E. Osuna leg.); 19-X-1966, 1 specimen, en la luz (J. B. García leg.); 27-X-1967, 1 specimen (A. Ramírez leg.); 20-IX-1973, 1 specimen (J. B. Terán leg.); 19-IX-1975, 1 specimen (B. Mazzani leg.); 26-VI-1976, 1 specimen, luz de mercurio (F. Fernández leg.); 19-X-1976, 1 specimen (F. Fernández leg.); 2-VI-1977, 1 specimen (B. Bechyne leg.); 7-VIII-1977, 1 specimen (B. Bechyne leg.); 11-X-1977, 1 specimen (F. Fernández leg.); 26-XI-1978, 1 specimen (E. Bermudes leg.); 24-I-1979, 1 specimen (O. Camarán leg.); 28-II-1979, 1 specimen (F. Fernández leg.); 28-V-1981, 1 specimen (B. Bechyne leg.); 13-VI-1981, 1 specimen (B. Bechyne leg.); 27-IX-1981, 2 specimens (B. Bechyne leg.); 12-VII-1987, 1 specimen (Instituto de Zoología Agrícola) (L. Valladares leg.); 3-XI-1996, 1 specimen (L. Valladares leg.) [MIZA]; El Limón, 550 m: 3-II-1969, 1 specimen (J. and B. Bechyne leg.) [MIZA]; El Limón: 1-III-1995, 1 specimen (O. Villarreal M. leg.) [MIZA]; La Isleta, Choroní: 200 m: 26/30-XI-1973, 2 specimens (J. Salcedo, A. Fernández leg.) [MIZA]; Maracay, 450 m: 10-I-1950, 1 specimen (P. Guagliumi leg.); 18-X-1952, 1 specimen (P. Guagliumi leg.); 23-XII-1953, 1 specimen (F. Kern leg.); 6-II-1954, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 10-X-1958, 1 specimen (F. Fernández leg.); 4-XI-1959, 1 specimen (J. A. González leg.); 6-VIII-1967, 1 specimen (A. Lagarde leg.); 27-VIII-1968, 1 specimen (O. Zerpa leg.); 4-IX-1973, 1 specimen (N. Rivas leg.); 17-VII-1978, 1 specimen (F. Quiñones leg.); 3-IX-1981, 1 specimen (E. Yanes leg.); 3-II-1987, 1 specimen (C. Moreno leg.) [MIZA]; Maracay: 27-XII-1950, 1 specimen (F. Fernández leg.) [MIZA]; Maracay: Palmarito, El Castaño, ± 800 m: 1-II-1992, 1 specimen (L. D. Otero leg.) [MIZA]; Pozo Diablo, cerca de Maracay, 500 m: 9-IX-1958, 2 specimens (C. J. Rosales leg.); 10-II-1964, 1 specimen (A. Fernández, A. Pérez leg.) [MIZA]; Rancho Grande, 1 100 m: 10-X-1966, 1 specimen (M. Gélvez, J. Salcedo leg.) [MIZA]; Represa Camatagua, Hacienda Suata: 7-VII-1983, 1 specimen (A. Chacón, F. Zambrano leg.) [MIZA]; Santa Barbara, valle del Río Choroní, 500 m: 26/29-VII-1973, 1 specimen (J. Salcedo, J. Clavijo leg.) [MIZA]; Tiara, 1 000 m: 7-VIII-1964, 2 specimens (C. J. Rosales, F. Fernández leg.) [MIZA]; Tocorón: 29-I-1972, 1 specimen (F. Zambrano leg.) [MIZA]; Turmero, Guayabita: 27-VII-1979, 1 specimen (G. Pérez leg.) [MIZA]. Barinas: Barinitas: 7-VIII-1966, 1

specimen (A. D'Ascoli leg.) [MIZA]. Bolívar: El Pao: 25-II-1986, 1 specimen (M. Gadou leg.) [MIZA]; El Playón, Río Caura, 100m: 8-10-IX-1980, 1 specimen (E. Osuna, J. Clavijo leg.) [MIZA]; Kanarakuni, 450m: 3-II-1967, 1 specimen (F. Fernández, A. D'Ascoli leg.); 4-II-1967, 1 specimen (F. Fernández, A. D'Ascoli leg.); 6-II-1967, 1 specimen (F. Fernández, A. D'Ascoli leg.) [MIZA]; Km 88 El Dorado-Santa Elena, 160 m: 27-IX-1967, 1 specimen (C. J. Rosales, M. Gélbez, L. Rodríguez leg.) [MIZA]; La Urbina, Río Orinoco, 60 m: 4-VI-1997, 1 specimen (E. Osuna, A. Chacón, F. Rojas leg.) [MIZA]; Río Paragua, al E de Río Chirguao, 425 m: 3/7-VIII-1983, 1 specimen (Expedición del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, U.C.V leg.) [MIZA]; Santa Elena: 14-VIII-1979, 1 specimen (J. E. Lattke leg.) [MIZA]; Campamento Minero Payapal, Río Yuruán, El Dorado, 190 m: 23/30-V-1987, 2 specimens (Expedición del Instituto de Zoología Agrícola leg.) [MIZA]. Carabobo: Río Borburata, 250 m: 18/23-I-1972, 2 specimens (F. Fernández, A. D'Ascoli leg.) [MIZA]; Tacarigua, 430 m: 23-VI-1966, 1 specimen, trampa de luz [MIZA]; Valencia: 12-XII-1964, 1 specimen (R. E. López leg.) [MIZA]; San Esteban: 29-VIII-1959, 1 specimen (E. García leg.) [MIZA]. Delta Amacuro: Caño Guayo, 0-100 m: 8-I-1961, 1 specimen (R. Lichy, A. Pérez leg.) [MIZA]; Tucupita, 0-100 m: 28-III-1965, 1 specimen (A. Gadou, M. Lourse leg.) [MIZA]. Distrito Federal: Caracas: 10-IX-1949, 1 specimen (F. Fernández leg.) [MIZA]; Cumbre de Boquerón, frente a Bajo Seco, 1 600 m: 20/30-VI-1970, 1 specimen (C. J. Rosales leg.); 21-IV-1973, 1 specimen (C. J. Rosales leg.) [MIZA]; El Valle: 14-II-1941, 1 specimen (C. H. Ballou leg.); El Valle: 20-V-1944, 1 specimen (S. Ballou, C. H. Ballou leg.) (Div. Entomología MAC, Venezuela) [MIZA]; Taguao, La Salina, 50 m: 4-IX-1982, 2 specimens (S. Segnini leg.) [MIZA]. Falcón: Coro: 6-VIII-1984, 1 specimen (J. M. Ayala leg.) [MIZA]; Finca Tillerías, Sanare: 25/28-X-1978, 1 specimen (Expedición del Instituto de Zoología Agrícola, Facultad de Agronomía, U.C.V leg.) [MIZA]; Las Dos Bocas, 200 a 550 m: 7-VI-1969, 1 specimen (R. Casares, J. B. Terán, M. Gélbez leg.) [MIZA]; Sanare: Finca Tillerías, 100 m: 27/ 30-X-1978, 2 specimens (J. Clavijo, A. Chacón leg.) [MIZA]. Guárico: San Juan de los Morros: 19-XI-1993, 1 specimen (J. L. Peña leg.) [MIZA]. Lara: El Cují: 30-VI-1967, 1 specimen (J. Salcedo, R. Poole leg.) [MIZA]; Parapara: 22/24-XI-1979, 1 specimen (E. Osuna, F. Cerdá, D. Grance leg.) [MIZA]. Miranda: Estación Experimental Río Negro, cerca de Capaya, 100 m: 10/12-X-1977, 1 specimen (C. Andara, J. Clavijo leg.) [MIZA]; Parque Nacional Guatopo, 24 km al Norte de Altagracia de Orituco, 640 m: 5/9-V-1975, 1 specimen (J. Salcedo, R. E. Dietz leg.) [MIZA]; Presa El Guapo, 100 m: 10-V-1975, 1 specimen (J. Salcedo, R. E. Dietz leg.) [MIZA]. Monagas: Paso Nuevo, carretera Temblador-Barrancas: 29-IV-1974, 1 specimen (V. Vargas leg.) [MIZA]. Portuguesa: Hacienda El Pilar, San Nicolás, 180 m: 2/5-XII-91, 1 specimen (Expedición

MIZA-UCV leg.) [MIZA]; San Nicolás, 180 m: 1 specimen, trampa de luz. [MIZA]. Sucre: Cariaco: 28-6-1961, 1 specimen (Bordón leg.) (10 26) [MIZA]. T. F. Amazonas: Departamento Río Negro: San Carlos de Río Negro, 1°55' N, 67°1' O, 65 m: 21/23-XI-84, 2 specimens (E. Osuna, A. Chacón leg.) [MIZA]; El Valle: 20-V-1944, 1 specimen (S. Ballou leg.) (Div. Entomología M. A. C. Venezuela) (B. N. H.) [MIZA]; Ocamo, 2°47' N, 65°18' O, 100 m: 23-I-1992, 1 specimen (Exp. Terramar; J. Clavijo, A. Chacón leg.) [MIZA]; Parque Nacional Duida-Marahuaca, Culebra, 3°33' N, 65°55' O, 250 m: 26-III-1983, 1 specimen (Exp. Marawaca Fund. Terramar leg.) [MIZA]; Puerto Ayacucho: 15-VIII-1975, 2 specimens (Z. Hernández leg.) [MIZA]; San Carlos de Río Negro, 125 m: 19/31-VIII-1976, 2 specimens (J. Salcedo, A. Fernández leg.) [MIZA]; San Carlos de Río Negro: 7/13-XI-1982, 2 specimens (A. Chacón, G. Yépez leg.) [MIZA]; San Juan de Manapiare 20-X-1974, 1 specimen (J. Sykora leg.) [MIZA]; San Pedro: 10-VIII-1982, 1 specimen (C.E.U.M., Facultad de Agronomía, U.C.V., Maracay) [MIZA]; San Simón del Cocuy: 13/25-III-1974, 1 specimen (J. Sycora leg.) [MIZA]; Santa Bárbara: 13-VIII-1982, 3 specimens (C.E.U.M., Facultad de Agronomía, U. C.V., Maracay) [MIZA]; Santa Lucía: 15/21-XI-1982, 2 specimens (A. Chacón, G. Yépez leg.) [MIZA]; talud Cerro Aracamuni, 1°29' N, 65°38' O, 600 m: 18-24-X-1987, 1 specimen [MIZA]; Yavita, 2°55' N, 67°25' O, 130 m: 22-IX-1976, 1 specimen (Mattei leg.) [MIZA]. Táchira: Capacho: 3-I-1982, 1 specimen; 23-I-1982, 1 specimen (Blanca leg.); 5-VI-1982, 1 specimen, noche (Betty leg.) [MIZA]; Chorro del Indio: 22-IV-1981, 1 specimen [MIZA]; Cordero: 3-III-1982, 1 specimen, camino día (J. Sánchez leg.) [MIZA]; La Esmeralda, cerca de Colón, La Fría, 750 m: 17/22-VI-1998, 1 specimen (J. DeMarmels, A. Chacón leg.) [MIZA]; La Grita: 20-X-1981, 1 specimen (Gerión leg.) [MIZA]; La Morita, 300 m: 13/17-V-1973, 3 specimens (J. Salcedo, A. Fernández leg.) [MIZA]; Navay: 12-IV-1972, 1 specimen (A. D'Ascoli, A. Montagne, J. Salcedo leg.) [MIZA]; Poblado Márquez, Café Rodeo: 17-11-1981, 1 specimen [MIZA]; Pregonero: 20-IX-1966, 1 specimen (C. J. Rosales, J. Salcedo leg.) [MIZA]; Río Frío, 600 m: 2/10-IX-1981, 1 specimen (F. Fernández, J. Clavijo, A. Chacón leg.) [MIZA]; Rubio: 3-II-1982, 1 specimen (Blanca leg.); 13-V-1982, 1 specimen, techo mañana; 2-VIII-1982, 1 specimen (Blanca leg.) [MIZA]; San Cristóbal: 18-I-1981, 1 specimen [MIZA]. Trujillo: Valera: 4-IX-1950, 1 specimen (N. Angeles leg.) [MIZA]. Yaracuy: La Hoya, 100 m: 28/30-VI-1973, 1 specimen, en la luz (F. Fernández, J. Salcedo, J. Clavijo leg.); 28/30-IX-1973, 2 specimens (J. Salcedo leg.) [MIZA]; Mina de Aroa: 6-VI-1970, 1 specimen (J. Salcedo, C. Padrón leg.) [MIZA]; Yaritagua: 9-XI-1959, 1 specimen (R. Torres leg.) [MIZA]. Zulia: Kasmera, Perijá: 12-IV-1963, 1 specimen (P. J. Salinas; M. Gélbez leg.) [MIZA]; Misión El Rosario, 50 m: 12/13-I-1977, 1 specimen (L. J. Joly, J. Salcedo, J. Clavijo leg.) [MIZA].



Diagnosis prospectiva sobre la diversidad de diatomeas epilíticas en la laguna Bacalar, Quintana Roo, México

A prospective diagnosis of epilithic diatom diversity in Bacalar Lagoon, Quintana Roo, Mexico

David A. Siqueiros-Beltrones¹✉, Uri Argumedo-Hernández² y Oscar U. Hernández-Almeida³

¹Departamento Plancton y Ecología Marina, CICIMAR-Instituto Politécnico Nacional. Av. Instituto Politécnico Nacional s/n Col. Playa Palo de Santa Rita, 23096 La Paz, Baja California Sur, México.

²Departamento Economía, Universidad Autónoma de Baja California Sur. Km 5.5. Carretera al Sur, 23081 La Paz, Baja California Sur, México.

³Laboratorio de Producción Primaria, CINVESTAV- Instituto Politécnico Nacional, Unidad Mérida. Carretera Antigua a Progreso, Km 6. 97310 Mérida, Yucatán, México.

✉ dsiquei@ipn.mx

Resumen. Recientemente, la laguna Bacalar, Quintana Roo ha sido objeto de creciente interés por su elevado potencial ecoturístico y científico, debido a la presencia de microbialitos (trombolitos y estromatolitos). Sin embargo, las actividades turísticas y agrícolas circundantes representan potenciales riesgos de contaminación que ameritan atención. El monitoreo ecológico oportuno representa una alternativa para el adecuado manejo de estos ecosistemas. Una base florística confiable de diatomeas ofrece un punto de referencia efectivo para la detección de contingencias ambientales. Con base en esta premisa se emprendió este estudio exploratorio de las asociaciones de diatomeas bentónicas que habitan sobre los microbialitos. Se identificaron 68 taxa de diatomeas epilíticas y se proporciona una referencia florística e iconográfica de la mayoría de éstas. Once taxa son los primeros registros para aguas continentales de México. La riqueza de especies observada sugiere una alta diversidad. No obstante, la frecuencia y abundancia de taxa de diatomeas de amplia distribución, como *Denticula elegans*, *D. kuetzingii* y *Nitzschia amphibia* quizá dificultó apreciar dicha diversidad. Las diatomeas registradas en nuestro estudio representaron solamente parte de un sustrato microbialítico no vivo, es necesario ampliar la labor de inventario haciendo muestreos en otros sustratos, incluyendo los tapetes de cianobacterias relacionados con los microbialitos.

Palabras clave: aguas continentales, contaminación, diatomeas bentónicas, florística, microbialitos.

Abstract. Recently Bacalar lagoon, Quintana Roo has received much attention because of its high eco-touristic and scientific potential due to the presence of microbialites (thrombolites and stromatolites). Nonetheless, the surrounding tourist and agricultural activities represent potential pollution risks that deserve our concern. Opportune ecological monitoring represents an alternative for the adequate managing of these ecosystems. A reliable floristic basis of diatoms renders an effective reference for the detection of environmental contingencies. Thus an exploratory study of benthic diatom associations that live on the microbialites was undertaken. Sixty eight diatom taxa were identified and floristic and iconographic references for most of these are provided. Eleven taxa are recorded for the first time in Mexican fresh-water bodies. The observed species richness suggests a high diversity. However, the frequency and abundance of widely distributed diatom taxa such as *Denticula elegans*, *D. kuetzingii* and *Nitzschia amphibia* could have hindered the appreciation of said diversity. The diatoms here recorded represent solely a non-living microbialithic substrate. It is thus necessary to widen the inventory to include taxa living in other substrata and in the cyanobacterial mats related to the microbialites.

Key words: freshwater, pollution, benthic diatoms, floristics, microbialites.

Introducción

Cualquier programa de conservación puede fundamentarse mejor en el conocimiento de la

biodiversidad. Las diatomeas son uno de los grupos de organismos más diversos, tanto en ambientes marinos como dulceacuícolas, y han sido utilizados efectivamente para evaluar la calidad de aguas continentales (Wojtal y Sobczyk, 2012). Una referencia florística confiable de diatomeas permite hacer diagnósticos fundamentados

Recibido: 13 octubre 2012; aceptado: 20 febrero 2013

sobre el estado ecológico de las aguas continentales, así como establecer programas de monitoreo. No obstante, el interés por conocer y utilizar la flora de diatomeas para monitoreo de ríos, lagos (naturales y artificiales) y arroyos en países desarrollados, precede significativamente los esfuerzos hechos en México. Así, para muchos de los estados no se tiene todavía información relativa a su fitoflora dulceacuícola (Novelo y Tavera, 2011). Aunque desde hace varias décadas existe un creciente interés por desarrollar una base florística comprensiva de diatomeas que muestre la diversidad de diatomeas en México, y sirva como referencia para evaluar la calidad del agua (Siqueiros-Beltrones, 2002). A la fecha se han generado inventarios florísticos (Ortega, 1984; Cantoral-Uriza et al., 1997; Ibarra-Vázquez y Novelo, 1997; Ramírez-Vázquez et al., 2005), estudios que definen grupos ecológicos de diatomeas (Cantoral-Uriza et al., 1999; Bojorge-García y Cantoral-Uriza, 2007), investigaciones florísticas formales con connotación biogeográfica (Oliva-Martínez et al., 2005; Novelo et al., 2007) y comparaciones de la estructura de diatomeas bentónicas de acuerdo con sus hábitos y las condiciones ambientales (Ibarra et al., 2009). Asimismo, otros sistemas dulceacuícolas otrora soslayados se han incorporado en las investigaciones con miras hacia su conservación, como los oasis de Baja California Sur, partiendo de inventarios preliminares (Siqueiros-Beltrones, 2002) y escalando los estudios mediante la definición de grupos ecológicos de diatomeas que han permitido derivar un diagnóstico ambiental de éstos sobre la base de más de 240 especies registradas (Siqueiros-Beltrones, 2002; López-Fuerte, 2010).

Para seguir sumando al conocimiento de la diversidad de diatomeas, hemos dirigido nuestro enfoque hacia la laguna Bacalar, Quintana Roo. Recientemente, ésta ha sido objeto de creciente interés científico y socioeconómico. Se trata de un extenso cuerpo de agua dulce, pero con elevadas concentraciones de carbonatos (Gischler et al., 2008). Se extiende 40 km en paralelo a la costa del estado; cuenta con varios cenotes, típicos de la península de Yucatán, lo que refleja la naturaleza cárstica de la región (Pérez-Ceballos, 2011). Un gran atractivo de la laguna Bacalar es la presencia de conspicuos microbialitos (Fig. 1); cerca de 10 km de estructuras arrecifales que incluyen estromatolitos y oncolitos, pero principalmente trombolitos. Los primeros han sido objeto de estudios científicos, tanto sedimentológicos como hidrológicos. De éstos se describen los productores primarios más evidentes, como cianobacterias formadoras de tapetes; además de diatomeas bentónicas que sustentan abundantes poblaciones de gasterópodos (Gischler et al., 2008; 2011); las diatomeas han sido reconocidas como participantes activas en la formación de microbialitos (Winsborough



Figura 1. Estromatolito en el balneario Cocalitos, Bacalar, Quintana Roo.

y Golubic, 1987), pero en esta laguna se desconoce la diatomoflora.

En general, los estudios formales sobre diatomeas bentónicas en ambientes cársticos en el Caribe y América Central son escasos (Novelo et al., 2007; Ibarra et al., 2009; La Hée, 2010), mientras que los registros de diatomeas bentónicas de los estudios con microbialitos en la laguna Bacalar han sido incidentales y carecen de enfoque taxonómico o siquiera florístico. De ahí que, durante enero de 2012, se hizo un muestreo con el objetivo de llevar a cabo el primer estudio florístico de diatomeas bentónicas que habitan las formaciones microbialíticas (trombolitos y estromatolitos) que caracterizan la laguna de Bacalar.

Materiales y métodos

Se recolectaron 6 fragmentos de microbialitos de aproximadamente 500 g cada uno, desprendidos por la erosión: 3 en el balneario Cocalitos y 3 en el sitio Casita Carolina (Fig. 2) y se guardaron en fresco. En el laboratorio, los fragmentos se cepillaron aproximadamente 40 cm² por sitio con un cepillo de dientes de cerdas medianas y se lavaron con agua embotellada. La suspensión resultante se sometió a tratamiento mediante oxidación con ácido nítrico y alcohol comercial (Siqueiros-Beltrones, 2002). Posteriormente, las muestras se lavaron con agua purificada comercial hasta un pH > 6. Una parte de las muestras se utilizó para hacer montajes permanentes con Pleurax (IR= 1.7). Las laminillas se observaron bajo un microscopio compuesto con contraste de fases a 1000x. Para coadyuvar en la identificación y permitir la comparación florística, se tomaron microfotografías de los taxa mediante un ocular fotográfico digital CMOS Konus.

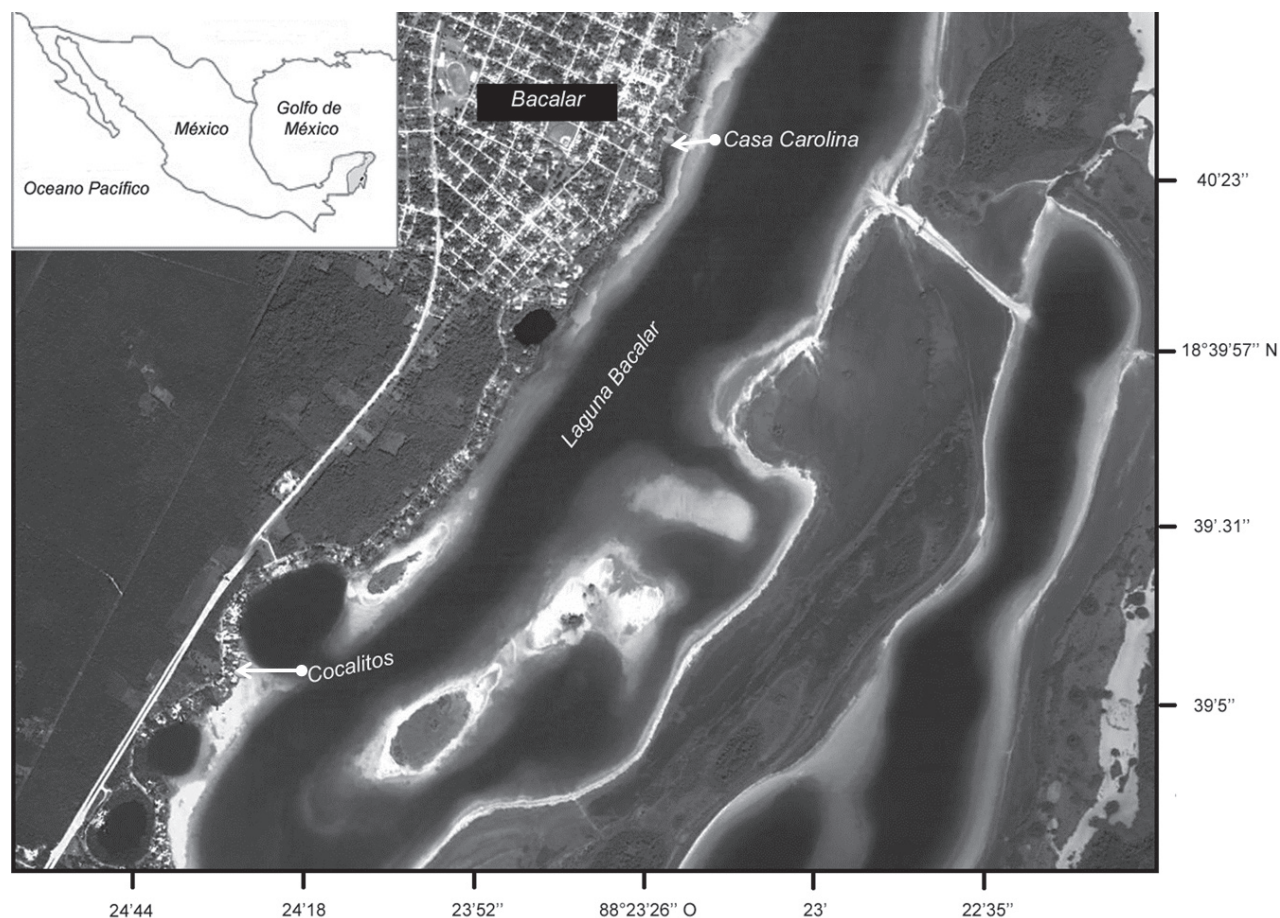


Figura 2. Laguna Bacalar y sitios de muestreo: Casa Carolina y balneario Cocalitos, ubicados en la carretera costera.

La otra parte de la muestra se preparó para microscopía electrónica de barrido (MEB); a la muestra limpia y lavada se le cambió el agua por alcohol etílico al 99% y sobre un pedestal de aluminio, previamente recubierto con cinta de cobre, se adicionó una gota del concentrado de la muestra, la cual se dejó secar por 2 horas. Posteriormente, la muestra fue recubierta con una mezcla metálica de oro-paladio en una evaporadora de alto vacío Polaron SC7640. Las observaciones se hicieron en un microscopio electrónico de emisión de campo Jeol JSM-7600F, que se operó a 2 kv con inclinación de 0-45° y en modo haz suave para obtener una mejor resolución.

La identificación de las diatomeas se hizo con base en los trabajos de Schmidt et al. (1874-1959), Hustedt (1930, 1959, 1961-1966), Krammer y Lange-Bertalot (1986), Navarro y Torres (1987), Krammer y Lange-Bertalot (1988, 1991), Metzeltin y Witkowski (1996), Metzeltin y Lange-Bertalot (1998), Rumrich et al. (2000), Siqueiros-Beltrones (2002), Metzeltin y García-Rodríguez (2003), Novelo et al. (2007), La Hée (2010) y López-Fuerte (2010).

Se hizo un conteo ($N=400$) de especies en las muestras para determinar la abundancia del taxón dominante y otro ($N=200$) para obtener una aproximación preliminar de la diferencia en estructura de las asociaciones de diatomeas epilíticas entre los sitios.

Resultados

Se identificaron 68 especies de diatomeas epilíticas (Cuadro 1). Se presentan imágenes para 57 de los taxa bajo microscopía óptica y de 19 con MEB (Figs. 3-109), de acuerdo con la manera aproximada en que se observaron agrupadas en las preparaciones. Nueve taxa se identificaron sólo a género y once taxa son primeros registros para aguas continentales de México, incluyendo la especie marina *Amphora sulcata* (Cuadro 1, Fig. 49).

Denticula elegans (Figs. 71-73, 79-83) representó entre el 47 y 79% de las diatomeas contabilizadas ($N=400$) en 4 submuestras ($N=100$). *Denticula kuetzingii* (Fig. 74) y *N. amphibia* (Figs. 67-70, 78, 105) fueron

Cuadro 1. Diatomeas identificadas en fragmentos de microbialitos de la laguna Bacalar, Quintana Roo, México. Primeros registros para aguas continentales de México (*)

<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	<i>Gomphonema vibrioides</i> E. Reichardt et Lange-Bertalot
<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki (v. Novelo et al., 2007)	* <i>Hantzschia virgata</i> (Roper) Grunow
<i>Amphora copulata</i> (Kützing) Schoeman et Archibald	<i>Martyana martyi</i> (Héribaud) Round
* <i>Amphora sulcata</i> Gregory	* <i>Mastogloia</i> cf. <i>patens</i> Frenguelli
<i>Brachysira neoexilis</i> Lange-Bertalot	<i>Mastogloia elliptica</i> (C. Agardh) Grunow
<i>Brachysira microcephala</i> Grunow	<i>Mastogloia dansei</i> (Thwaites) Thwaites ex Smith
* <i>Brachysira procera</i> Lange-Bertalot et Moser	<i>Mastogloia lacustris</i> (Grunow) Grunow in van Heurck
* <i>Caloneisilicula</i> var. <i>peisonis</i> Hustedt	<i>Mastogloia smithi</i> Thwaites
<i>Caloneis</i> sp. 1	<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot
<i>Caloneis</i> sp. 2	<i>Navicula digitoradiata</i> (Gregory) Ralfs
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenberg) Cleve (v. Novelo et al., 2007)	* <i>Navicula limata</i> Hustedt
<i>Cyclotella striata</i> (Kützing) Grunow	<i>Navicula podzorskii</i> Lange-Bertalot
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	<i>Navicula radiosa</i> Kützing
* <i>Cyclotella</i> cf. <i>operculata</i> (Agardh) Kützing	* <i>Navicula</i> cf. <i>santae-crucis</i> Østrup
<i>Delicata delicatula</i> (Kützing) Krammer	<i>Neidium affine</i> (Ehrenberg) Pfitzer
<i>Denticula elegans</i> Kützing	<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow
<i>Denticula kuetzingii</i> Grunow	<i>Nitzschia lacunarum</i> Hustedt
<i>Diploneis oblongella</i> (Nägeli) Cleve-Euler	<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W. Smith
<i>Diploneis elliptica</i> (Kützing) Cleve	* <i>Nitzschia serpentiraphe</i> Lange-Bertalot
<i>Diploneis subovalis</i> Cleve	<i>Nitzschia</i> sp. 1
<i>Diploneis</i> sp. 1	<i>Nitzschia</i> sp. 2
<i>Diploneis</i> sp. 2	<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve
<i>Diploneis</i> sp. 3	<i>Pinnularia neomajor</i> Krammer
<i>Encyonema densistriata</i> Novelo, Tavera et Ibarra	* <i>Pinnularia</i> cf. <i>nitzschii</i> U. Rumrich, Metzeltin et Lange-Bertalot
<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) Krammer	<i>Pinnularia subgibba</i> var. <i>capitata</i> Metzeltin et Lange-Bertalot
<i>Encyonema neogracile</i> Krammer	<i>Pinnularia</i> sp. 1
<i>Encyonopsis microcephala</i> (Grunow) Krammer	<i>Pinnularia</i> sp. 2
<i>Eolimna minima</i> (Grunow) Lange-Bertalot	<i>Psammothidium chlidanos</i> (Hihn et Hellermann) Lange-Bertalot
* <i>Eunotia biseriata</i> Hustedt	<i>Sellaphora pupula</i> (Kützing) Mereschowsky
<i>Eunotia incisa</i> Gregory	<i>Sellaphora</i> sp. 1
<i>Eunotia formica</i> Ehrenberg	<i>Sellaphora</i> sp. 2
<i>Fragilaria famelica</i> (Kützing) Lange-Bertalot	<i>Sellaphora stroemii</i> (Hustedt) D.G. Mann
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	<i>Stephanodiscus medius</i> Håkanson
<i>Gomphonema subclavatum</i> var. <i>mexicanum</i> (Grunow) Patrick	<i>Ulnaria delicatissima</i> var. <i>angustissima</i> (Grunow) Aboal et P.C. Silva

frecuentes. El conteo comparativo preliminar (N= 200) sugiere diferencias en la composición y estructura de las asociaciones de diatomeas, *i.e.* diversidad (Cuadro 2). Esto se atribuye principalmente a un mayor número de especies (S) en Cocalitos que compensa la dominancia de *D. elegans*, la presencia diferencial de taxa como *Brachysira neoexilis* (Figs. 55, 91) y *Cyclotella* cf. *operculata* (Fig. 24) y 12 taxa no compartidos entre los sitios.

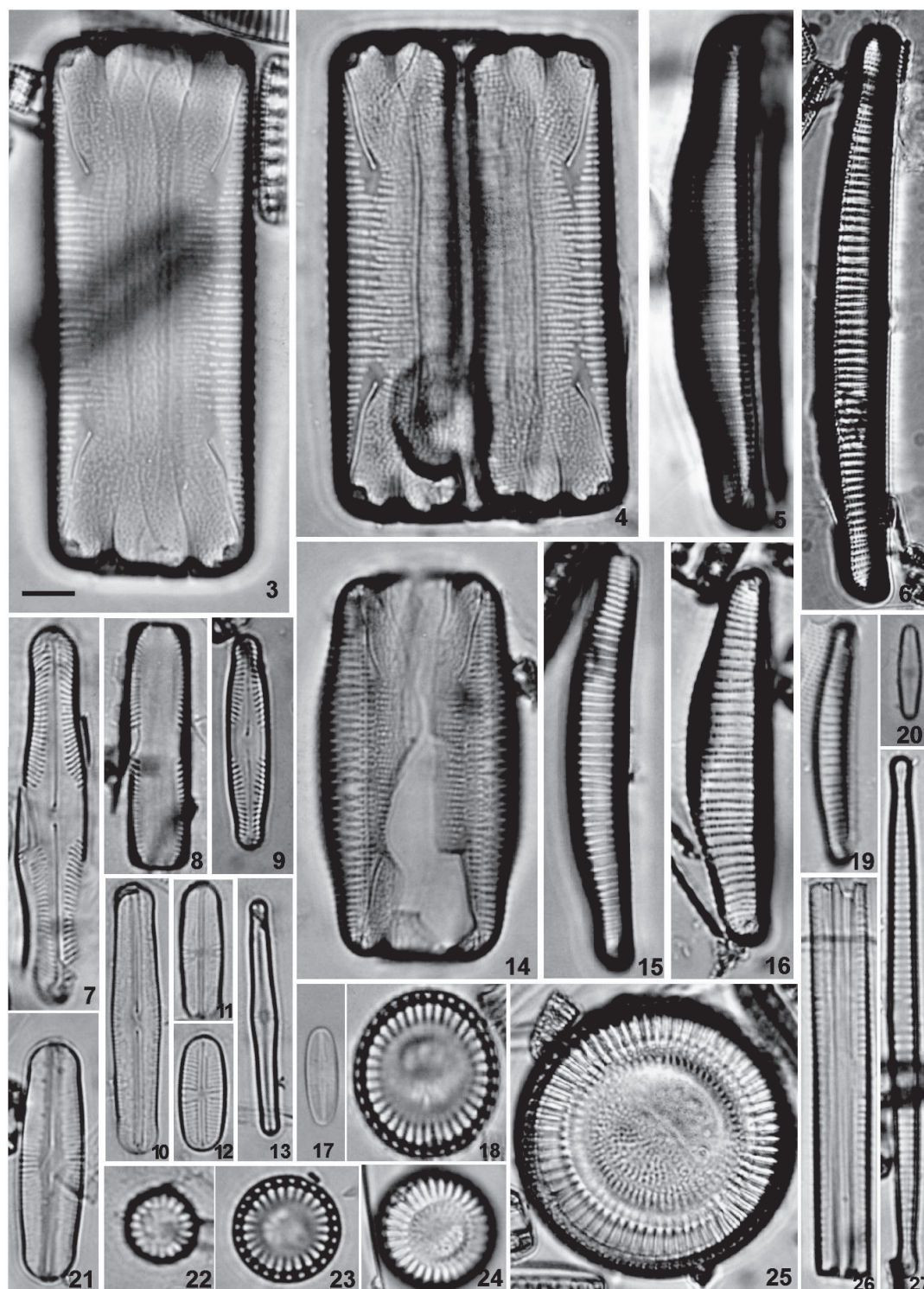
Discusión

Las referencias florística e iconográfica permitirán comparaciones de índole taxonómica, tanto para la determinación de los taxa no identificados como para

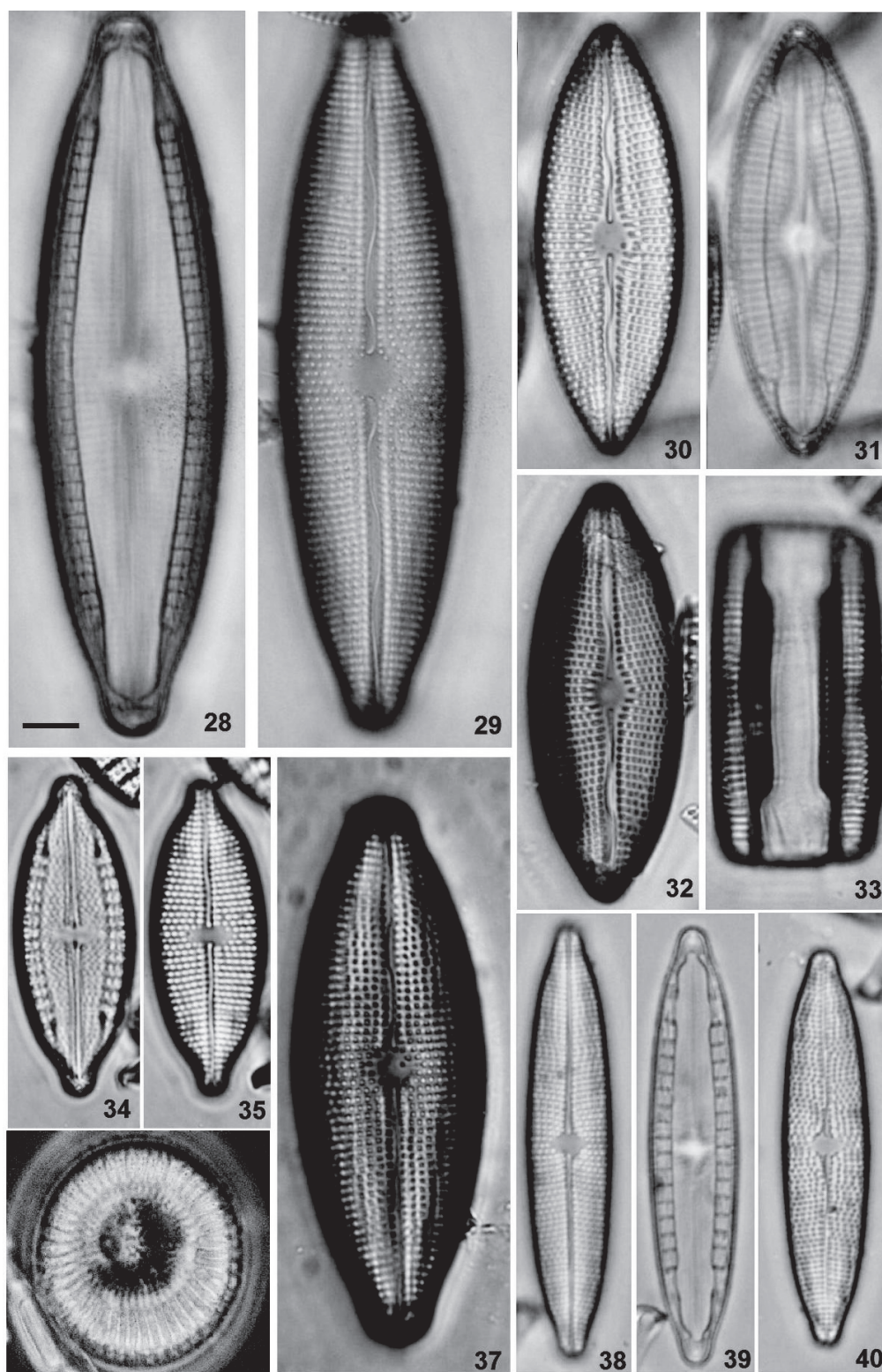
estudios subsecuentes florístico y ecológicos más comprensivos enfocados al monitoreo de este tipo de ambientes.

Considerando que solamente se muestrearon 2 sitios, el número de especies identificadas es indicador de una alta riqueza de especies (Cuadro 2). Esto a menudo se soslaya cuando se presentan especies muy numerosas (dominantes) como *D. elegans*. En contraste, Novelo et al. (2007) registraron 156 taxa en ambientes cársticos de la región, pero en 151 muestras examinadas. Mientras que La Hée (2010) registró 146 taxa en 36 sitios de muestreo de 3 ambientes similares de El Caribe.

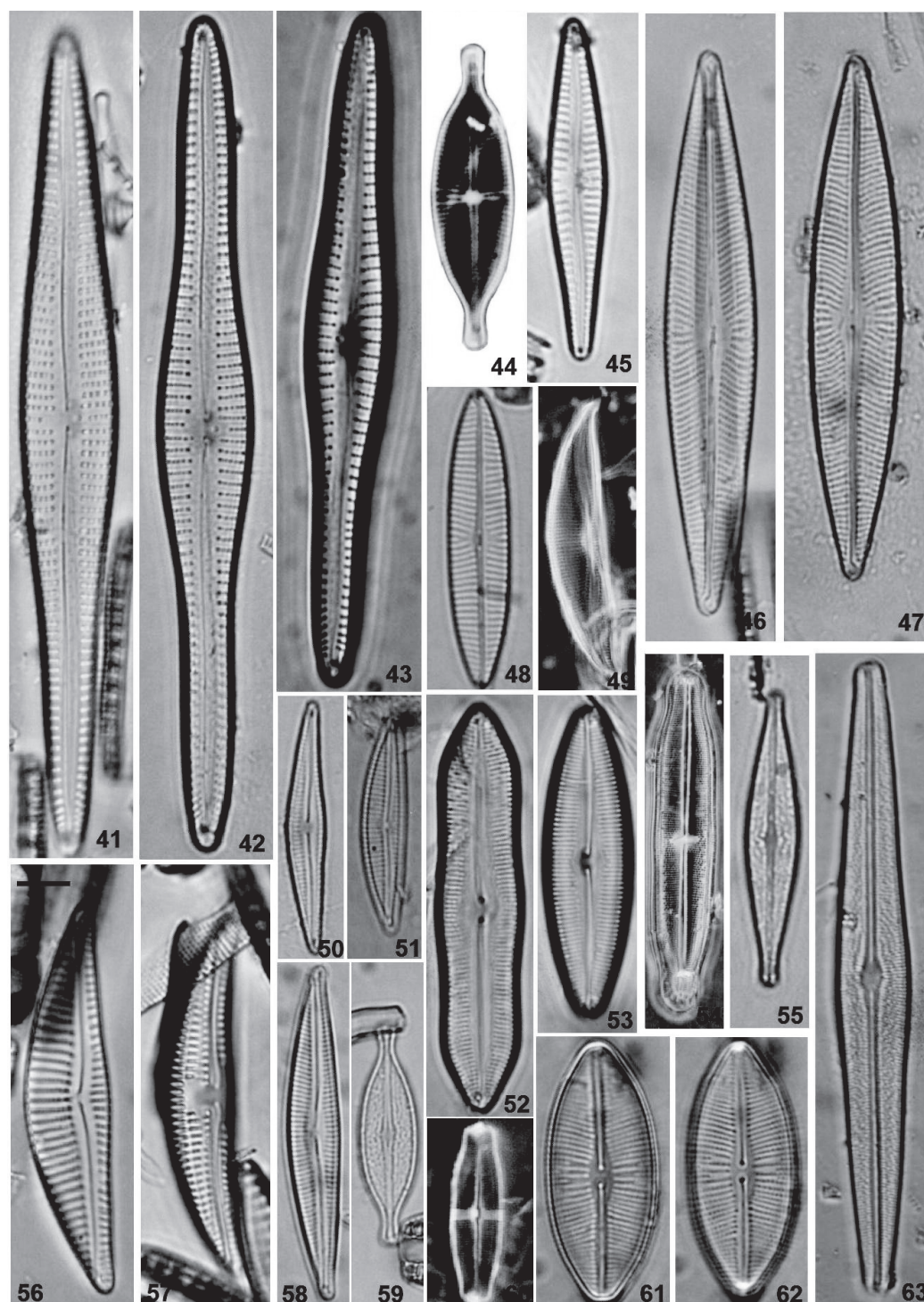
No obstante la diferencia en número total de especies registrado por Novelo et al. (2007), la composición fue en



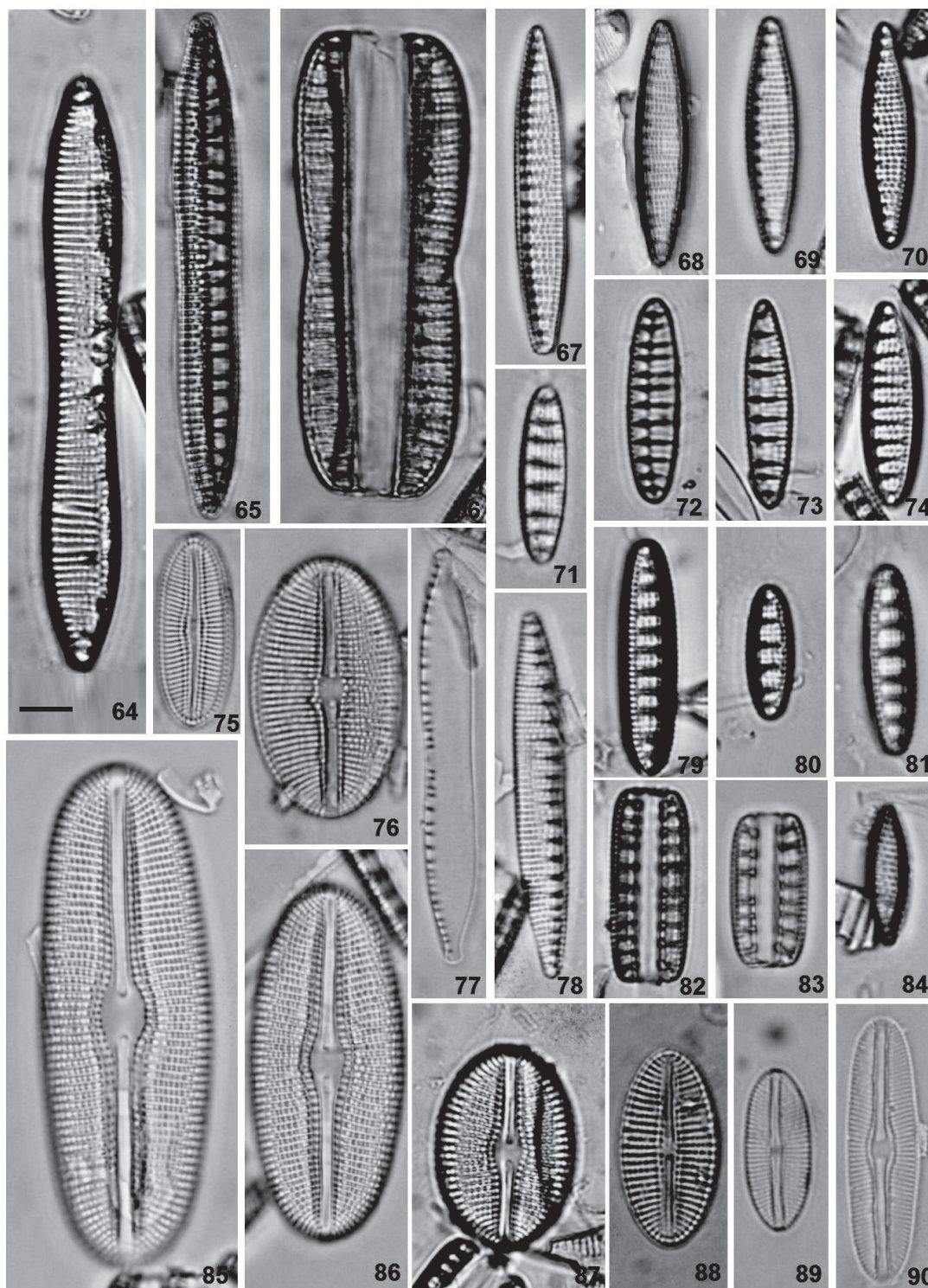
Figuras 3-27. Taxa representativos de diatomeas encontrados sobre microbialitos de laguna Bacalar. Microscopía óptica con contraste de fases. Ejemplares en vista valvar, salvo cuando se indica vista conectiva (VC). Barra= 10µm; 3, 4), VC; 5), *Eunotia biseriata*; 6), *E. formica*; 7), *Pinnularia* sp. 2; 8), *Pinnularia* sp. 1; 9), *P. cf. nitzschiophila*; 10), *Sellaphora* sp. 1; 11, 12), *Eolimna minima*; 13, 20), *Achnanthisidium minutissimum*; 14), VC; 15, 16), *E. biseriata*; 17), *Psammothidium chlidanos*; 18, 22, 23), *Cyclotella meneghiniana*; 19), *E. incisa*; 21), *Sellaphora* sp. 2; 24), *Cyclotella cf. operculata*; 25), *C. striata*; 26), VC; 27), *Fragilaria famelica*.



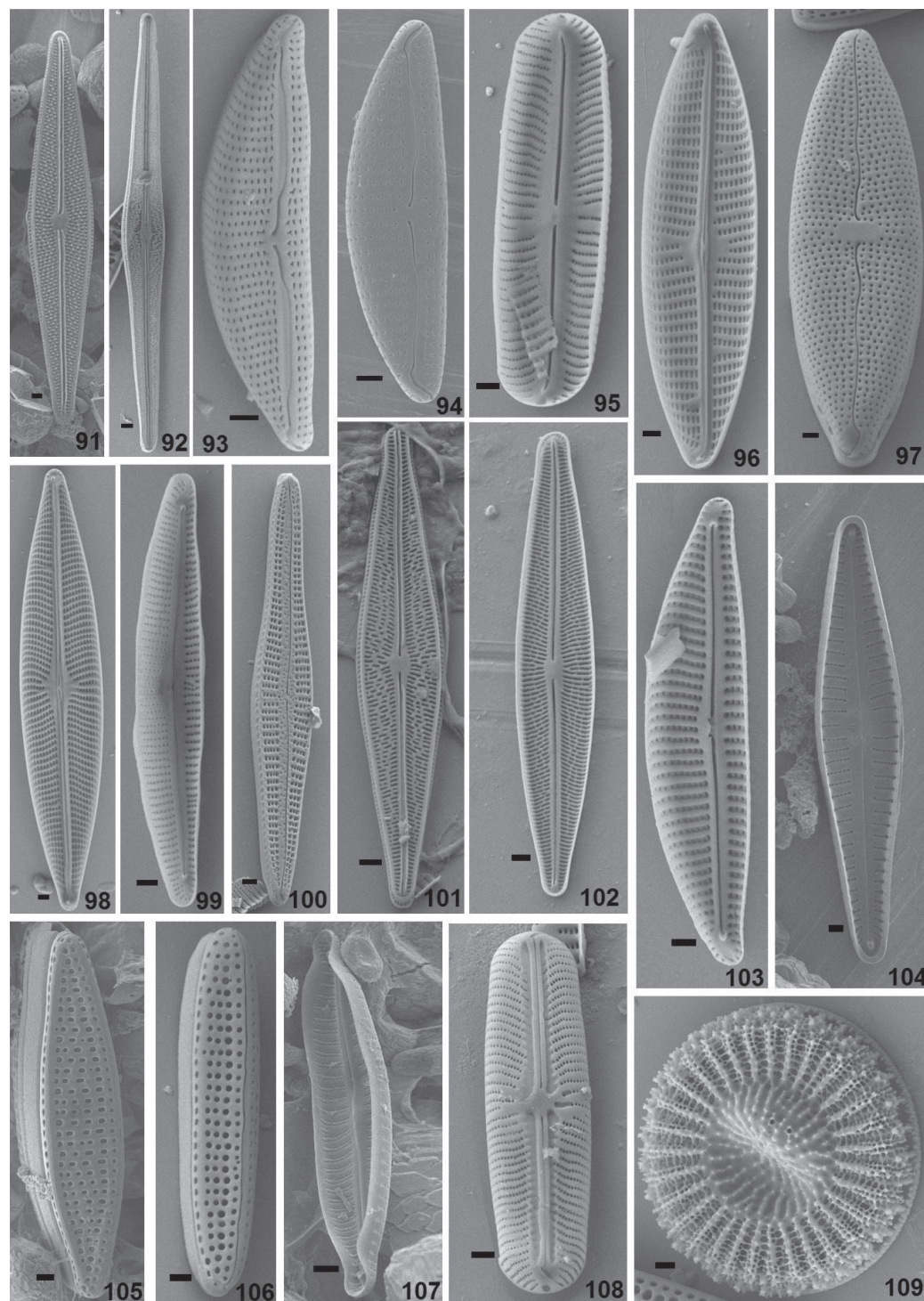
Figuras 28-40. Taxa representativos de diatomeas encontrados sobre microbialitos de laguna Bacalar. Microscopía óptica con contraste de fases. Ejemplares en vista valvar, salvo cuando se indica vista conectiva (VC). Barra= 10µm; 28, 29), *Mastogloia* cf. *patens*; 30- 33), VC, *M. elliptica*; 34, 35), *M. smithi*; 36), *Stephanodiscus medius*; 37), *M. dansei*; 38-40), *M. lacustris*.



Figuras 41-63. Taxa representativos de diatomeas encontrados sobre microbialitos de Laguna Bacalar. Microscopía óptica con contraste de fases. Ejemplares en vista valvar, salvo cuando se indica vista conectiva (VC). Barra= 10µm; 41), *Gomphonema gracile*; 42, 43), *G. vibrioides*; 44), *Navicula* cf. *santae-crucis*; 45), *G. subclavatum* var. *mexicanum*; 46, 47), *N. podzorskii*; 48), *N. cryptotenella*; 49), *Amphora sulcata*; 50, 58), *Delicata delicatula*; 51), *Encyonema densistriata*; 52), *Caloneis* sp. 1; 53), *Caloneis silicula* var. *peisonis*; 54), *Neidium affine*; 55), *Brachysira neoexilis*; 56), *Encyonema mesianum*; 57), *Amphora copulata*; 59), *Brachysira microcephala*; 60), *Caloneis* sp. 2; 61, 62), *Navicula limata*; 63), *Brachysira procera*.



Figuras 64-89. Taxa representativos de diatomeas encontrados sobre microbialitos de Laguna Bacalar. Microscopía óptica con contraste de fases. Ejemplares en vista valvar, salvo cuando se indica vista conectiva (VC). Barra= 10µm; 64), *Nitzschia* sp. 2; 65), *N. serpentiraphe*; 66), VC, *Hantzschia virgata*; 67-70, 78), *N. amphibia*; 71-73, 79-83), VC, *Denticula elegans*; 74), *D. kuetzingii*; 75, 90), *Diploneis oblongella*; 76), *Diploneis* sp. 2; 77), *Nitzschia lacunarum*; 84), *Nitzschia* sp. 1; 85), *Diploneis elliptica*; 86, 87), *Diploneis subovalis*; 88), *Diploneis* sp. 3; 89), *Diploneis* sp. 1.



Figuras 91-109. Taxa representativos de diatomeas encontrados sobre microbialitos de laguna Bacalar. Microscopía electrónica de barrido. Barra= 1μm; 91), *Brachysira neoexilis*; 92), *B. procera*; 93), *Encyonema neogracile*; 94), *E. mesianum*; 95), *Sellaphora stroemii*; 96), *Navicula cryptotenella*; 97), *Mastogloia elliptica*; 98), *Navicula podzorskii*; 99), *Delicata delicatula*; 100), *Gomphonema vibrioides*; 101), *Brachysira microcephala*; 102), *Navicula radiosa*; 103), *Encyonema densistriata*; 104), *Gomphonema subclavatum* var. *mexicanum*; 105), *Nitzschia amphibia*; 106), *Nitzschia* sp. 1; 107), *Encyoniopsis microcephala*; 108), *Sellaphora pupula*; 109), *Stephanodiscus medius*.

Cuadro 2. Inventario comparativo de los taxa de diatomeas epilíticas entre los 2 sitios muestreados en la laguna de Bacalar (N= 200)

Taxon	Casa Carolina	Cocalitos
1. <i>Denticula elegans</i>	67	49
2. <i>Encyonema densistriata</i>	9	18
3. <i>Achnantheidium minutissimum</i>	3	9
4. <i>Denticula kuetzingii</i>	3	2
5. <i>Gomphonema subclavatum</i> v. <i>mexicanum</i>	2	0
6. <i>Delicatula delicata</i>	2	3
7. <i>Hantzschia virgata</i>	1	1
8. <i>Navicula podzorskii</i>	1	0
9. <i>Nitzschia amphibia</i>	1	2
10. <i>Sellaphora</i> sp. 1	1	0
11. <i>Brachysira neoexilis</i>	0	9
12. <i>Cyclotella</i> cf. <i>operculata</i>	0	4
13. <i>Encyonopsis microcephala</i>	0	3
14. <i>Gomphonema vibrioides</i>	0	3
15. <i>Mastogloia smithii</i>	0	2
16. <i>Navicula cryptotenella</i>	0	2
17. <i>Navicula radiosa</i>	0	1
18. <i>Diploneis subovalis</i>	0	1
19. <i>Brachysira microcephala</i>	0	1

parte similar a lo observado en humedales de ambientes cársticos de la península de Yucatán y en particular para cenotes, v.g., taxa comunes como *Brachysira microcephala* (Fig. 59), *E. densistriata* (Figs. 51, 103), *E. mediana* (Figs. 56, 94), *Mastogloia lacustris* (Figs. 38-40) y *Navicula podzorski* (Figs. 46, 47, 98). Sin embargo, destaca la ausencia de especies de *Epithemia*, *Rhopalodia*, *Surirella* y *Craticula*, entre otras. Esto, aunado a la abundancia de *D. elegans*, es sugestivo de variaciones espacio temporales que habrán de considerarse en estudios más comprensivos.

La importancia de sistemas dulceacuícolas puede ser reconocida, ya sea por su utilización en el suministro de agua potable o como atractivo recreativo y turístico; su monitoreo oportuno representa una alternativa para su adecuado manejo; una base florística de diatomeas bentónicas ofrece un punto de referencia efectivo para la detección de contingencias ambientales. Aunque las diatomeas epilíticas son buenas indicadoras de la calidad del agua (Wojtal y Sobczyk, 2012), deberá determinarse si la frecuencia y abundancia de taxa ampliamente distribuidos como *D. elegans*, *D. kuetzingii* y *N. amphibia* (Krammer y Lange-Bertalot, 1988; Novelo et al., 2007)

reflejan condiciones no alteradas o de bajo impacto antropogénico. Asimismo, *A. sulcata* ha sido registrada en el Caribe como indicadora de baja concentración de fósforo total (La Hee, 2010), igualmente en ambientes cársticos. Esta especie común en humedales cársticos del sureste mexicano es considerada de ambiente marino y podría reflejar las elevadas concentraciones de carbonatos en la laguna Bacalar (Gischler et al., 2008).

La laguna Bacalar debe su reconocimiento científico a los extensos microbialitos que alberga y en donde abundan diatomeas que pueden observarse entre los filamentos de cianobacterias (Gischler et al., 2011). Las diatomeas son reconocidas como importantes en la formación de microbialitos (Winsborough y Golubic, 1987), perolas registradas en nuestro estudio representan sustrato microbialítico no vivo y no corresponden con las formas que se aprecian en las imágenes de Gischler et al. (2011), las cuales corresponden a tapetes de cianofitas asociados a los microbialitos. Asimismo, las diferencias estructurales en las asociaciones de los 2 sitios muestreados no se explican con una base estadística adecuada; sin embargo, sugieren que la definición de microhábitats en la laguna Bacalar cuyas condiciones ambientales particulares determinen la presencia de ciertos taxa como se ha observado en humedales cársticos de la región (Ibarra et al., 2009); ello habrá de redituvar una riqueza mucho mayor de especies de diatomeas bentónicas en general.

Es necesario también, hacer un inventario de diatomeas que habitan otros sustratos, además de los tapetes de cianobacterias asociadas a la formación de microbialitos en la laguna. La riqueza de especies de diatomeas en localidades ecológicamente relevantes como en la laguna Bacalar, demanda estudios taxonómicos exhaustivos que incluyan descripciones de los taxa y de sus hábitats, así como referencias biogeográficas.

Agradecimientos

A Eberto Novelo por sus precisas observaciones a un manuscrito anterior. Asimismo, a los 3 revisores anónimos por sus objetivas observaciones. El primer autor es becario EDI (programa de Estímulo al Desempeño de los Investigadores) y de la COFAA (Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas)-IPN, con cuyo apoyo se realizó el muestreo.

Literatura citada

Bojorge-García, M.G. y E.A. Cantoral-Uriza. 2007. Estructura comunitaria de diatomeas asociadas a talos de *Prasiola mexicana* (Chlorophyta) en el Río Magdalena, D. F. Hidrobiológica 17:11-24.

- Cantoral-Uriza, E., J. Carmona y G. Montejano. 1997. Diatoms of calcareous tropical springs in the central region of Mexico. *Cryptogamie Algologie* 18:19-46.
- Cantoral-Uriza, E., J. Carmona, G. González y G. Montejano. 1999. Algas indicadoras de la calidad del agua en el río Magdalena, Delegación Magdalena Contreras, D. F. *In* Consejo de estudios para la restauración y valoración ambiental (aire-agua), tomo I, N. D. Ponce y M. V. Alegre (eds.). Gobierno del Distrito Federal, México, D. F. p. 299-332.
- Gischler, E., M. A. Gibson y W. Oschmann. 2008. Giant Holocene freshwater microbialites, Laguna Bacalar, Quintana Roo, Mexico. *Sedimentology* 55:1293-1309.
- Gischler, E., S. Golubic, M. A. Gibson, W. Oschmann y J. H. Hudson. 2011. Microbial mats and microbialites in the freshwater Laguna Bacalar, Yucatán Peninsula, Mexico. *In* Advances in stromatolite geobiology, J. Reitner, N. V. Quéric y G. Arp (eds.). Springer-Verlag Berlin Heidelberg. DOI 10.1007/978-3-642-10415-2_13; última consulta 5.VI.2012.
- Hustedt, F. 1930. Bacillariophyta. *In* Die süsswasserflora mitteleuropas, A. Pascher. Otto Koeltz Science Pub. Jena, Alemania. 466 p.
- Hustedt, F. 1959. Die kieselalgen Deutschlands, Österreichs and der Schweiz. *In* Kryptogammen-Flora. VII Band, II Teil, L. Rabenhorts (ed.). Koeltz Scientific Book (reimpresión 1991). Dehra Dun, India. 845 p.
- Hustedt, F. 1961-1966. Die kieselalgen Deutschlands, Österreichs and der Schweiz. *In* Kryptogammen-Flora. VII Band, III Teil. L. Rabenhorts (ed.). Koeltz Scientific Book (reimpresión 1991). Dehra Dun, India. 916 p.
- Ibarra-Vázquez, C. y E. Novelo. 1997. Diatomeas de Texcala, Puebla. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 61:49-57.
- Ibarra, C., R. Tavera y E. Novelo. 2009. Diversity and structure of periphyton and metaphyton diatom communities in atropical wetland in Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80:763-769.
- Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1986. Bacillariophyceae, 1 Teil: Naviculaceae. Band 2/1 von Süßwasserflora von Mitteleuropa. H. J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.). Gustav Fischer Verlag. Jena, Alemania. 876 p.
- Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1988. Bacillariophyceae, 2 Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. Band 2/2 von Süßwasserflora von Mitteleuropa. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.). Gustav Fischer Verlag. Jena, Alemania. 536 p.
- Krammer, K. y H. Lange-Bertalot. 1991. Bacillariophyceae, 3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae. Band 2/3 von Süßwasserflora von Mitteleuropa. H. Ettl, J. Gerloff, H. Heynig y D. Mollenhauer (eds.). Gustav Fischer Verlag. Jena, Alemania. 576 p.
- La Hée, J. M. 2010. The influence of phosphorus on periphyton mats from the everglades and three tropical karstic wetlands. PhD thesis. Florida International University. FIU Electronic Theses and Dissertations. Paper 25. <http://digitalcommons.fiu.edu/etd/251>; última consulta: 1.VIII.2012.
- López-Fuerte, F. O. 2010. Diversidades alfa y beta de diatomeas epilíticas en oasis de Baja California Sur. Tesis de doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz. 110 p.
- Metzeltin, D. y F. García-Rodríguez. 2003. Las diatomeas uruguayas. D.I.R.A.C. Facultad de Ciencias, Montevideo. 207 p.
- Metzeltin, D. y H. Lange-Bertalot. 1998. Tropical diatoms of South America I. *In* Iconographia Diatomologica Vol. 5, H. Lange-Bertalot (ed.). Koeltz Sci. Books. Königstein. 695 p.
- Metzeltin, D. y A. Witkowski. 1996. Diatomeen der Baren-Insel. *In* Iconographia Diatomologica Vol. 4, H. Lange-Bertalot (ed.). Koeltz Sci. Books. Königstein. 287 p.
- Navarro, N. J. y R. Torres. 1987. Distribution and community structure of marine diatoms associated with mangrove prop roots in the Indian River, Florida. *Nova Hedwigia* 45:101-112.
- Novelo, E. y R. Tavera. 2011. Un panorama gráfico de las algas de agua dulce de México. *Hidrobiológica* 21:333-341.
- Novelo, E., R. Tavera y C. Ibarra. 2007. Bacillariophyceae from karstic wetlands in Mexico. *Bibliotheca Diatomologica* 54. J. Cramer. Berlin/Stuttgart. 136 p.
- Oliva-Martínez, M. G., J. G. Ramírez-Martínez, G. Garduño-Solórzano, J. Cañetas-Ortega y M. M. Ortega. 2005. Caracterización diatomológica en tres cuerpos de agua de los humedales de Jilotepec-Ixtlahuaca, Estado de México. *Hidrobiológica* 15:1-26.
- Ortega, M. M. 1984. Catálogo de algas continentales recientes de México. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 561 p.
- Pérez-Ceballos, R., J. Pacheco-Ávila, J. I. Euán-Ávila y H. Hernández-Arana. 2011. Regionalization based on water chemistry and physicochemical traits in the ring of cenotes, Yucatan, Mexico. *Journal of Cave and Karst Studies* 74:90-102.
- Ramírez-Vázquez, M., Y. Beltrán-Magos, M. Bojorge-García, J. Carmona-Jiménez, E. A. Cantoral-Uriza y F. Valádez-Cruz. 2001. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 68:45-67.
- Rumrich, U., H. Lange-Bertalot y M. Rumrich. 2000. Diatoms of the Andes. A. R. G. Gantner Verlag K. G. Ruggell. Ruggell, Alemania. 673 p.
- Schmidt, A., M. Schmidt, F. Fricke, H. Heiden, O. Muller y F. Hustedt. 1874-1959. *Atlas der Diatomaceenkunde*. Reisland, Leipzig.
- Siqueiros-Beltrones, D. A. 2002. Diatomeas bentónicas de la península de Baja California; diversidad y potencial ecológico. *Océánides-CICIMAR-IPN-UABCS*, La Paz. 102 p.
- Winsborough, B. y S. Golubic. 1987. The role of diatoms in stromatolite growth: two examples from modern freshwater settings. *Journal of Phycology* 23:195-201.
- Wojtal, A. Z. y L. Sobczyk. 2012. The influence of substrates and physicochemical factors on the composition of diatom assemblages in karst springs and their applicability in water-quality assessment. *Hidrobiología* 695:97-108.



Distribución espacial del polen en un gradiente altitudinal en Michoacán, México

Spatial distribution of pollen along an altitudinal gradient in Michoacán, Mexico

Laura Chang-Martínez y Gabriela Domínguez-Vázquez✉

Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Edificio R. Av. Francisco J. Mújica s/n. Felicitas del Río, 58000 Morelia, Michoacán, México.

✉ gdoguez@yahoo.com.mx

Resumen. La región del Balsas considerada zona prioritaria para su conservación, debido a su alta diversificación y por la cantidad de endemismos, fue nuestra zona de estudio en la cual se examinó la relación entre la vegetación con la composición de la lluvia de polen del área. La lluvia de polen está constituida por todos los granos de polen y esporas que son producidos por las plantas y almacenados en diferentes depósitos naturales de una región. Se muestrearon 16 sitios localizados en la subprovincia de Mil Cumbres de la cuenca media del Balsas distribuidos en Tzitzio, La Escalera e Ichaqueo, en donde se colectaron muestras de musgo de las cuales se extrajo, identificó y contaron los granos de polen producidos en cada sitio. La estructura de la vegetación se analizó en cuadrantes de 20 × 20 m. Se encontraron 45 taxa de polen, de los cuales los más abundantes fueron *Pinus*, *Quercus*, Compositae y Mimosoideae, la lluvia de polen identificó 2 tipos de vegetación: bosque templado y selva baja caducifolia, además de que pudo distinguirse una zona de transición entre el bosque templado y la selva tropical. Todos los sitios presentaron altos porcentajes de elementos de vegetación secundaria indicando algún grado de disturbio.

Palabras clave: Balsas, Mil Cumbres, lluvia de polen, musgo, tipos de vegetación.

Abstract. The Balsas region has been considered a hot spot for conservation, due to its high diversity and endemism, and was selected as our study area. We studied the relation between the vegetation and the pollen rain composition from this area. The pollen rain is composed by all the pollen grains and spores produced by the plants from a region, and it has been stored in different deposits. A total of 16 samples were analyzed from 3 different sites located in the Mil Cumbres Subprovince of the Balsas medium watershed: Tzitzio, La Escalera and Ichaqueo. Moss samples at every site, were collected, from which the pollen grains were extracted, identified and counted. Vegetation structure was analyzed using 20 × 20 m plots. We found 45 pollen taxa; the most common were *Pinus*, *Quercus*, Compositae and Mimosoideae. The pollen rain identified 2 vegetation types: a temperate forest and the tropical dry forest. In all sites taxa from secondary vegetation were present, indicating that the area was under different levels of disturbance.

Key words: Balsas, Mil Cumbres, pollen rain, moss, vegetation types.

Introducción

Existen pocos trabajos para el centro de México que analizan la composición de la lluvia de polen actual, la mayor parte de la información que existe a este respecto en el país, ha sido realizada en el sur de México (Islebe et al., 2001; Islebe y Sánchez, 2002; Domínguez-Vázquez et al., 2004; Domínguez-Vázquez e Islebe, 2008).

La lluvia de polen, constituida por todos los granos de polen y esporas que son producidos por la vegetación y depositados en el suelo de una región determinada (Jackson y Williams, 2004), es una herramienta muy útil para conocer

de manera rápida la distribución, estructura y composición dominante de los diferentes tipos de comunidades vegetales presentes en una región (Terradas, 2001).

El espectro polínico está determinado por las diferentes interacciones que los distintos taxa tienen con respecto a los factores ecológicos que intervienen en ellos, variando la relación polen-vegetación en espacio y tiempo (Barboni y Bonnefille, 2001; Burry, 2002; Conserva y Byrne, 2002; Jackson y Williams, 2004; Domínguez-Vázquez et al., 2004). Estas diferencias que se encuentran en la relación polen-vegetación se debe a las variaciones en productividad, mecanismos de polinización y la deposición del polen de las distintas especies, lo que ocasiona que la relación entre la lluvia de polen y la vegetación que la produce rara vez sea del 100% (Faegri e Iversen, 1989); a

Recibido: 30 junio 2012; aceptado: 22 abril 2013

pesar de esto, es posible establecer relaciones cuantitativas entre la lluvia de polen y la abundancia de las especies productoras de polen.

En los bosques de clima templado del 70 al 100% de los taxa son de polinización anemófila, mientras que en los bosques de clima tropical sólo del 2 al 3% son polinizados por anemofilia y el resto es dispersado por zoogamia (Burry et al., 2005). Estas diferencias en la productividad polínica pueden incrementar de manera significativa la representación de ciertos taxa en la lluvia de polen. *Pinus* y *Moraceae* son taxa que generalmente están sobrerrepresentados en la lluvia de polen de los neotrópicos (Bush et al., 2001; Domínguez-Vázquez et al., 2004).

La relación de la deposición de la lluvia de polen moderno con la vegetación permite determinar la distribución espacial, estructura y composición florística encontrada en distintos tipos de vegetación dentro de un gradiente altitudinal y de precipitación (Vincens et al., 2000; Barboni et al., 2003; Domínguez-Vázquez et al., 2004; Domínguez-Vázquez y Islebe, 2008). En el sur de México, utilizando la lluvia de polen moderno se logró identificar y diferenciar los 3 tipos principales de vegetación presentes en la selva Lacandona: bosques tropicales, templados y mesófilos, los cuales estuvieron constituidos principalmente de polen arbóreo y alóctono (Domínguez-Vázquez et al., 2004; Domínguez-Vázquez y Islebe, 2008). Islebe et al. (2001) lograron reconocer, mediante el uso de la lluvia de polen, los diferentes tipos de vegetación que se presentaban en el gradiente edáfico de las selvas de Quintana Roo. Con el fin de comprender

la señal polínica actual y utilizarla en las interpretaciones durante las reconstrucciones paleoecológicas que se están llevando en el área, este trabajo tiene como objetivo describir la relación que existe entre la lluvia de polen y la vegetación de la subprovincia de Mil Cumbres en la cuenca del Balsas medio.

Materiales y métodos

Área de estudio. El área de estudio está localizada en la subprovincia de Mil Cumbres de la cuenca del Balsas medio, dentro de los municipios de Charo, Tzitzio y Tumbisca ubicados en el estado de Michoacán (Fig. 1). El área presenta un clima templado subhúmedo (C(W2)(W), con pequeñas porciones del tipo semicálido subhúmedo (A)C(W2)(W) (Fernández-Nava et al., 1998), con precipitaciones menores a los 1 000 mm al año y la temperatura promedio anual 18-30°C, lo que ocasiona que se desarrollen bosques de pino-encino, bosques de encino-pino y bosques mesófilos en las zonas más húmedas y en las partes bajas: selvas medianas subperennifolias y selvas bajas caducifolias (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1981; Fernández-Nava et al., 1998; Carranza, 2005).

Con el fin de abarcar la mayor extensión posible y representar a la mayor parte de la variación en la vegetación del área de estudio, se recolectaron muestras de musgos por única vez en bosque de encino-pino, bosque mesófilo y selva baja caducifolia de la provincia de Mil Cumbres de la cuenca del Balsas medio. Los sitios de Ichaqueo

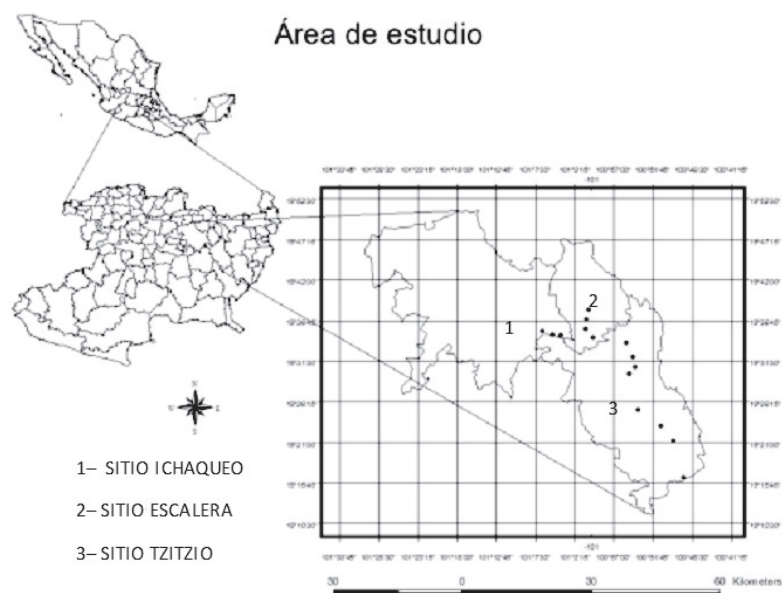


Figura 1. Área de estudio.

están caracterizados por un bosque de encino-pino con un estrato arbóreo dominado por *Quercus* y *Pinus*. La Escalera presenta un bosque mesófilo caracterizado por *Quercus*, *Ternstroemia lineata*, *Carpinus caroliniana*, *Alnus jorullensis* y *Arbutus xalapensis*. Mientras que la mayoría de los sitios de Tzizio pertenecían a una selva baja caducifolia con elementos arbóreos como *Acacia pennatula*, *A. farnesiana*, *Lysiloma* sp., *Ceiba aesculifolia*, *Bursera* sp., *Guazuma ulmifolia* y *Heliocarpus* sp.

Las recolectas se realizaron a cada 5 kilómetros de distancia, se etiquetaron y almacenaron en bolsas de plástico para evitar su contaminación. Los granos de polen fueron extraídos y acetolizados (Erdtman, 1952). Las muestras acetolizadas se montaron con glicerina sobre laminillas y se analizaron con un microscopio óptico y un aumento de 40X hasta obtener un mínimo de 300 granos de polen de taxa leñosos. Los granos de polen encontrados se identificaron con la ayuda de manuales palinológicos (Lozano-García y Martínez, 1990; Palacios-Chávez et al., 1991; Colinvaux et al., 1999) y utilizando la colección palinológica de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Se realizaron cuadrantes en la vegetación de 20 × 20 m en los puntos de recolecta del musgo. Se contaron y recolectaron todas las especies mayores de 5 cm de DAP (diámetro a la altura del pecho) y mayores de 1.5 m de altura, a las cuales se les registró con un número de identificación, anotando altura y DAP. Los cuadrantes de 20 × 20 m se dividieron en 2 subcuadros, 1 de 5 × 5 m y otro de 1 × 1 m, en los cuales se colectaron arbustos y hierbas, respectivamente. Los ejemplares recolectados fueron identificados y depositados en el herbario de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo.

Se utilizó C2 (Juggins, 2003) para construir los diagramas de polen y Minitab 15.12 (2008) para los análisis de ordenación y clasificación.

La relación entre la vegetación y la lluvia de polen se analizó a través del índice R expresado como $A = B_0 / (P_0 + P_1 + B_0)$; donde B_0 = número de taxa presentes en el polen más los taxa encontrados en la muestra de la vegetación; P_0 = número de taxa encontrados en cada muestra de polen, pero ausentes en la muestra de la vegetación y P_1 = número de taxa presentes en la vegetación, pero que no se encuentran en la muestra de polen. El índice R varía entre 0 y 1. $A = 1$ significa que todos los taxones encontrados en la vegetación están presentes en los taxa encontrados del polen y en el caso de que $A = 0$ significa que no existe relación entre la vegetación y los taxa encontrados en las muestras de polen (Davis y Goodlett, 1960).

Resultados

Durante el análisis polínico se distinguieron 45 taxa, los más abundantes fueron: *Pinus*, *Quercus*, Mimosoideae, Gramineae y Compositae. Entre los taxa tropicales se encontró: Mimosoideae con más de 40%, Bombacaceae con porcentajes de 2 hasta 20, Tiliaceae con un máximo de 30% y las Urticaceae alcanzaron 20% en algunos lugares. Los taxa de vegetación templada más comunes fueron *Quercus*, que alcanzó hasta 80% en un sitio de La Escalera y *Pinus* con proporciones hasta de 60%. La contribución de los elementos secundarios en el espectro polínico fue alta para: Gramineae (50%), Compositae (más de 40%), Cyperaceae (20%), Euphorbiaceae (15%), *Piper* (20%) y en menores proporciones *Acalypha*, Chenopodiaceae y maíz.

La señal polínica de Ichaqueo (sitios 1-4) indica la presencia de un bosque de pino-encino, lo que explica la alta proporción de polen de *Pinus* en algunos sitios (60%), siendo el porcentaje más alto encontrado para este taxa en toda el área de estudio. Otros taxa de bosque templado con proporciones significativas en Ichaqueo fueron *Quercus*, *Ilex* y Betulaceae. Elementos tropicales como Myrtaceae,

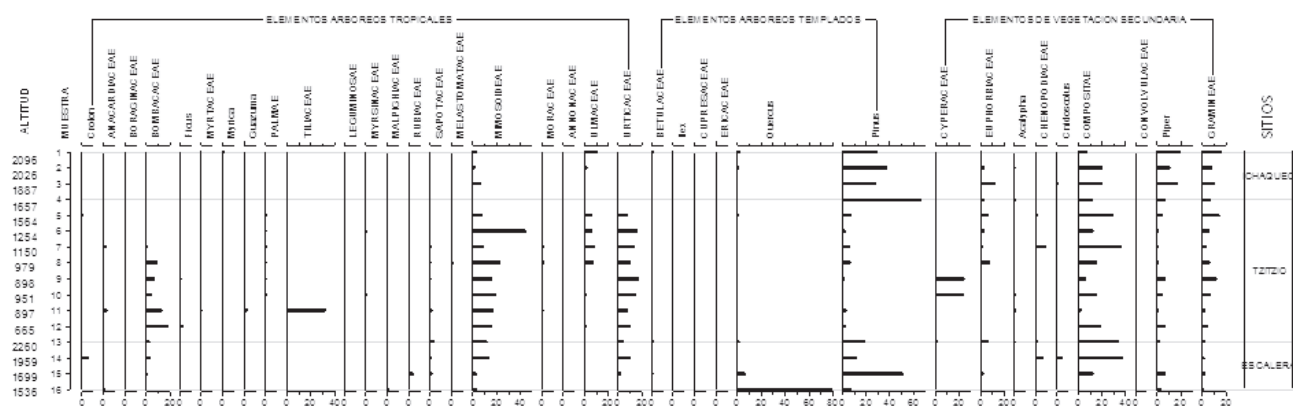


Figura 2. Diagrama de los principales taxa de la lluvia de polen en Michoacán, México.

Ulmaceae y Mimosoideae comienzan a aparecer conforme descendemos altitudinalmente, esta mezcla de elementos tropicales y templados indican una vegetación de bosque mesófilo (Figs. 2, 3).

Las muestras de Tzitzio fueron dominadas por elementos tropicales como: Sapotaceae, Palmae, Mimosoideae, Ulmaceae y Urticaceae. Boraginaceae y *Croton* se identificaron sólo en el sitio 5 y Malpighiaceae fue hallado en el sitio 7, el cual era un sitio caracterizado por una vegetación de tipo sabanoide. Anacardiaceae, Rubiaceae y Combretaceae/Melastomataceae fueron encontrados en las muestras provenientes de los sitios con menor altitud. Los sitios 11 y 12 se diferenciaron de los anteriores por la presencia de *Guazuma* y Tiliaceae, en donde formaban manchones casi monoespecíficos ocasionando una fuerte relación polen-vegetación.

Una vegetación de tipo mesófilo se encuentra en La Escalera conforme descendemos en altitud. Este bosque caracterizado por *Quercus*, *Pinus*, *Carpinus*, *Betula* y *Ternstroemia* está dominado en el espectro polínico por *Quercus* (10-80%) y *Pinus* (10-50%) principalmente; además de Betulaceae, indicando condiciones húmedas y más cálidas. En este tipo de vegetación fue posible identificar en bajas proporciones algunos elementos tropicales como: Sapotaceae, Mimosoideae, Urticaceae, *Croton*, Ulmaceae y Bombacaceae (Figs. 2, 3).

Todas las zonas presentaron algún grado de disturbio, lo cual estuvo relacionado con la presencia de elementos secundarios como Euphorbiaceae, Compositae y Gramineae. De manera general, puede decirse que los sitios con mayor perturbación fueron los ubicados en Tzitzio. Las muestras con mayor perturbación correspondieron a los sitios 4, 5 y 12 que se encontraban en Ichaqueo, Tzitzio y La Escalera, respectivamente (Figs. 2, 3).

El análisis de componentes principales mostró la influencia del gradiente altitudinal en la zona, por lo que ordenó a los taxa encontrados en 3 grupos. Un grupo de elementos tropicales, en donde se encuentran elementos arbóreos tropicales como Bombacaceae, Ericaceae, Anacardiaceae, *Ficus*, *Acacia*, *Tiliaceae* y Myrtaceae. Un grupo de elementos templados con *Pinus*, Betulaceae y *Quercus*, y un tercer grupo caracterizado por elementos secundarios como *Croton*, Gramineae, Euphorbiaceae y Compositae (Fig. 4). El APC (análisis de componentes principales) (Fig. 5) y el análisis de discriminantes (Fig. 6) aplicado a los sitios de colecta encuentra 2 grandes grupos: uno formado por los lugares ubicados en Tzitzio, en donde la selva baja caducifolia es la vegetación dominante y otro grupo, reúne los sitios que se ubican en Ichaqueo y La Escalera, caracterizados por un bosque templado.

El índice R muestra poca relación entre el polen encontrado en los sitios de muestreo y la vegetación

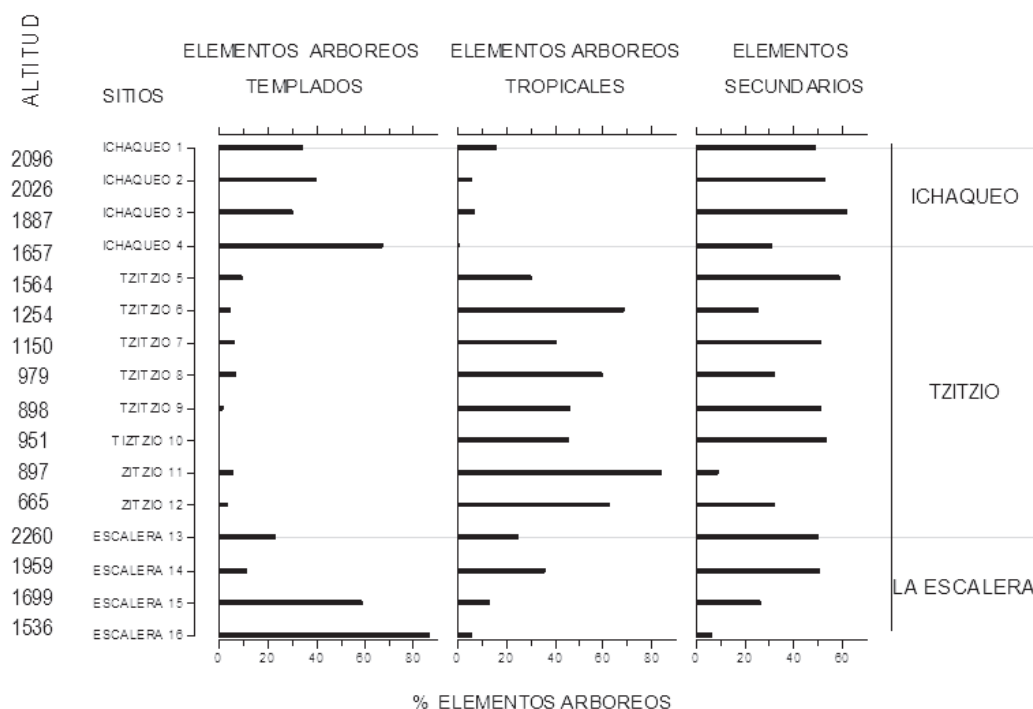


Figura 3. Resumen de la lluvia de polen por tipo de vegetación de los sitios de estudio en Michoacán.

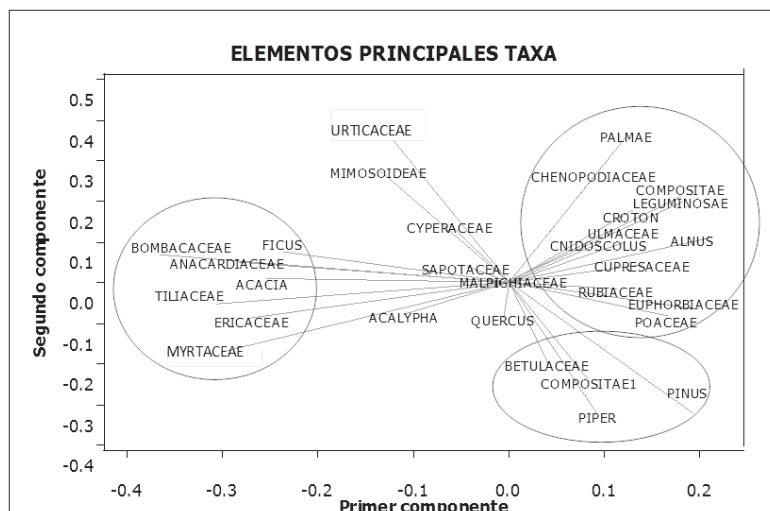


Figura 4. Análisis de elementos principales de los taxa polínicos encontrados en la lluvia de polen en Michoacán, México.

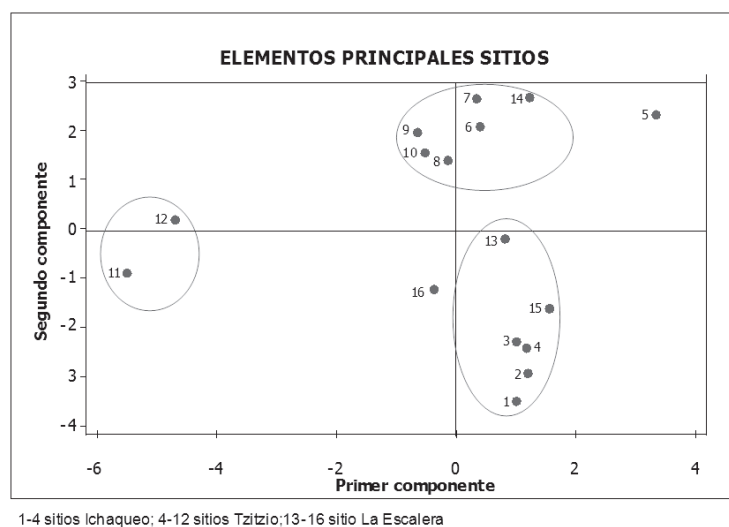


Figura 5. Análisis de elementos principales de los sitios de muestreo.

local, lo que significa que los taxa anemófilos influyen fuertemente en el espectro polínico, indicando una señal regional (Cuadro 1).

Discusión

Los datos sobre la lluvia de polen moderno en esta zona específica de la cuenca del Balsas medio, reflejan las diferencias existentes en la vegetación a lo largo del gradiente altitudinal. Los diferentes taxa agruparon en 3 distintas unidades al espectro polínico: 1) bosque templado, 2) bosque tropical y 3) elementos secundarios (Domínguez Vázquez et al., 2004).

La mayor parte de las especies arbóreas presentes en la selva baja como: Sterculiaceae, Clusiaceae, Mimosoideae, Anacardiaceae y Boraginaceae tienen mecanismos de polinización entomófilas, por lo que producen pequeñas cantidades de polen y tienen una limitada capacidad de dispersión (Graham, 1999; Bush et al., 2001; Bush y Rivera, 2001), lo que explicaría la baja relación entre la vegetación y el polen encontrado. Mientras que elementos anemófilos como *Quercus*, *Pinus*, Compositae y Urticaceae tienen gran influencia en la lluvia de polen, debido a que son taxa que producen enormes cantidades de polen, con gran capacidad de dispersión (Sáenz, 1978; Domínguez-Vázquez et al., 2004; Islebe et al., 2001). Esta

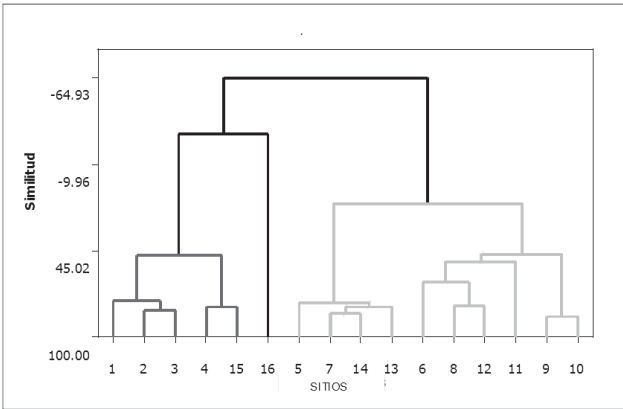


Figura 6. Dendrograma del análisis de discriminantes de los sitios muestreados utilizando la correlación de Ward.

sobreproducción de polen de pino y encino encontrado en la lluvia polínica está relacionada con los mecanismos de polinización de estas especies (Barboni y Bonefille, 2001; Stutz y Prieto, 2003; Burry et al., 2005; Sjögren et al., 2006).

La sobrerepresentación de algunos taxa en lugares donde no existen en la vegetación actual, puede explicarse por dispersión de larga distancia, lo que nos estaría indicando una señal regional en vez de una señal local (Chengyu et al., 2004; Bush et al., 2001). Mientras que la presencia de taxa no anemófilos en la lluvia de polen sin que exista una fuente de producción *in situ* puede deberse a que estos granos habrían sido depositadas antes de la transformación de los bosques en potreros y cultivos en la zona de estudio, lo que indicaría que el musgo puede estar guardando un registro ecológico de la vegetación que se encontraba en la zona antes del disturbio (Domínguez-Vázquez et al., 2004; Plue et al., 2008; Sjögren et al., 2006).

Aunque el espectro polínico de Ichaqueo y La Escalera están relacionados, el espectro de La Escalera estuvo representado en su mayoría por *Quercus*, mientras que en Ichaqueo, *Pinus* fue más abundante. Estas diferencias en el espectro polínico de *Quercus* y *Pinus* muestra que el polen puede reflejar las variaciones en la vegetación ocasionadas por el efecto del gradiente de altitud y humedad que se reflejan en diferencias en la productividad polínica (Barboni y Bonefille, 2001; Chengyu et al., 2004; Bush et al., 2001).

Conserva y Byrne (2002) aseguran que los altos valores de polen de *Pinus* encontrados en muestras durante el Holoceno se debieron a una contribución regional, por lo que no es correcto interpretar la señal de *Pinus* como evidencia de la presencia local de un bosque. Sin embargo, en este trabajo hemos encontrado que a pesar de que *Pinus* nos puede dar una señal regional, también nos indica una

Cuadro 1. Índice de correlación R (Davis y Goodlet 1960)

Taxa / Sitios	Ichaqueo	Tzitzio	Escalera
<i>Alnus</i>	1	0	0
Anacardiaceae	0	1	0
Annonaceae	0	0	0
Betulaceae	1	1	1
Bombacaceae	0	1	1
Boraginaceae	0	1	0
Bignoniaceae	0	0	0
Burseraceae	0	1	0
Celastraceae	0	0	0
Chenopodiaceae	0	0	0
Clusiaceae	0	1	0
<i>Cnidoscopus</i>	1	0	0
Compositae	1	1	1
<i>Croton</i>	0	1	1
Cupressaceae	0	0	0
Cyperaceae	1	1	1
Ericaceae	1	0	0
Flacourtiaceae	0	1	0
Euphorbiaceae	1	1	1
<i>Ficus</i>	1	1	0
<i>Guazuma</i>	0	1	0
Labiatae	0	1	0
<i>Ilex</i>	1	1	0
Leguminosae	1	1	1
Malpighiaceae	0	1	0
Combretaceae/ Melastomataceae	0	0	0
Mimosoideae	1	1	1
Moraceae	0	1	0
<i>Myrica</i>	0	0	0
Myrsinaceae	1	0	0
Malvaceae	0	1	1
Myrtaceae	1	0	0
Palmae	0	0	0
<i>Pinus</i>	1	0	1
<i>Piper</i>	1	1	1
Gramineae	1	1	1
<i>Quercus</i>	1	1	1
Rubiaceae	1	1	1
Sapotaceae	0	0	0
Tiliaceae	0	1	1
Ulmaceae	1	1	0
Urticaceae	0	0	0
Verbenaceae	0	0	0
Simaroubaceae	0	0	0
Total	0.3	0.3	0.3

condición local, ya que las proporciones de polen de *Pinus* son menores cuando no se encuentra localmente.

La lluvia de polen de la subprovincia de Mil Cumbres muestra el gradiente altitudinal que se presenta en esta parte del Balsas Medio, lo que permite deducir una zona de transición presente entre el bosque templado y el bosque tropical localizados en los sitios de La Escalera y Tzitzio (Vincens et al., 2000, Barboni y Bonnefille, 2001, Barboni et al., 2003).

La lluvia de polen fue una herramienta muy importante para conocer la composición y estructura de la vegetación presente en la zona de Mil Cumbres localizada dentro de la cuenca del Balsas medio. Es posible observar el efecto que la temperatura y precipitación en el gradiente altitudinal tiene sobre la distribución de la vegetación presente en la zona de estudio. Además, nos indica una señal relacionada con un bosque templado dominado por *Pinus* y *Quercus*, y un bosque tropical influenciado por Mimosoideae, *Croton*, Euphorbiaceae y Anacardiaceae.

Agradecimientos

El segundo autor agradece a Promep por la beca de instalación Nuevo PTC-209. Asimismo, el primer autor agradece la beca otorgada, mediante el Proyecto CIC-2008.

Literatura citada

- Barboni, D. y R. Bonnefille. 2001. Precipitation signal in pollen rain from tropical forest, South India. Review of Paleobotany and Palynology 114:239-258.
- Barboni, D., R. Bonnefille, S. Prasad y B. R. Ramesh. 2003. Variation in modern pollen from tropical evergreen forests and the monsoon seasonality gradient in SW India. Journal of Vegetation Science 14:551-562.
- Burru, L. S. 2002. Dispersión del polen actual en el sur de Chubut. Tesis de doctorado, Universidad de La Plata, La Plata. 155 p.
- Burru, L. S., L. D'Antoni y J. L. Frangi. 2005. Polen y vegetación extraandina Argentina a 45° S. Anales Del Jardín Botánico de Madrid 62:143-152.
- Bush, M. B., E. Moreno, P. E. De Oliveira, E. Asanzas y P. A. Colinvaux. 2001. The influence of biogeographic and ecological heterogeneity on Amazonian pollen spectra. Journal of Tropical Ecology 17:729-743.
- Bush, M. y R. Rivera. 2001. Reproductive ecology and pollen representation among neotropical trees. Global Ecology and Biogeography 10:359-367.
- Carranza, E. G. 2005. Descripción física y biótica (Vegetación). In La biodiversidad de Michoacán. Estudio de estado. Conabio. UMSNH. Morelia. p. 21-45.
- Chengyu, W., M. B. Bush y M. R. Silman. 2004. Analysis of modern pollen rain on an elevational gradient. Journal of Tropical Ecology 20:113-124.
- Colinvaux, P., E. De Oliveira y E. Moreno. 1999. Amazon pollen manual and atlas. Harwood academic publishers. Amsterdam, The Netherlands. 332 p.
- Conserva, M. E. y R. Byrne. 2002. Late Holocene vegetation change in the Sierra Madre Oriental of Central Mexico. Quaternary Research 58:122-129.
- Davis, M. B. y J. C. Goodlett. 1960. Comparison of the present vegetation with pollen spectra in surface samples from Brownington Pond, Vermont. Ecology 41:346 -357.
- Domínguez-Vázquez, G., G. A. Islebe y R. Villanueva. 2004. Modern pollen rain from the Lacandon Forest, Chiapas, Mexico. Review of Paleobotany and Palynology 131:105-116.
- Domínguez-Vázquez, G. y G. A. Islebe. 2008. The pollen rain as a tool for landscape assesment in a preserved montane forest in southern Mexico. IPC congress. Germany. 239 p.
- Erdtman, O. S. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms. (An introduction to Palynology), Alqmus, Wiksell Stockholm . 539 p.
- Fægri, K. y J. Iversen. 1989. Textbook of pollen analysis. The Blackburn Press, 4a. edición. Munksgaard, Copenhagen. 328 p.
- Fernández-Nava R., J. C. Rodríguez, M. Arreguín y M. Rodríguez. 1998. Listado florístico de la cuenca del río Balsas, México. Polibotanica 9:1-151.
- Graham, A. 1999. Studies in Neotropical paleobotany. XIII. An Oligo-Miocene palynoflora from Simojovel (Chiapas, Mexico). American Journal of Botany 86:17-31.
- Islebe, G. A., R. Villanueva-Gutiérrez y O. Sánchez. 2001. Relación lluvia de polen-vegetación en selvas de Quintana Roo. Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana 69:29-36.
- Islebe, G. A. y O. Sánchez. 2002. History of Late Holocene vegetation at Quintana Roo, Caribbean coast of Mexico. Plant Ecology 160:187-192.
- Jackson, S. T. y J. W. Williams. 2004. Modern analogues in quaternary paleoecology: here today, gone yesterday, gone tomorrow? Annual Review of Earth and Planetary Sciences 32:495-537.
- Juggins, S. 2003. C2: Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualization, version 1.6.8. University of Newcastle, Newcastle.
- Lozano-García, M. S. y E. Martínez-Hernández, 1990. Palinología de los Tuxtlas: especies arbóreas. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Publicaciones Especiales No. 3. México D. F. 61 p.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-179.
- Palacios-Chávez, R., B. Ludlow-Wiechers y R. Villanueva. 1991. Flora Palinológica de la Reserva de la Biosfera de Sian KA' AA. Ciqro. Chetumal, Quintana Roo. 321 p.
- Plue, J., M. Hermy, K. Verheyen, P. Thuillier, R. Saguez y G. Decocq. 2008. Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1600 years after human occupation. Landscape Ecology 23:673- 688.

- Rzedowski, J. 1981. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 341 p.
- Sáenz, C. 1978. Polen y esporas: introducción a la palinología y vocabulario palinológico. H. Blume, Madrid. 89 p.
- Sjögren, P., F. Jacqueline, N. Leeuwen, W.O. Van der Knaap y K. Van de Borg. 2006. The effect of climate variability on pollen productivity, at 1975-2000, recorded in a Sphagnum peat hummock. *The Holocene* 16:277-286.
- Stutz, S. y A. R. Prieto. 2003. Modern pollen and vegetation relationships in mar Chiquita coastal lagoon area, southeastern Pampa grasslands, Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology* 126:183-195.
- Terradas, J. 2001. Ecología de la vegetación. De la ecofisiología de las plantas a la dinámica de comunidades y paisaje. Primera edición. Omega, Barcelona. 703 p.
- Vincens, A., M. A. Dubois, B. Guillet, G. Achoundong, G. Buchet, V. Kamgang, C. de Namur y B. Riera. 2000. Pollen-rain-vegetation relationships along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Review of Paleobotany and Palynology* 110:191-208.



Listado florístico de especies anuales de floración invernal en el noreste de Nuevo León, México

Floristic list of winter-flowering annuals in northeastern Nuevo León, Mexico

Marco Antonio Guzmán-Lucio^{1✉}, Tom Wendt², Beryl Simpson², Marco Antonio Alvarado-Vázquez¹, Rahim Foroughbakhch-Pournavab¹, Marcela González-Álvarez³ y Alejandra Rocha-Estrada¹

¹Departamento de Botánica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Av. Universidad s/n, Ciudad Universitaria, 66451 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

²Plant Resources Center, The University of Texas at Austin, 110 Inner Campus Dr. Stop F0404, Austin, Texas 78712-1771 EUA.

³Herbario, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Av. Universidad s/n, Ciudad Universitaria, 66451 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

✉ marguzlucio@gmail.com

Resumen. La provincia fisiográfica Gran Llanura de Norteamérica en el noreste de Nuevo León, desde el punto de vista florístico ha sido la menos estudiada en el estado. En este estudio se presenta una lista preliminar de las especies anuales que florecen de diciembre a marzo, basada en trabajo de campo y revisión de las colecciones en los herbarios TEX/LL y UNL. Se incluyen 73 especies, de las cuales 85% son nativas y el 15% restante son introducidas. Once especies (15%) se consideran malezas invasoras o nocivas en alguna parte de Norteamérica. Aunque muchas de las especies son ruderales, el conjunto de especies es variado y su importancia biológica y ecológica como componente de la vegetación nativa es desconocida. Nueve especies son registradas como nuevas para la flora de Nuevo León. Este estudio demuestra que la flora de esta región está imperfectamente documentada.

Palabras clave: flora de Nuevo León, Gran Llanura de Norteamérica, flora anual.

Abstract. The northeastern part of Nuevo León falls within the North American Great Plains physiographic province and it has been floristically the poorest studied portion of the state. This study presents a preliminary list of the annual species that flower from December through March, based on field work and review of collections in the TEX/LL and UNL herbaria. Seventy three species are included, of which 85% are native and the rest (15%) are introduced. Eleven species (15%) are considered invasive or noxious weeds in some part of North America. Although many of the species are ruderals, the total group is varied and its biological and ecological importance as a part of the native vegetation is unknown. Nine species are reported as new for the flora of Nuevo León. This study shows that the flora in the region is imperfectly documented.

Key words: flora of Nuevo León, North American Great Plains, annual flora.

Introducción

Las plantas anuales también conocidas como terófitas de acuerdo con el sistema de clasificación basado en las formas de vida de Raunkier (1934), incluyen a las especies que completan su ciclo de vida dentro de un año y cuya parte vegetativa perece tras la producción de semillas, para pasar el periodo desfavorable y sobrevivir del frío o la sequía bajo la forma de una semilla.

En los desiertos de Norteamérica se encuentran en 2 grandes grupos que coinciden con las estaciones de máximas lluvias, por lo tanto, hay anuales que responden a la precipitación que ocurre al final del otoño, invierno y

primavera temprana; mientras que las de verano responden a la precipitación de verano y otoño temprano. No obstante, su adaptación va más allá que la habilidad para germinar a un patrón estacional de lluvias, en contraste a las anuales de verano, en general las de invierno poseen el tipo fotosintético C₃, el cual es menos eficiente lo que se traduce en una menor producción de biomasa y menor tamaño en las bajas temperaturas, germinan durante los periodos fríos y a menudo forman una roseta de hojas que cubre el suelo para aprovechar la temperatura a ese nivel reduciendo los efectos del viento (MacMahon, 1985).

La definición de una planta anual de acuerdo con Correll y Johnston (1970) se refiere a aquellas plantas que duran un año o una estación desde la semilla a la madurez y muerte, reconociendo a las anuales de invierno como plantas que provienen de semillas que germinan en otoño

Recibido: 05 septiembre 2011; aceptado: 26 febrero 2013

y fructifican en la siguiente primavera. El reconocimiento y clasificación de una especie como anual puede resultar muy complejo, su ciclo de vida puede ser tan breve que se desarrolla dentro de una sola estación y se les conoce como plantas efímeras (Shreve, 1951). Algunas pueden comportarse como efímeras no estacionales, las cuales son capaces de germinar y madurar en cualquier estación, siendo la humedad del suelo el factor determinante más que la temperatura de la estación, al igual que las anuales que actúan como facultativas perennes, germinando con las lluvias de invierno-primavera, pero que sobreviven más de un año como perennes de vida corta si las condiciones de temperatura y humedad son persistentes (Felger, 2000). Existen especies que de forma particular inician su ciclo de vida germinando con las lluvias de otoño o invierno, produciendo una roseta de hojas que espontáneamente florece y produce semillas durante la temporada invernal y se extiende aun en la primavera. Este comportamiento de abarcar 1 o 2 estaciones de un año y otra del año subsecuente es el de una típica bianual, pero con un ciclo de vida menor al de un año.

A diferencia de los desiertos, en las zonas semiáridas como la Gran Llanura de Norteamérica en el noreste de México, se desconoce la importancia de las especies anuales, principalmente su biología y ecología, aunque forman una parte importante de la biodiversidad y la biomasa verde tanto en la temporada de invierno-primavera como de verano-otoño en la zona. El objetivo del presente trabajo es dar a conocer la diversidad taxonómica y distribución de este grupo de plantas, como una aportación al conocimiento de la riqueza y ecología de la flora de Nuevo León.

Materiales y métodos

Área de estudio. La región conocida como Gran Llanura de Norteamérica alcanza su límite sur en los estados de Coahuila, Tamaulipas y Nuevo León; en este último estado se extiende a través de su porción noreste, con una cobertura de 23 138.39 km² y una representación estatal del 36.1% (Inegi, 1986). Espacialmente para Nuevo León la Gran Llanura de Norteamérica con referencia en el Datum WGS84 se ubica entre las coordenadas 27°47'58.776" N, 100°11'18.34" O y 25°01'04.404" N, 99°10'39.036" O, así como 25°26'54.060" N, 98°25'19.199" O y 27°11'42.323" N, 100°50'02.940" O. (Fig. 1).

Las características ambientales que prevalecen en la zona de acuerdo con el Inegi (1998) corresponden al tipo semiárido. Fisiográficamente, se caracteriza por la presencia de llanos interrumpidos por lomeríos dispersos, bajos y de pendientes suaves. Es un territorio de bajas altitudes que en el estado se distribuye de noroeste a

sureste con altitudes que por lo general, van de los 100 a los 400 m snm.

En la región se encuentran 3 tipos climáticos que uniformemente presentan una temperatura media anual mayor a 22° C y una temperatura promedio del mes más frío mayor a 18° C, en donde las diferencias climáticas se presentan con respecto a la distribución y proporción de la precipitación. Al norte y este se presenta el clima árido y cálido BSo(h')(x') con lluvias repartidas todo el año y un porcentaje de lluvia invernal mayor al 18% del total anual. Hacia la parte central y oeste predomina el tipo semiárido y cálido BS1(h')(x') con lluvias repartidas todo el año y un porcentaje de lluvia invernal mayor al 18% del total anual. Al sur el clima es semiárido cálido, con lluvias de verano y un porcentaje de lluvia invernal del 5 al 10.2% del total anual.

Los afloramientos que se observan en la región son del tipo sedimentario y predominantemente tienen origen en la era Cenozoica. Los lomeríos de esta región están constituidos principalmente por rocas del tipo lutita-arenisca y en menor grado por conglomerados y lutitas. En las planicies prevalecen los depósitos aluviales formados en el Cuaternario, que forman suelos de considerable espesor, por lo general, mayores a 1 m de profundidad.

La edafología del lugar es muy compleja, formando un variado mosaico de unidades edafológicas, pero existe un estado de prevalencia de las mismas dominando el tipo xerosol, el cual es característico de las zonas áridas y semiáridas. Las precipitaciones bajas hacen que este tipo de suelos sean poco lixiviados, pobres en materia orgánica y generalmente son ricos en calcio. También se encuentran los tipos de suelo vertisol y regosol; los primeros se caracterizan por presentar grietas anchas y profundas que aparecen en la época de sequía, son muy arcillosos y pesados, que cuando se humedecen son muy pegajosos y duros cuando están secos, a veces también son salinos. El tipo regosol puede ser somero y estar limitado por roca o un horizonte cementado o de tepetate; los suelos con mayor profundidad están limitados por material coluvial no consolidado y en general, son susceptibles de variable erosión.

La cubierta vegetal predominantemente está formada por matorrales xerófilos, con 6 tipos principales de vegetación silvestre, de los cuales el matorral espinoso tamaulipeco, mezquital y matorral submontano son los más extensos. En menor dominancia se presenta el matorral desértico micrófilo, el pastizal natural y la vegetación halófila. También se tiene una extensión importante de pastizales cultivados y áreas agrícolas.

Entre los estudios florísticos más relevantes en esta región se tienen los de Villarreal (1979) y Briones (1984), quienes a través de sus respectivos trabajos de

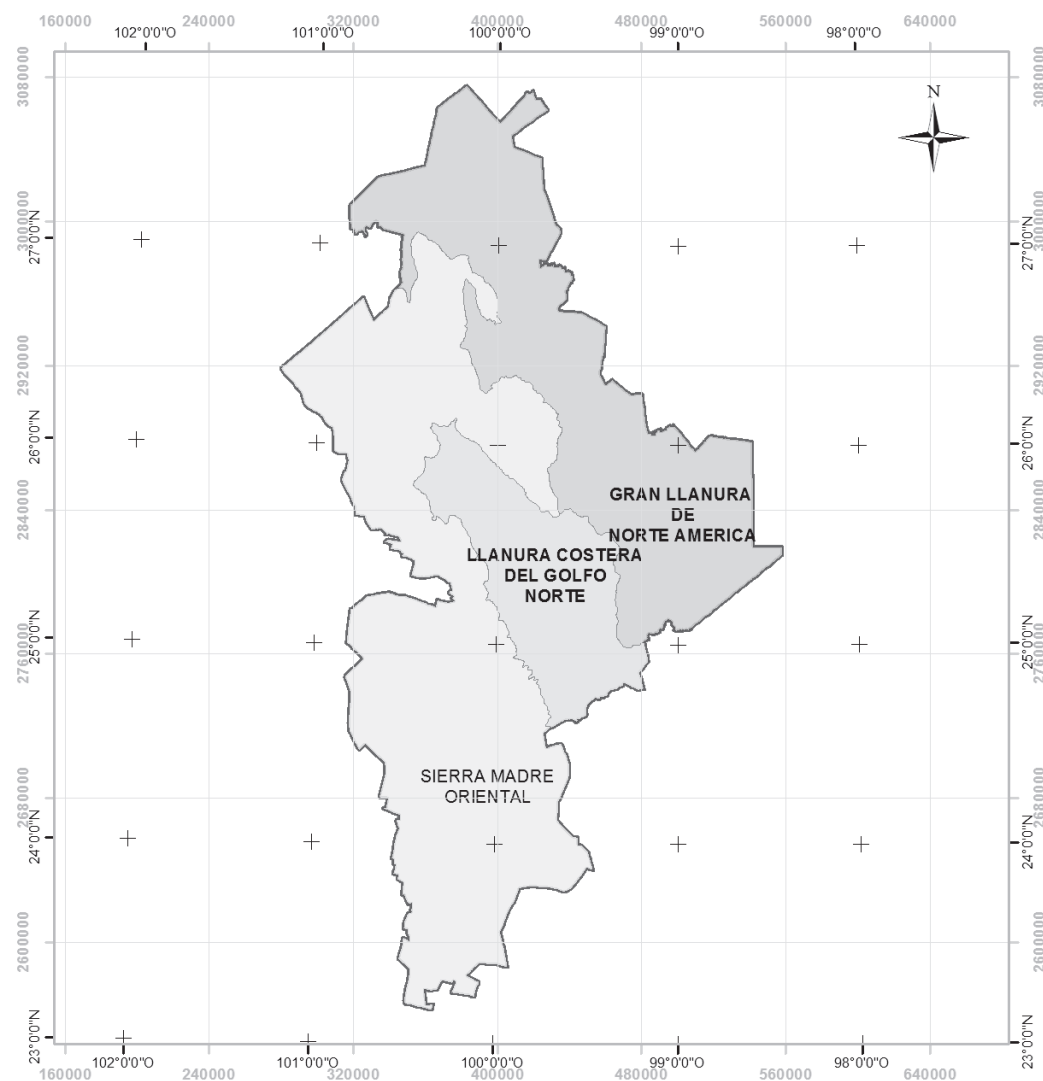


Figura 1. Regionalización fisiográfica de Nuevo León.

tesis de licenciatura aportan un importante registro a nivel municipal sobre la diversidad vegetal de la zona. Por su parte los de Silva (2007) y Guzmán (2009) están enfocados a la diversidad ecológica de los mezquiales de la zona.

Dado el carácter ganadero de la región se han elaborado otros estudios sobre las plantas de interés pecuario, entre ellos se encuentran los de Valdés (1973) acerca de las gramíneas en la zona oriental de Nuevo León. En relación con las plantas forrajeras de la región se tienen los de Mancías (1972), Villarreal (1973), González (1980) y Zermeno (1993). Se tiene también una lista completa de las leguminosas que ocurren en la porción norte de Nuevo León (Estrada et al., 2005). Adicionalmente, González (1976) se enfoca sobre las plantas nocivas al ganado en el noroeste de Nuevo León.

Otros trabajos relevantes sobre la diversidad botánica con impacto en la región son las listas florísticas del estado de Nuevo León, sintetizadas por Villarreal y Estrada (2008), así como Velasco (2009) y Velasco et al. (2011).

Es importante mencionar las colecciones botánicas existentes en los herbarios UNL (10 especies) y en el TEX-LL (38 especies) como registros de especies anuales fechados en el periodo invernal de distintos años pero colectados en la zona de estudio.

Procedimiento. La delimitación del polígono Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León y la distribución municipal en la zona de estudio se presenta en la figura 2. Dentro de este contexto geográfico se aplicó un muestreo selectivo por recorrido en las porciones norte, centro y sur, abarcando los municipios de Agualeguas, Anáhuac,

General Bravo, Los Herreras, Melchor Ocampo y Parás, con la finalidad de lograr un mayor cubrimiento del área. En total se establecieron 28 puntos para la colecta de especímenes, efectuándose los recorridos durante la temporada invernal que comprendió el periodo diciembre 2009 a marzo 2010.

Las especies incluidas en el presente listado son aquellas que siempre o frecuentemente demuestran un ciclo de vida anual y presentaron flores durante el periodo diciembre a marzo. De un total de 540 colectas diferentes, 143 fueron de especies anuales.

Las muestras botánicas se identificaron en el herbario TEX/LL. El principal recurso taxonómico para la identificación de especies fue el trabajo de Correll y Johnston (1970); además, se utilizaron diversos volúmenes del tratado Flora of Norteamérica North of Mexico (2003

y 2007) para los volúmenes respectivos 25 y 24 familia Poaceae y (2006 en todos los casos) para los volúmenes 19, 20 y 21 familia Asteraceae.

La lista obtenida con la colecta de anuales de invierno se complementó con registros de los herbarios TEX/LL y UNL referidas al periodo invernal. La nomenclatura y el estatus de nativa/introducida a Norteamérica considera la base de datos PLANTS (USDA/NRCS, 2010a), con la excepción de *Solanum* (Schilling, 1981), *Cenchrus* (Zuloaga et al., 2003), Brassicaceae (Al-Shehbaz, 2010) y *Euphorbia* (TROPICOS.ORG., 2013).

Resultados

La diversidad florística de especies anuales con floración en el periodo invernal fue de 73 especies (Cuadro

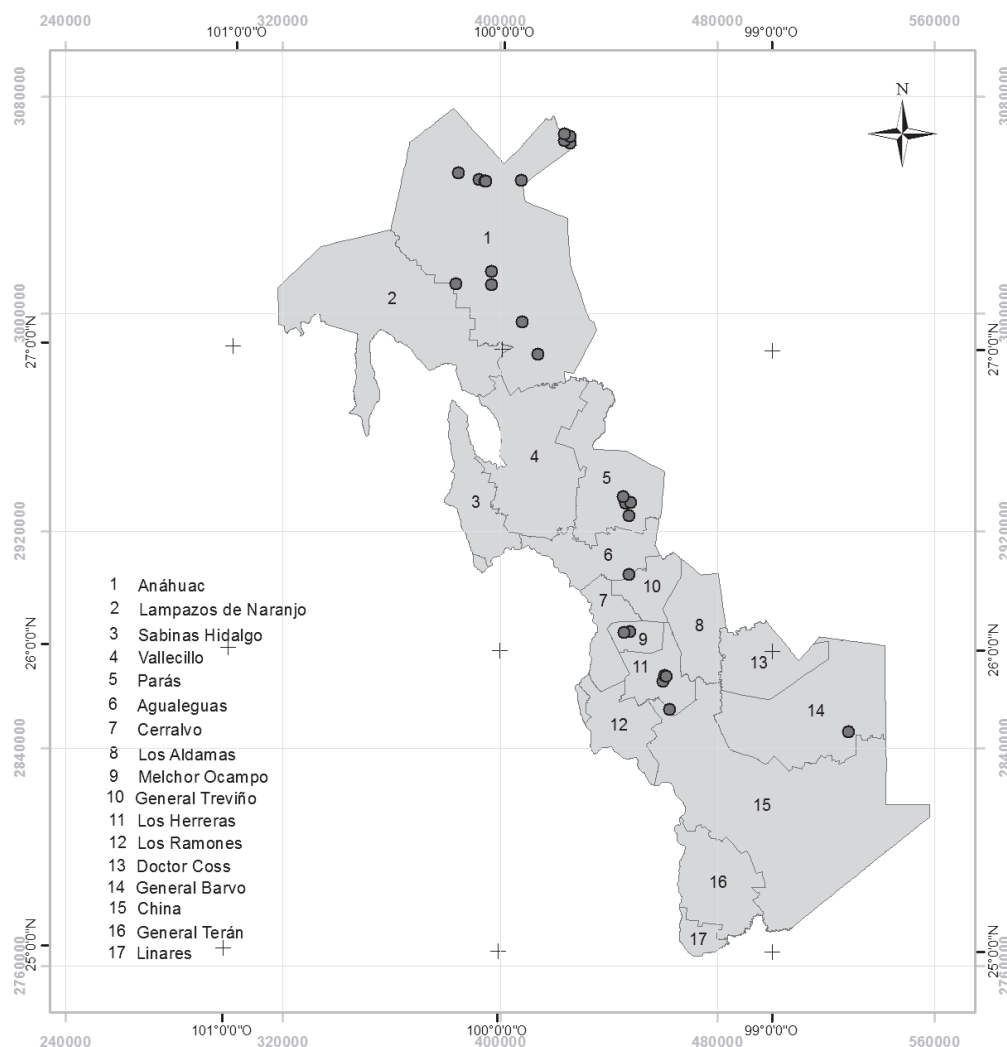


Figura 2. Polígono de la Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León y distribución municipal.

1). Las familias que aportaron el mayor número de taxa y que en esencia caracterizaron este tipo especializado de vegetación herbácea fueron: Asteraceae (18 especies), Brassicaceae (8), Poaceae (7) y Euphorbiaceae (6), constituyendo en su conjunto el 53% de las especies. El género mejor representado es *Euphorbia* con 4 especies.

En cuanto al origen de los elementos de este tipo de flora se observa una predominancia de especies nativas sobre las introducidas; no obstante, hubo un importante aporte de especies introducidas, registrándose 11 taxa no nativos a Norteamérica, principalmente gramíneas, procedentes de Europa (Cuadro 2).

El trabajo de campo produjo 68 especies, y con la revisión de los herbarios TEX/LL y UNL se recopilieron 41 especies, de las cuales sólo 5 no fueron recolectadas en las salidas de campo. Se reportan 9 especies que representan nuevos registros para Nuevo León (Cuadro 3).

Las especies más ubicuas con una amplia distribución a través de la región fueron *Astragalus emoryanus* (Rydb.) Cory, *Nama hispidum* A. Gray, *Nama jamaicensis* L., *Parietaria pensylvanica* Willd. y *Glandularia quadrangulata* (A. Heller) Unger.

Entre las plantas reconocidas como especies invasivas o malezas nocivas en por lo menos alguna parte de Norteamérica (USDA/NRCS, 2010b) y que se encontraron en el área, están: *Amaranthus viridis* L., *Argemone mexicana* L., *Cenchrus incertus* M. A. Curtis, *Chenopodium murale* L., *Dactyloctenium aegyptium* (L.) Willd., *Descurainia pinnata* (Walter) Britton ssp. *brachycarpa* (Richardson) Detling, *Echinochloa colona* (L.) Link, *Eclipta prostrata* (L.) L., *Lepidium virginicum* L. ssp. *virginicum*, *Monolepis nuttalliana* (Schult.) Greene, *Parietaria pensylvanica* Willd., *Portulaca oleracea* L., *Salsola tragus* L., *Sisymbrium irio* L., *Solanum americanum* Mill., *Sonchus oleraceus* L. y *Tridax procumbens* L.

Discusión

La flora invernal de especies anuales de la Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León representa un grupo diverso de especies nativas e introducidas de especies ruderales y de vegetación menos perturbada, de especies estrictamente invernales y otras que pueden florecer durante gran parte del año, de especies con flores muy atractivas “wildflowers” y otras que no son tan llamativas. El 85% son especies nativas, lo que indica que las anuales de invierno probablemente han jugado un papel importante en los matorrales de la región desde antes del disturbio intensivo del ser humano.

Aunque muchas son especies estrictamente anuales, algunas otras pueden llegar a durar más de un año bajo condiciones favorables, en contraste otras tienen una vida

efímera. Algunas son especies que florecen solamente en el invierno y/o primavera, mientras otras son especies que pueden florecer durante un periodo mucho más amplio. Para efecto del presente listado se consideraron las especies de vida estrictamente anual o efímera que florecieron dentro del periodo invernal mencionado, independientemente si por las condiciones ambientales su floración se extiende a la primavera o verano.

La diversidad encontrada representa una porción importante de la flora total del área, con 73 especies distribuidas en 60 géneros y 22 familias. Las familias con mayor número de especies fueron Asteraceae, Brassicaceae, Poaceae y Euphorbiaceae, por lo cual queda de manifiesto que al igual que en los desiertos como se describe en Felger (2000), la zona semiárida de la región también tienen una fuerte representación de especies de las familias Brassicaceae y Asteraceae, que incluyen muchos elementos que germinan y florecen en etapas tempranas de la estación fría. La presencia de especies anuales en la zona durante la época invernal está muy relacionada con el hecho de que muchas de las especies efímeras de invierno-primavera tienen afinidades templadas o norteadas.

El trabajo de Villarreal y Estrada (2008) representa el listado más extenso de plantas vasculares elaborado para el estado de Nuevo León con 3 284 taxa, de los cuales 719 (21.89%) se encuentran registrados para el total de municipios que comprende esta porción de la Gran Llanura de Norteamérica. No obstante, si de la lista regional mencionada se consideran únicamente los municipios involucrados en este estudio su riqueza florística asciende a tan solo 129 taxa (17.94%) provenientes de la distribución de registros municipal: Agualeguas (29), Anáhuac (55), General Bravo (44), Los Herreras (15), Parás (11) y Melchor Ocampo (0). Con esta información numérica es posible analizar el aporte de la riqueza florística generada con esta investigación de especies anuales (73 taxa) en 2 niveles. Al comparar con la lista regional (719 taxa), se tiene similitud en 46 taxa (6.16%) y un aporte de 27 taxa no registrados, pero si se comparan las listas para los municipios involucrados referentes en ambos estudios se tiene una similitud de tan sólo 4 taxa (2.02%) y un aporte en la investigación de 69 taxa no registrados para estos municipios. Este aporte de taxa anuales no registrados en Villarreal et al. (2008), al igual que la ausencia de registros para el municipio de Melchor Ocampo, reflejan la escasez de recolectas y en particular, de las anuales en la zona y un potencial para incrementar el conocimiento de la riqueza florística del estado de Nuevo León.

El número de especies anuales de un tipo particular de flora puede ser alto y tener una marcada proporcionalidad de las especies anuales en relación con las demás formas de vida, como es el caso del Desierto de Sonora, en donde los

Cuadro 1. Lista florística de especies anuales de floración invernal de la Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León

<i>Taxa</i>	<i>Familia</i>
<i>Amaranthus polygonoides</i> L.	Amaranthaceae
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Amaranthaceae
<i>Tidestromia lanuginosa</i> (Nutt.) Standl.	Amaranthaceae
<i>Ammoselinum butleri</i> (Engelm. ex S. Watson) J.M. Coult. et Rose	Apiaceae
<i>Ammoselinum popei</i> Torr. et A. Gray	Apiaceae
<i>Aphanostephus ramosissimus</i> DC. var. <i>ramosissimus</i>	Asteraceae
<i>Coreopsis tinctoria</i> Nutt.	Asteraceae
<i>Diaperia verna</i> (Raf.) Morefield	Asteraceae
<i>Dichetophora campestris</i> A. Gray	Asteraceae
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	Asteraceae
<i>Erigeron tenellus</i> DC.	Asteraceae
<i>Florestina tripteris</i> DC.	Asteraceae
<i>Gamochaeta pensylvanica</i> (Willd.) Cabrera	Asteraceae
<i>Helenium quadridentatum</i> Labill.	Asteraceae
<i>Hymenoxys odorata</i> DC.	Asteraceae
<i>Packera tampicana</i> (DC.) C. Jeffrey	Asteraceae
<i>Palafoxia texana</i> DC.	Asteraceae
<i>Pectis angusifolia</i> Torr. var. <i>tenella</i> (DC.) Keil	Asteraceae
<i>Sanvitalia ocyroides</i> DC.	Asteraceae
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae
<i>Symphyotrichum expansum</i> (Spreng.) G.L. Nesom	Asteraceae
<i>Trichocoronis rivularis</i> A. Gray	Asteraceae
<i>Tridax procumbens</i> L.	Asteraceae
<i>Cryptantha mexicana</i> (Brandeggee) I.M. Johnst.	Boraginaceae
<i>Descurainia pinnata</i> (Walt.) Britt. ssp. <i>brachycarpa</i> (Richards.) Detl.	Brassicaceae
<i>Draba cuneifolia</i> Torr. et A. Gray var. <i>integrifolia</i> S. Watson	Brassicaceae
<i>Lepidium lasiocarpum</i> Nutt. ssp. <i>wrightii</i> (A. Gray) Thellung	Brassicaceae
<i>Lepidium virginicum</i> L. ssp. <i>virginicum</i>	Brassicaceae
<i>Physaria argyrea</i> (A. Gray) O'Kane et Al-Shehbaz ssp. <i>argyrea</i>	Brassicaceae
<i>Rorippa teres</i> (Michx.) R. Stuckey	Brassicaceae
<i>Sisymbrium irio</i> L.	Brassicaceae
<i>Synthlipsis greggii</i> A. Gray	Brassicaceae
<i>Chenopodium murale</i> L.	Chenopodiaceae
<i>Chenopodium pratericola</i> Rydb.	Chenopodiaceae
<i>Monolepis nuttalliana</i> (Schult.) Greene	Chenopodiaceae
<i>Salsola tragus</i> L.	Chenopodiaceae
<i>Acalypha poiretii</i> Spreng.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia glyptosperma</i> Engelm.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia laredana</i> Millsp.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia prostrata</i> Aiton	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia serpens</i> Kunth	Euphorbiaceae

Cuadro 1. Continúa

<i>Croton leucophyllus</i> Mull. Arg.	Euphorbiaceae
<i>Astragalus emoryanus</i> (Rydb.) Cory	Fabaceae
<i>Astragalus nuttallianus</i> DC. var. <i>zapatanus</i> Barneby	Fabaceae
<i>Lupinus texensis</i> Hook.	Fabaceae
<i>Vicia ludoviciana</i> Nutt. ssp. <i>ludoviciana</i>	Fabaceae
<i>Erodium texanum</i> A. Gray	Geraniaceae
<i>Nama hispidum</i> A. Gray	Hydrophyllaceae
<i>Nama jamaicense</i> L.	Hydrophyllaceae
<i>Phacelia congesta</i> Hook.	Hydrophyllaceae
<i>Linum elongatum</i> (Small) Winkl.	Linaceae
<i>Linum lundellii</i> C.M. Rogers	Linaceae
<i>Oenothera tetraptera</i> Cav.	Onagraceae
<i>Argemone mexicana</i> L.	Papaveraceae
<i>Plantago rhodosperma</i> Decne.	Plantaginaceae
<i>Aristida adscensionis</i> L.	Poaceae
<i>Cenchrus incertus</i> M.A. Curtis	Poaceae
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Poaceae
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	Poaceae
<i>Eragrostis barrelieri</i> Daveau	Poaceae
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Janchen	Poaceae
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.	Poaceae
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae
<i>Portulaca pilosa</i> L.	Portulacaceae
<i>Oligomeris linifolia</i> (Vahl.) J.F. Macbr.	Resedaceae
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae
<i>Galium proliferum</i> A. Gray	Rubiaceae
<i>Veronica peregrina</i> L. ssp. <i>xalapensis</i> (Kunth) Pennell	Scrophulariaceae
<i>Calibrachoa parviflora</i> (Juss.) D'Arcy	Solanaceae
<i>Solanum americanum</i> Mill.	Solanaceae
<i>Parietaria pensylvanica</i> Willd.	Urticaceae
<i>Urtica chamaedryoides</i> Pursh	Urticaceae
<i>Glandularia quadrangulata</i> (A. Heller) Umber	Verbenaceae

porcentajes de este grupo de especies anuales fluctúa entre el 46% (Felger, 2000) para el Desierto del Colorado que con 15 000 km² representa una fracción del Gran Desierto de Sonora y 50% (Venable and Pake, 1999 in Felger, 2000) para el Desierto de Sonora con 310 362 km² en su conjunto. En el caso de la región semiárida que prevalece en la Gran Llanura del noreste de Nuevo León, la falta de un conocimiento completo sobre las especies anuales no permite precisar la proporción de anuales con respecto a las otras formas de vida, ya que no sólo se requiere aumentar el número de colectas representativas en los municipios

estudiados y los restantes, también deben considerarse las anuales presentes en el periodo de verano-otoño.

El Desierto del Colorado en el noroeste de Sonora con condiciones completamente desérticas y la Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León con condiciones semidesérticas, tienen superficies relativamente aproximadas; por tanto, si se comparan con base en la diversidad taxonómica, encontramos que la similitud entre familias es prácticamente igual, exceptuando la familia Linaceae que no se encuentra en esta región desértica. El número de géneros y especies de plantas anuales registrado

Cuadro 2. Procedencia de especies anuales de floración invernal no nativas a Norteamérica en la porción de la Gran Llanura de Norteamérica correspondiente a Nuevo León

Taxa	Familia	Origen
<i>Sonchus oleraceus</i> L.	Asteraceae	Europa
<i>Tridax procumbens</i> L.	Asteraceae	Tropical
<i>Sisymbrium irio</i> L.	Brassicaceae	Europa
<i>Chenopodium murale</i> L.	Chenopodiaceae	Europa, Asia y África
<i>Salsola tragus</i> L.	Chenopodiaceae	Europa y Asia
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.	Poaceae	Trópicos del Viejo Mundo
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link	Poaceae	Trópicos del Viejo Mundo
<i>Eragrostis barrelieri</i> Daveau	Poaceae	Mediterráneo
<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Vign. ex Janchen	Poaceae	Europa
<i>Tragus berteronianus</i> L.	Poaceae	Viejo Mundo
<i>Portulaca oleracea</i> L.	Portulacaceae	Europa

Cuadro 3. Nuevos registros de especies anuales de floración invernal para el estado de Nuevo León

Taxa	Familia
<i>Amaranthus viridis</i> L.	Amaranthaceae
<i>Ammoselinum butleri</i> (Engelm. ex S. Watson) J.M. Coult. et Rose	Apiaceae
<i>Roripa teres</i> (Michx.) R. Stuckey	Brassicaceae
<i>Chenopodium pratericola</i> Rydb.	Chenopodiaceae
<i>Monolepis nuttalliana</i> (Schult.) Greene	Chenopodiaceae
<i>Acalypha poiretii</i> Spreng.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia glyptosperma</i> Engelm.	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia laredana</i> Millsp.	Euphorbiaceae
<i>Astragalus nuttallianus</i> DC. var. <i>zapatanus</i> Barneby	Fabaceae

en la Gran Llanura de Norteamérica, aun cuando la separación geográfica con el Desierto del Colorado es muy grande, coincide entre géneros en un 60% y en un 37% entre especies. Lo que denota la influencia de las especies de zonas templadas nortañas sobre los desiertos y zonas semiáridas en las temporadas invernales.

El número de especies registrado en la Gran Llanura de Norteamérica en Nuevo León, aunque es considerable, dista de ser completo. El hecho de que el número de especies registradas en los herbarios citados representa apenas 41 (56%) de las 73 especies aquí reportadas, indica claramente que la flora de la región no está representada completamente en los herbarios. El reporte de 9 especies como nuevos registros que complementan las listas florísticas existentes para el estado, confirma el déficit de representación botánica. Por otro lado, las 68 especies colectadas en las salidas de campo representan solamente la flora anual de ciertos sitios durante el periodo diciembre

a marzo de un solo año. Los patrones de lluvia y de temperatura, los tipos de suelos y los efectos del disturbio afectan fuertemente la distribución, la germinación, la sobrevivencia y la floración de las especies anuales, de tal manera que es muy probable que salidas de campo futuras en otros años y a otros sitios aportarán más especies a este listado.

El estudio de las especies anuales y en general también de las plantas perennes durante la temporada invernal, es un recurso indispensable que sin duda puede aportar valiosa información ecológica, pero también lograr la recopilación más completa de la diversidad que se efectúa normalmente a finales del invierno e inicio de la primavera.

Agradecimientos

Se agradece al Conacyt a través de la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico y Académico, y la Dirección de

Planeación, Evaluación y Seguimiento Científico, por el apoyo económico otorgado al primer autor dentro de la Convocatoria 2009-2010 para estancias postdoctorales y sabáticas al extranjero y para la consolidación de grupos de investigación. Al Dr. B. L. Turner, Dr. J. Henrickson, Dr. J. Panero y L. Woodruff del herbario TEX/LL por su apoyo durante la estancia para realizar el presente estudio. A la Dra. Marcela González-Álvarez del Herbario UNL, Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Nuevo León.

Literatura citada

- Al-Shehbaz, I. A. 2010. Brassicaceae. *In* Flora of North America Editorial Comitee (eds.). 1993. Flora of North America North of Mexico. 16+ vols. New York and Oxford. Vol. 7, p. 224-746.
- Briones, O. L. 1984. Sinecología y florística de Lampazos de Naranjo, Nuevo León, México, con énfasis en la Gran Llanura. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 81 p.
- Correl, D. S. y M. C. Johnston. 1970. Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation. Renner, Texas. 1881 p.
- Estrada, E., J. A. Villareal y E. Jurado. Leguminosas del norte del estado de Nuevo León, México. *Acta Botanica Mexicana* 73:1-18.
- Felger, R. S. 2000. Flora of the Gran Desierto and río Colorado of Northwestern Mexico. The University of Arizona Press. Tucson. 673 p.
- Flora of North America Editorial Committee (eds.). 1993. Flora of North America North of Mexico. New York and Oxford. Asteraceae. Vol. 19, 20 y 21, 2006.
- Flora of North America Editorial Committee (eds.). 1993. Flora of North America North of Mexico. New York and Oxford. Poaceae Vol. 24, 2007, vol. 25, 2003.
- González, M. S. 1976. Contribución al estudio de las plantas nocivas al ganado en los municipios de Bustamante, Villaldama y Lampazos de Naranjo, Nuevo León, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 74 p.
- González, R. M. 1980. Evaluación de los arbustos forrajeros en el campo experimental de la Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la Universidad Autónoma de Nuevo León, en el municipio de China, Nuevo León. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 51 p.
- Guzmán, M. A. 2009. Distribución, sistemática y algunos aspectos ecológicos del mezquite *Prosopis* spp. (L.) en el estado de Nuevo León, México. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 196 p.
- Inegi (Instituto nacional de estadística, geografía e informática). 1986. Síntesis Geográfica de Nuevo León. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D. F. 170 p.
- Inegi (Instituto nacional de estadística, geografía e informática). 1998. Presentación digital de la Serie II 1980. Conjunto de datos vectoriales de las cartas temáticas: fisiografía, climas, geología, suelo, vegetación. Escala 1:250000. Aguascalientes, México.
- Mancías, B. M. 1972. Contribución al conocimiento de los nopales forrajeros *Opuntia* spp. de la región nor-oriente de Nuevo León. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 57 p.
- MacMahon, J. A. 1985. Deserts. Alfred A. Knopf Inc. New York. 638 p.
- Raunkiaer, C. 1934. The life-forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press. Oxford. 632 p.
- Schilling, E. E. 1981. Systematics of *Solanum* sect. *Solanum* (Solanaceae) in North America. *Systematics Botany* 6:175-185.
- Shreve, F. 1951. Vegetation of the Sonoran desert. Carnegie Institution of Washington. Washington, D. C. 192 p.
- Silva, H. A. 2007. Composición florística, estructura de la vegetación y algunos parámetros ecológicos de los mezquites del centro y norte de Nuevo León. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 106 p.
- Tropicos.org. 2013. Missouri Botanical Garden. Saint Louis Missouri, 63110. <http://www.tropicos.org>; última consulta: 26.II.2013.
- USDA/NRCS. 2010a. The plants database. National Plant Data Center, Baton Rouge, Luisiana, 70874-4490. <http://plants.usda.gov>; última consulta: 14.VII.2010.
- USDA/NRCS. 2010b. Weeds of the U.S. Composite List. National Plant Data Center, Baton Rouge, Luisiana, 70874-4490, EUA. <http://plants.usda.gov/java/noxiousDriver>; última consulta: 14.VII.2010.
- Valdés, J. 1973. Datos ecológicos de las gramíneas del oriente del estado de Nuevo León, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 81 p.
- Velasco, C. G. 2009. Flora del estado de Nuevo León, México: diversidad y análisis espacio-temporal. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 272 p.
- Velasco, C. G., G. J. Alanís, M. A. Alvarado, L. Ramírez y R. Foroughbakhch. 2011. Flora endémica de Nuevo León, México y estados colindantes. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 5:275-289.
- Venable, D. L. and C. E. Pake. 1999. Population ecology of Sonoran Desert annual plants. *In* Ecology of Sonoran Desert plants and plants communities, R. H. Robichaux (ed.). University of Arizona Press, Tucson. p. 115-142.
- Villarreal, G. 1973. Contribución al estudio de los principales arbustos forrajeros en el oriente del estado de Nuevo León, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 61 p.
- Villarreal, J. A. 1979. Vegetación del municipio de Los Ramones, Nuevo León, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey 68 p.

- Villarreal, J. A. y E. Estrada. 2008. Listados florísticos de México. XX. Flora de Nuevo León. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 153 p.
- Zermeño, C. E. 1993. Aspectos de la ecología trófica del venado cola blanca Texano (*Odocoileus virginianus texanus*) en el Rancho San José, Anáhuac, Nuevo León. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Monterrey. 63 p.
- Zuloaga, F. O., O. Morrone, G. Davidse, T. S. Filgueiras, P. M. Paterson, R. J. Soreng y E. J. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World Grasses (Poaceae): III Subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae and Danthonioideae. Smithsonian Institution. Contributions from the United States National Herbarium 46:1-662.



Abundancia, distribución en los forófitos y producción de frutos de la primera población de *Telipogon helleri* (Orchidaceae) descubierta en México

Abundance, distribution within phorophytes and fruit production of the first population of *Telipogon helleri* (Orchidaceae), discovered in Mexico

Alfredo García-González[✉] y Anne Damon

El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Tapachula. Carretera Antiguo Aeropuerto km 2.5, 30700 Tapachula, Chiapas, México.
[✉] alfredmx22@gmail.com

Resumen. Se estudió la distribución en los forófitos y se detalla la producción de frutos de las 46 plantas de *Telipogon helleri*, recientemente registradas en México por Solano et al. (2011). Se caracterizó el cafetal, se determinaron las clases de vida de cada planta de orquídea, inmaduras y adultas, distribución vertical; tronco, horquetas, ramas y ramillas; y orientación que tenían en los forófitos. De las plantas de *T. helleri*, 97.83% son adultas, lo que sugiere limitación en el reclutamiento. Sobre cafetos crecían 10 plantas de *T. helleri*, 21.74% del total y 36 ocupaban árboles de sombra (78.26%). Incluyendo cafetos y árboles, 73.92% de la población (34 plantas) crecía en el tronco. Entre 2.1-4 m de altura estaba 78.26% de las plantas. Se contabilizaron 51 inflorescencias con 181 flores, de las cuales 23.76% formaron frutos (43 frutos). *Telipogon helleri* aún tiene una población muy incipiente y localizada, siendo imprescindible monitorearla para ver su comportamiento a largo plazo y evaluar su relación con las demás especies de epífitas vasculares presentes en el agroecosistema cafetalero.

Palabras clave: cafeto, *Inga micheliana*, orquídea epífita, distribución vertical, clases de vida, polinización.

Abstract. The phorophytes distribution was studied and the fruit production of the 46 *Telipogon helleri* (Orchidaceae) plants, recently registered in Mexico by Solano et al. (2011), was detailed. The coffee plantation was characterized, the life stages of every orchid plant (immature and adult), the vertical distribution (trunk, forks, branches, twigs) and the orientation they had in the phorophytes were determined. From *T. helleri* plants, the 97.83% are adults, what suggests there is recruiting limitation. A number of 10 *T. helleri* plants grew up over coffee bushes (21.74% of the total) and 36 of the same species occupied shade trees (78.26%). Considering coffee bushes and shade trees, the 73.92% of the population (34 plants) grew up in the trunk. The 78.26% of the plants was between 2.1-4 m of height. A quantity of 51 inflorescences with 181 flowers was assessed, from which the 23.76% formed fruits (43 fruits). *Telipogon helleri* still has a very incipient and located population, that is why it is essential to monitor it in order to see what its behavior might be in future and to evaluate its relationship with the rest of vascular epiphytes present in the coffee agroecosystem.

Key words: coffee bush, *Inga micheliana*, epiphytic orchid, vertical distribution, life class, pollination.

Introducción

México, con su variedad de ecosistemas, posee una gran diversidad de orquídeas, con aproximadamente 1 150 especies registradas actualmente (Espejo et al., 2004), cifra que probablemente aumente a 1 300-1 400 especies, con la continuidad de los estudios de esta familia botánica (Hágsater et al., 2005).

La región del Soconusco en el estado de Chiapas, al suroeste del país, fronteriza con Guatemala, tiene una superficie de 5 475 km² que incluye llanuras costeras y

parte de la cordillera de la sierra Madre, con ecosistemas de bosques tropicales y templados (Sánchez y Jarquín, 2008). A pesar de la sistemática destrucción de los ecosistemas de la región, podemos encontrar 293 especies de orquídeas, considerándose el corredor biológico Tacaná-Boquerón como la segunda región con mayor riqueza de orquídeas en México, después de El Mormón-Las Margaritas-Montebello (Damon, 2011).

El bosque mesófilo de montaña o bosque nublado, es el ecosistema más rico en orquídeas del mundo y del país, 60% de la flora de orquídeas de México es originaria de este hábitat. En el Soconusco aún existen fragmentos de bosque nublado, pero la mayor parte ha sido transformado en plantaciones de café (*Coffea arabica* L.) (Hágsater et

Recibido: 28 septiembre 2012; aceptado: 04 abril 2013

al., 2005). No obstante, este tipo de cafetales siempre que sean cultivos de bajo impacto o tradicionales de sombra, es uno de los agroecosistemas perennes que más semejan las condiciones de las selvas y bosques originales, y en ellos logran desarrollar su ciclo de vida numerosas especies de plantas y animales (Moguel y Toledo, 1999; Sherry, 2000; Espejo et al., 2004; Hágsater et al., 2005; Solis-Montero et al., 2005; Manson et al., 2008a, b). Al menos 213 especies de orquídeas, 18.52% del total de México, se pueden encontrar dentro de las plantaciones de café (Espejo et al., 2004).

Telipogon helleri (L. O. Williams) N. H. Williams y Dressler fue registrada por primera vez para México en 2009, con una población de 46 plantas creciendo en Benito Juárez El Plan, en la zona de amortiguamiento de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná de la región del Soconusco, Chiapas, en un cafetal tradicional de sombra, derivado de bosque mesófilo de montaña con elementos de la selva mediana perennifolia (Solano et al., 2011). Previamente la especie fue reportada para Nicaragua (Williams, 1962) y posiblemente también esté presente en Costa Rica y Guatemala (Solano et al., 2011).

Telipogon helleri es una planta epífita con una forma poco usual dentro de la familia Orchidaceae. Es una planta pequeña de hasta 12 cm de alto, incluyendo la inflorescencia, puede tener de 1-3 hojas, de 6-10 cm × 1-2 mm, basales, erectas, dísticas, membranosas, linear-lanceoladas, acuminadas, dentadas a lo largo de los márgenes y deciduas. Tiene raíces gruesas, carnosas, ligeramente aplanadas de 2-4 mm de grosor. Florece entre octubre y enero y la inflorescencia es una panícula erecta de 7-8.5 cm de largo, saliendo de las axilas de las hojas. Las flores son diminutas de 4.5-5 mm de diámetro, con apertura escalonada, sépalos y pétalos verde púrpura, labelo púrpura oscuro (Solano et al., 2011).

Al ser *T. helleri* una especie recientemente registrada para México, con una población relativamente pequeña y muy localizada, se decidió estudiar su distribución en los forófitos que ocupa su estructura poblacional y su producción de frutos, para conocer más de las características y comportamiento de esta orquídea en el agroecosistema cafetalero donde se localiza.

Materiales y métodos

Caracterización del sitio. El estudio se desarrolló durante el año 2009, en una plantación de café (*C. arabica*) de sombra de 20 años de edad, en la comunidad rural Benito Juárez El Plan (BJ), en la región del Soconusco, municipio de Cacahoatán, Soconusco, Chiapas, México. En este cafetal no se aplican agroquímicos y anualmente sólo se realizan 2 limpiezas de maleza y 1 poda ligera. La

plantación se localiza aproximadamente a 1 400 m snm, en los 15°5'15" N y 92°8'55" O. El promedio anual de precipitación es de 3 730 mm y la temperatura promedio es de 20.7° C (García, 1988). En este cafetal se encuentra la única población conocida en México de *T. helleri* (Solano et al., 2011).

Toma de datos. Se realizaron transectos exploratorios, de longitud variable en dependencia de la dificultad del terreno, por todo el cafetal y varios parches de bosque cercanos, intentando localizar plantas de *T. helleri*; se recorrieron aproximadamente 4 ha. La búsqueda se realizó a simple vista y con binoculares cuando fue necesario. Se localizaron e identificaron todos los forófitos donde crecía *T. helleri* y se extendió la unidad de muestreo a 1 875 m² (0.1875 ha) de cafetal alrededor de la población de la orquídea, por considerarse esta área como la de mayor influencia sobre la población. En este trabajo el término forófito sólo se utiliza para los árboles y cafetos donde crecía *T. helleri* (García-González y Pérez, 2011).

Altura y DAP de los forófitos y los forófitos potenciales. Además de los forófitos identificados, se midió la altura y DAP (diámetro a la altura del pecho, a 1.3 m del suelo), de todos los árboles de sombra y cafetos dentro del área de muestreo (1 875 m²). La altura (m) se estimó empleando una vara recta de madera, de 4 m de largo, graduada a intervalos de 50 cm (García-González et al., 2011). El DAP (cm) se determinó midiendo la circunferencia (C) del tronco y luego aplicando a este valor la fórmula $DAP = C / \pi$. De forma similar se determinó el diámetro y la altura de los forófitos.

Distribución vertical. Para establecer la zonación vertical de *T. helleri*, los cafetos fueron divididos en tronco, horquetas, ramas, ramillas, y los árboles de sombra en tronco, horquetas, ramas, según la zonación propuesta por García-González et al. (2011), específicamente para este tipos de forófitos.

Orientación en el forófito. Mediante 4 tramos de cuerda de 2 m, que fueron colocados en el suelo en forma de cruz, teniendo como punto central el tronco de los forófitos y empleando una brújula, se estimó la orientación en que se encontraba ubicada cada orquídea en el forófito: norte (N), sur (S), este (E), oeste (O), noroeste (NO), noreste (NE), sureste (SE) y suroeste (SO).

Parámetros poblacionales. Todas las plantas de orquídea se incluyeron en 2 clases de vida, las que presentaban indicios de floración actual o de años anteriores fueron consideradas como adultas y las restantes como plantas inmaduras. Se contaron y midieron las inflorescencias producidas por cada planta adulta de *T. helleri*. En cada inflorescencia se contó el número de flores y de frutos.

Análisis estadísticos. Por el reducido número de plantas

sólo se aplicó estadística descriptiva. Se utilizó la media y la desviación estándar. El programa SPSS 15.0 se empleó para hacer un gráfico de frecuencias con las categorías de altura a las que se encontraron las plantas de *T. helleri* en cada forófito (bajo= 0-2 m, medio= 2.1-4 m, alto= 4.1-6 m). Los datos de altura se dividieron equitativamente en 3 categorías, teniendo en cuenta los mínimos y máximos donde se localizaron orquídeas en cada forófito.

Resultados

Árboles de sombra y cafetos, densidad, altura y diámetro. En los 1 875 m² (0.1875 ha) estudiados se encontraron 38 árboles de sombra de 5 especies (*Inga micheliana* Harms., *Inga lauriana* (Sw.) Willd., *Trema micrantha* Blume, *Citrus* sp., *Vernonia deppeana* Less.). *Inga micheliana* fue la especie más abundante con 31 árboles. Se contabilizaron 410 cafetos (*C. arabica*). En el área muestreada, la densidad de árboles de sombra fue de 0.02 árboles/m² (202.66 árboles/ha) y la de cafetos de 0.218 cafetos/m² (2 187 cafetos/ha) en el área muestreada. La densidad general fue de 0.238 plantas/m² (2 380 plantas/ha) teniendo en cuenta árboles y cafetos. La altura promedio de los cafetos fue 3.04 ± 1.14 m y la de los árboles de sombra 6.24 ± 2.03

m. El valor promedio de DAP de los cafetos fue 2.99 ± 1.88 cm y el de los árboles de sombra 20 ± 12.59 cm.

Forófitos, altura y diámetro donde crece *T. helleri*. Sólo se localizó a *T. helleri* en 2 árboles de *I. micheliana* y en 1 cafeto (Cuadro 1), todos dentro de un área aproximada de 50 m². Sobre *I. micheliana* estuvo 78.26% de la población de *T. helleri* y 21.74% sobre *C. arabica*.

Distribución vertical, orientación en el forófito y parámetros poblacionales. En el tronco se localizó 73.92% de las orquídeas, 26.08% en las ramas y no se encontraron plantas ocupando las horquetas ni las ramillas (Cuadro 1). El mayor número de orquídeas se encontró en la categoría medio de altura (78.26%) (Fig. 1). Se aprecia una tendencia de *T. helleri* a crecer en el lado noreste de los forófitos que ocupa, 45.67% de la población, (Fig. 2). La mayor parte de la población (97.83%) fueron plantas adultas (Cuadro 1). Del total de plantas adultas de *T. helleri* (Cuadros 1 y 2), 97.78% (44 plantas) florecieron. El número promedio de inflorescencias por planta adulta fue de 1.13 ± 0.40, con un largo promedio de 5.79 ± 3.24 cm (Cuadro 2). El número promedio de flores por planta fue 4.02 ± 2.79 y el número promedio de frutos por planta 0.95 ± 1.04 (Cuadro 2). De las flores producidas 23.76% formaron frutos.

Cuadro 1. Forófitos encontrados, altura y diámetro a la altura del pecho (DAP) de cada uno, número de plantas de *Telipogon helleri* en cada forófito, distribución vertical de las orquídeas en cada forófito (tronco, horquetas, ramas, ramillas) y clase de vida de cada planta de orquídea (I= inmaduras; A= adultas)

Forófito	Especie	Altura (m)	DAP (cm)	Núm. de orquídeas	Tronco	Horquetas	Ramas	Ramillas	Orquídeas por clase de vida	
									I	A
1	<i>Inga micheliana</i>	7.9	26.73	1	1	0	0	—	0	1
2	<i>Inga micheliana</i>	8	30.87	35	32	0	3	—	0	35
3	<i>Coffea arabica</i>	4.2	4.13	10	1	0	9	0	1	9
Total	—	—	—	46	34	0	12	0	1	45

Cuadro 2. Forófitos encontrados, orquídeas adultas (*Telipogon helleri*) en cada forófito, número total de espigas, largo promedio de estas espigas, número total de flores y número total de frutos

Forófito	Especie	Orquídeas adultas	Número de espigas	Número promedio de espigas por planta	Largo promedio de espigas (cm)	Número de flores	Número promedio de flores por planta	Número de frutos	Número promedio de frutos por planta
1	<i>Inga micheliana</i>	1	1	—	12	6	—	3	—
2	<i>Inga micheliana</i>	35	42	1.2 ± 0.44	5.34 ± 2.93	141	4.02 ± 2.91	25	0.71 ± 0.92
3	<i>Coffea arabica</i>	9	8	0.88 ± 0	7.35 ± 4.04	34	3.77 ± 2.45	15	1.66 ± 1.08
Total	—	45	51	—	—	181	—	43	—

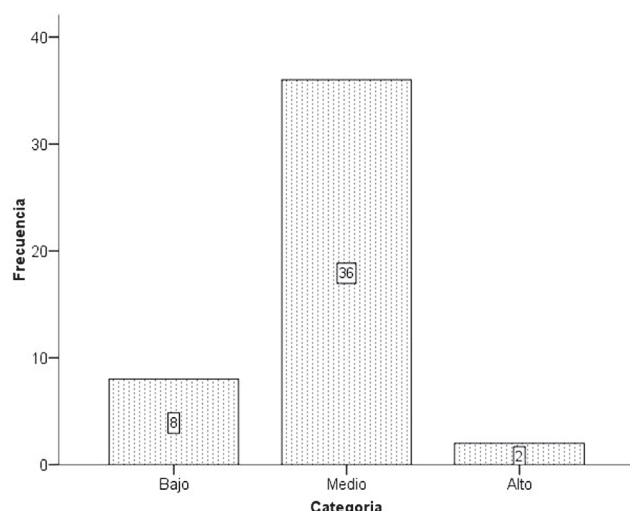


Figura 1. Categoría de altura en la que se encontraron las plantas de *Telipogon helleri* en cada forófito (bajo= 0-2 m, medio= 2.1-4 m, alto= 4.1-6 m) y número de plantas en cada categoría.

Discusión

Densidad, arquitectura de árboles de sombra y cafetos, y el cafetal como hábitat. La densidad, arquitectura, altura y DAP de los forófitos actuales y potenciales, crea variaciones en las condiciones de temperatura y humedad que a su vez afecta a la germinación y el establecimiento de epífitas (Benzing, 1990). La combinación de estos aspectos puede tener un efecto sustancial sobre la penetración de la luz, la circulación de aire y la superficie disponible para el establecimiento de epífitas. Esas mismas variables también influyen en la abundancia y diversidad de las bacterias, hongos micorrícicos y polinizadores que forman interacciones estrechas con las orquídeas (Bertolini y Damon, 2011; García-González et al., 2011; Pérez-Hernández et al., 2011; Damon et al., 2012; García-González et al., 2013). La densidad de árboles de sombra en BJ contrasta con la densidad de los árboles en el bosque nublado original que es de aproximadamente 638 árboles/ha, con una altura máxima de aproximadamente 22 m (Williams-Linera y López-Gómez, 2008).

Aparentemente, según sus requerimientos ecológicos, *T. helleri* encontró condiciones favorables para establecerse en el cafetal, el cual puede ser un refugio temporal para la población y es de esperarse que las semillas migren en el futuro a los parches cercanos de bosque nublado, con elementos de la selva perennifolia, o es posible que la especie se adapte definitivamente a las condiciones del agroecosistema cafetalero, logrando éxito en la atracción de polinizadores y la dispersión de semillas en esta vegetación menos densa y de dosel menos

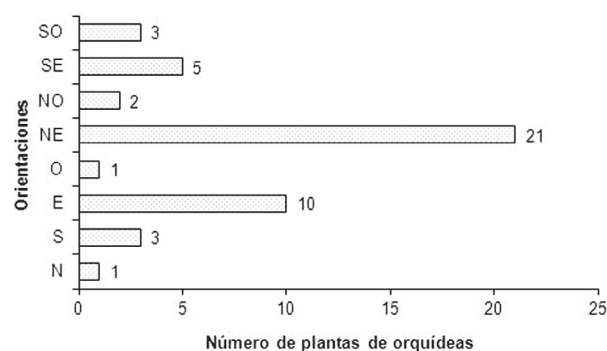


Figura 2. Orientación de *Telipogon helleri* en los forófitos reportados (N= norte, S= sur, E= este, O= oeste, NE= noreste, NO= noroeste, SE= sureste, SO= suroeste).

cerrado que la del bosque nublado original. Será necesario monitorear el comportamiento de esta población en el futuro para dar respuesta a estas interrogantes. *Oncidium poikilostalex* (Kraenzl.) M. W. Chase y N. H. Williams, otra especie de orquídea recién descubierta en la región del Soconusco en 2008, aparentemente también prefiere el agroecosistema cafetalero y está logrando altas tasas de reproducción en este hábitat (García-González et al., 2011, 2013).

Teniendo en cuenta que las orquídeas epífitas pueden utilizarse como indicadores de la integridad ecológica de las comunidades vegetales en las que crecen (Williams-Linera et al. 1995), el hallazgo de *T. helleri* en un cafetal de sombra reafirma el papel de estos hábitats como refugios y corredores para la flora de los bosques originales que sustituyeron (Perfecto y Snelling, 1995; Moguel y Toledo, 1999; Soto-Pinto et al., 2001; Bartra et al., 2002). Probablemente estos cafetales ofrecen nichos no tan frecuentes dentro del bosque conservado y menos aún en los parches de selva circundante, con un marcado efecto de borde y donde la estructura natural de la vegetación y los árboles más altos y viejos, con condiciones más óptimas para el establecimiento de epífitas, se han perdido en muchos casos.

Los cafetales de sombra son refugio para muchas orquídeas raras o ausentes en otros hábitats, como lo plantea Solano et al. (2011) para los casos de *T. helleri*, *O. poikilostalex* y *Plectrophora alata* (Rolfe) Garay. Específicamente en la región Tacaná-Boquerón, para algunos grupos aún es posible encontrar una alta diversidad biológica en las plantaciones de cafetales tradicionales, que son los principales reservorios para importantes componentes de la vegetación original (Solis-Montero et al., 2005; Damon, 2011).

Forófitos, altura y diámetro donde crece T. helleri. La mayor parte de los cafetos y árboles de sombra del área, a

pesar de tener similar porte, edad y estar sometidos a las mismas condiciones ambientales y de manejo, no estaban ocupados por *T. helleri*. Esto puede estar asociado a la presencia en los forófitos del hongo micorrízico con el que se asocia *T. helleri* para germinar y desarrollarse, aunque esta afirmación requiere estudios más específicos. También puede estar ocasionado por circunstancias aleatorias en la dispersión de las semillas de *T. helleri*, siendo factible que en el futuro próximo otros cafetos y árboles de sombra sean colonizados.

Distribución vertical, orientación en el forófito y parámetros poblacionales. Diferentes autores plantean que los patrones de estratificación vertical de las epífitas vasculares en un forófito están relacionados con sus adaptaciones ecofisiológicas y los niveles de tolerancia a las condiciones de luz y humedad, debido al gradiente vertical de estos elementos dentro del bosque (Johansson, 1974; Benzing, 1990; Hernández-Rosas, 2000; Shaw, 2004; Krömer et al., 2007; Martínez-Meléndez et al., 2008). En el caso particular de *T. helleri*, la ausencia de orquídeas en las horquetas y las ramillas y su presencia sólo en el tronco (Cuadro 1), a alturas entre 2.1-4 m, categoría medio (Fig. 1), sugiere que esta especie se desarrolla mejor en microhábitats donde no recibe el sol directamente y dispone de luz filtrada, corrientes de aire atenuadas y mayor humedad que en el dosel superior.

En estudios análogos desarrollados en cafetales de sombra en el Soconusco con *O. poikilostalix*, esta especie demostró preferencia por las ramas, aunque también era abundante en las ramillas (García-González et al., 2011). En este caso, la mayor abundancia en las ramas puede ser consecuencia de las prácticas agroculturales que se le hacen a la plantación de café (*C. arabica*), donde el extremo de las ramas se poda periódicamente, perdiéndose gran parte de las ramillas, eliminando con ellas las plantas que las ocupaban y limitando la disponibilidad de este microhábitat (García-González et al., 2011).

La aparente tendencia de *T. helleri* a crecer preferentemente con orientación noreste (Fig. 2) requiere estudios a largo plazo para determinar la estacionalidad y dirección predominante de los vientos en el área, especialmente los que traen las lluvias, y su posible influencia en la dispersión y germinación de las semillas, seguido por el buen desarrollo y persistencia de las plántulas de esta especie de orquídea.

El número de plantas adultas de *T. helleri* (Cuadros 1, 2) contribuye en gran medida a la reproducción y expansión de la especie, al ser la etapa adulta la más importante en la vida de las orquídeas (Zotz, 1998; Winkler y Hietz, 2001; Mondragón, 2009). Sin embargo, el bajo número de orquídeas inmaduras (Cuadro 1) puede indicar poca

viabilidad de semillas, poco éxito de germinación o bajo éxito en la supervivencia de plántulas, lo cual haría vulnerable a la especie.

En comparación con el tamaño general de la planta, *T. helleri* produce inflorescencias relativamente grandes y con abundantes flores y frutos (Cuadro 2). Damon y Valle-Mora (2008) reportan porcentajes de polinización de 1.23% en *Notylia barkeri* Lindl. y 1.48% en *Erycina crista-galli* (Rchb.f.) N. H. Williams y M. W. Chase, orquídeas que crecen en plantaciones de café, también en el Soconusco, mientras Pérez-Hernández et al. (2011) reportaron valores de 4.9 y 4.4%, respectivamente, para las mismas especies de orquídeas y en el mismo sitio. En la polinización de estas 2 especies de orquídea la producción de frutos es densodependiente. No obstante, la producción de frutos en las orquídeas puede estar limitada por una variedad de condiciones que no tienen que ser mutuamente excluyentes, ni inmediatamente evidentes, como pueden ser la ausencia de polinizadores, la herbivoría o la limitación de recursos en la planta madre (Ackerman y Montalvo, 1990).

Actualmente en la región del Soconusco varias especies de orquídeas no producen frutos en todos o la mayoría de los sitios donde se encuentran, sugiriendo poblaciones sin reproducción sexual (Damon, 2011; Damon et al., 2012). De acuerdo con los datos presentados por Neiland y Wilcock (1998), el porcentaje de frutos producidos por *T. helleri* corresponde a orquídeas no autóгамas, que ofrecen recompensa, y es similar al de otras especies de orquídeas que se pueden encontrar en cafetales (Solis-Montero et al., 2005). Esto sugiere que *T. helleri* en el cafetal estudiado encuentra polinizador(es), que pueden haber emigrado con ella o alguno de los insectos autóctonos logra realizar la polinización.

La mayoría de las plantaciones de café en la región de Soconusco son administradas por pequeños productores, que por razones culturales y económicas realizan un laboreo ligero en sus campos, ya que no se aplican agroquímicos y anualmente sólo se realizan 2 limpiezas de maleza y una poda ligera, lo que favorece la estabilidad y la persistencia de las epífitas. En estas condiciones, *T. helleri* paulatinamente podría ir ampliando su distribución en el área, aunque debido a los problemas de reclutamiento que aparentemente presenta y al pequeño tamaño y lo localizado de la población, podría ser vulnerable a la transformación de su hábitat por cambios en las prácticas de manejo, extracción de madera o un cambio del uso del suelo. Esto hace imprescindible monitorear la población para ver su comportamiento a largo plazo, y sería importante evaluar su relación con las poblaciones de las demás especies de epífitas vasculares presentes en el agroecosistema cafetalero.

Agradecimientos

Al Conacyt, por financiar este estudio mediante el proyecto: Diversidad y conservación de las orquídeas del Corredor Biológico Tacaná-Boqueron, Conacyt-Fondos Mixtos-Chiapas, CHIS-2006-206-45802. A Nelson Pérez Miguel, de la comunidad Benito Juárez El Plan, por permitirnos el acceso a su plantación. A la organización Idea Wild por el equipamiento proporcionado, fundamental para la elaboración de este trabajo.

Literatura citada

- Ackerman, J. D. y A. M. Montalvo. 1990. Short- and long-term limitations to fruit production in a tropical orchid. *Ecology* 71:263-271.
- Bartra, A., R. Cobo, M. Meza y L. P. Paredes. 2002. Sombra y algo más. Hacia un café sostenible mexicano. Grupo Chorlavi. <http://www.grupochorlavi.org/café/docs/sombra.pdf>; última consulta: 9.XI.2012.
- Benzing, D. H. 1990. Vascular epiphytes. Cambridge University Press. New York. 376 p.
- Bertolini, V. y A. Damon. 2011. Symbiotic germination of 3 species of epiphytic orchids susceptible to genetic erosion, in Soconusco (Chiapas, Mexico). IOCC4 special issue. *European Journal of Environmental Sciences* 1:60-68.
- Damon, A. y J. Valle-Mora. 2008. Retrospective spatial analysis of the pollination of two miniature epiphytic orchids with different pollination strategies in a coffee plantation in Soconusco, Chiapas, Mexico. *Botanical Journal of the Linnean Society* 158:448-459.
- Damon, A. 2011. Diversidad y conservación de las orquídeas del corredor biológico Tacaná-Boquerón. Informe final de proyecto. FONDOS MIXTOS-CHIAPAS CHIS-2006-C06-45802. 2007-2010. El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Unidad Tapachula, México.
- Damon, A., F. Hernández-Ramírez, L. Riggi, R. Verspor, V. Bertolini, A. Wiles, A. Burns y M. Lennartz-Walker. 2012. Pollination of euglossinophylic epiphytic orchids in agroecosystems and forest fragments in southeast Mexico. *European Journal of Environmental Sciences* 2:5-14.
- Espejo, A., A. R. Lopez-Ferrari, R. Jiménez y L. Sánchez. 2004. Las orquídeas de los cafetales en México: una opción para el uso sostenible de ecosistemas tropicales. *Revista de Biología Tropical* 53:73-84.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana), cuarta edición. Offset Larios. México, D. F. 252 p.
- García-González, A. y R. Pérez. 2011. La comunidad orquideológica en la Reserva de la Biosfera Sierra del Rosario, Cuba. *Revista de Biología Tropical* 59:1805-1812.
- García-González, A., A. Damon, L. G. Esparza y J. Valle-Mora. 2011. Population structure of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), in coffee plantations in Soconusco, Chiapas, México. *Lankesteriana* 11:23-32.
- García-González, A., A. Damon, F. A. Iturbide y V. Olalde-Portugal. 2013. Reproduction of *Oncidium poikilostalix* (Orchidaceae), potentially invading coffee plantations in Soconusco, Chiapas, México. *Plant Ecology and Evolution* 146:36-44.
- Hágsater, E., M. Soto, G. Salazar, R. Jiménez, M. López y R. Dressler. 2005. Las orquídeas de México. Instituto Chinoín. Productos Farmacéuticos, S. A. de C. V., México D. F. 304 p.
- Hernández-Rosas, J. I. 2000. Patrones de distribución de las epífitas vasculares y arquitectura de los forófitos de un bosque húmedo tropical del Alto Orinoco, Estado de Amazonas, Venezuela. *Acta Biológica Venezuelica* 20:43-60.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in West African Rain Forest. *Acta Phytogeographica Suecica* 59:1-129.
- Krömer, T., M. Kessler y S. R. Gradstein. 2007. Vertical stratification of vascular epiphytes in submontane and montane forest of the bolivian Andes: the importance of the understory. *Plant Ecology* 189:261-278.
- Manson, R. H., A. Contreras y F. López-Barrera. 2008a. Estudios de la biodiversidad en cafetales. In *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*, R. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehltreter (eds.). Instituto de Ecología, A. C. e Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat), México, D. F. p. 1-14.
- Manson, R. H., V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehltreter (eds.). 2008b. *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto de Ecología, A. C. e Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat), México, D. F. 330 p.
- Martínez-Meléndez, N., M. A. Pérez-Farrera y A. Flores-Palacios. 2008. Estratificación vertical y preferencia de hospedero de las epífitas vasculares de un bosque nublado de Chiapas, México. *Revista de Biología Tropical* 56:2069-2086.
- Moguel, P. y V. M. Toledo. 1999. Biodiversity conservation in traditional coffee systems of Mexico. *Conservation Biology* 13:11-21.
- Mondragón, D. 2009. Population viability analysis for *Guarianthe aurantiaca*, an ornamental epiphytic orchid harvested in Southeast Mexico. *Plant Species Biology* 24:35-41.
- Neiland, M. R. y C. C. Wilcock. 1998. Fruit set, nectar reward and rarity in the Orchidaceae. *American Journal of Botany* 85:1657-1671.
- Pérez-Hernández, H., A. Damon, J. Valle-Mora y D. Sánchez-Guillén. 2011. Orchid pollination: specialization in luck? *Botanical Journal of the Linnean Society* 165:251-266.
- Perfecto, I. y R. Snelling. 1995. Biodiversity and the transformation of a tropical agroecosystem: ants in coffee plantations. *Ecological Applications* 5:1084-1097.
- Sánchez, J. E. y R. Jarquín (eds.). 2008. *La Frontera Sur. Reflexiones sobre el Soconusco, Chiapas y sus problemas ambientales, poblacionales y productivos*. CD. Senado de la República, México D. F.
- Shaw, D. C. 2004. Vertical organization of canopy biota. In

- Forest canopies (second edition), M. D. Lowman y H. B. Rinker (eds.). Elsevier Academic, San Diego. p. 73-101.
- Sherry, T. W. 2000. Shade coffee: a good brew even in small doses. *The Auk* 117:563-568.
- Solano, R., R. Jiménez y A. Damon. 2011. Two new records and one rediscovery for Orchidaceae of Mexico. *Acta Botanica Mexicana* 96:57-70.
- Solis-Montero, L., A. Flores-Palacios y A. Cruz-Angón. 2005. Shade coffee plantations as refuges for tropical wild orchids in central Veracruz, Mexico. *Conservation Biology* 19:908-916.
- Soto-Pinto, L., Y. Romero, J. Caballero y G. Segura. 2001. Woody plant diversity and structure of shade-grown-coffee plantations in Northern Chiapas, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 49:977-987.
- Williams, L. O. 1962. *Stelillabium helleri* L.O. Wms. *Tropical American Plants* IV. *Brittonia* 14:443-446.
- Williams-Linera, G., V. Sosa y T. Platas. 1995. The fate of epiphytic orchids after fragmentation of a Mexican Cloud Forest. *Selbyana* 16:36-40.
- 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. H. Manson, V. Hernández-Ortiz, S. Gallina y K. Mehltreter (eds.). Instituto de Ecología, A. C. e Instituto Nacional de Ecología (INE-Semarnat), México, D. F. p. 55-68.
- Winkler, E. y P. Hietz. 2001. Population of three epiphytic orchids (*Lycaste aromatica*, *Jacquinilla leucomelana* and *Jacquinilla teretifolia*) in a Mexican humid montane forest. *Selbyana* 22:27-33.
- Zotz, G. 1998. Demography of the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata*. *Journal of Tropical Ecology* 14:725-741.



Fish community structure dynamics in cenotes of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an, Yucatán Peninsula, Mexico

La estructura de la comunidad de peces en cenotes de la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an, península de Yucatán, México

Teodiceldo Camargo-Guerra, Luis H. Escalera-Vázquez and Luis Zambrano✉

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

✉ zambrano@ibiologia.unam.mx

Abstract. Cenotes are permanent aquatic systems formed by geomorphologic processes (karst), located in the Yucatán Peninsula. Many of these oligotrophic systems are connected superficially to wetlands during the wet season. We describe the fish community structure in 4 cenotes during the rainy and dry seasons over a 4-year period and relate it to limnetic dynamics in each cenote. We sampled cenotes to describe morphology, water physicochemical characteristics, primary production, and invertebrates and fish abundance and richness. We did not find differences in physicochemical variables between seasons but we did find differences among years and among cenotes. We found 11 fish species (25% of the total richness reported for the Biosphere Reserve of Sian Ka'an) from 5 families: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. We noted little seasonal or inter-annual variation of fish species richness. But there were higher differences of fish species richness and abundances among cenotes. Fish community structure was correlated with temperature, transparency, pH, dissolved oxygen, chlorophyll *a*, periphyton and zooplankton abundance. Results showed that physicochemical variables and fish community structure are not affected by seasonal hydrology dynamics, suggesting that cenotes are stable aquatic systems compared to the surrounding wetlands. Other limnetic factors such as cenote morphology are also related to fish community structure.

Key words: karstic systems, wetlands, geomorphology, macrophytes.

Resumen. Los cenotes son sistemas acuáticos formados por procesos geomorfológicos cársticos en la península de Yucatán. Muchos de estos sistemas oligotróficos se conectan con los humedales a nivel superficial en la temporada de lluvia. Describimos la estructura de la comunidad de peces en 4 cenotes durante las temporadas de lluvias y secas en un periodo de 4 años y lo relacionamos con su dinámica. Describimos la morfología, características físicoquímicas, producción primaria, abundancia y riqueza de invertebrados y peces. No encontramos diferencias en las variables físicoquímicas entre temporadas, pero sí entre años y cenotes. Encontramos 11 especies de peces (25% de la riqueza total registrada para la Reserva de la Biosfera de Sian Ka'an) de 5 familias: Cichlidae, Poeciliidae, Characidae, Pimelodidae and Synbranchidae. No existe ninguna variación interanual o temporal en la riqueza de especies, pero hubo diferencias mayores en su abundancia y su riqueza entre cenotes. La estructura de la comunidad de peces está correlacionada con temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto, clorofila *a*, abundancia de perifiton y zooplancton. Los resultados indican que las variables físicoquímicas no afectan la estructura de la comunidad de peces en cada cenote, ni tampoco están relacionados con la dinámica hidrológica de las temporadas, comparados con los humedales. Esto sugiere que son sistemas acuáticos más estables. La morfología del cenote también está altamente relacionada con la estructura de la comunidad de peces.

Palabras clave: sistemas cársticos, humedales, geomorfología, macrofitas.

Introduction

Cenotes are the most abundant permanent aquatic systems in the Yucatán Peninsula, Mexico. Cenotes are systems formed by geomorphological processes (karst).

Subterranean rivers slowly dilute the limestone formed by CaCO_3 in particular areas, until the roof collapses, generating a new lake (Perry et al., 1995; Steinich, 1996). Carbonates are captured and cause precipitation of phosphorous diluted in the water column to the sediment. This process produces a lack of nutrients for phytoplankton, making cenotes oligotrophic. Cenotes can have different sizes and external morphologies. Many of them are bucket-

Recibido: 03 septiembre 2012; aceptado: 11 marzo 2013

shaped, and have vertical limestone walls without shore areas (Schmitter-Soto et al., 2002). Other cenotes have shapes resembling a typical deep lake with a shore area, allowing primary producers to establish on the perimeter in shallow areas (Schmitter-Soto et al., 2002).

Cenotes are located from the central region to the coastal area of the Yucatán Peninsula, many of them on the western Caribbean wetlands. This area is characterized by periodic drying and flooding events (Collinson et al., 1995; Schwartz and Jenkins, 2000), which can cause extensive mortality of fish in the dry season (Loftus and Kushlan, 1987; Trexler et al., 2005), but in wet seasons the expansion of the aquatic habitat can create new habitats for fish survivors (Galacatos et al., 2004).

Seasonal changes in wetland hydrology are related to the fish community structure (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). The most abundant fish in the Reserve are Poeciliids (e.g., *Gambusia* sp., *Poecilia* sp., and *Xiphophorus maculatus*) and Cichlids (e.g., *Cichlasoma friedrichsthalii* and *C. octofasciatum*). Other species are abundant, such as the Caracid (*Astyanax aeneus*) and 2 of the top predators in terms of biomass, Pimelodid (*Rhamdia guatemalensis*) and the Synbranchid (*Ophisternon aenigmaticum*). All of these species can survive in highly variable environments, and some of them (i.e., most of the poeciliids) are primary consumers with the capacity to invade new aquatic systems during the early rainy season. All of these factors create a dynamic fish community highly related to changes on environmental factors (i.e. temperature, depth, pH and macrophytes coverage) during the wet and dry seasons (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010).

Unlike wetlands, cenotes seem to be more hydrologically stable, with low water level fluctuations between wet and dry seasons, and they never become dry (Schmitter-Soto et al., 2002). Changes in fish community structure related to environmental variables have been mentioned in the aquatic literature, regarding seasonal aquatic habitats. However, little attention has been given to stable aquatic systems, regarding the factors structuring fish communities in these habitats.

Therefore, the fish community structure in stable aquatic habitats (such as cenotes) can be highly related to morphological variables such as the shore slope and the composition of the walls of aquatic systems, which normally are not considered in these studies. These variables have a direct influence on the water column in abiotic factor such as temperature, pH, turbidity, and dissolved oxygen. In addition, the shore slope influences habitat complexity for fishes (Willis et al., 2005).

The morphology also affects the survival capacities of primary producers. The presence of the primary producers

is capable of modifying the food web structure (Cohen, 1989). Macrophytes are not only a source for zooplankton, snails and aquatic insects, but also refuge providers for animals, including fish (Grenouillet et al., 2001; Grenouillet et al., 2002). The phytoplankton plays a central role in the pelagic food chain, which has been described in theories involving dynamics controlled by bottom-up or top-down processes (Lampert and Sommer, 1997; Currie et al., 1999). These dynamics suggest that algae can be the central driving force of processes in fish community structure. The morphological contrasts between cenotes can help us to understand differences in fish community structure. These systems are within the same area that is constantly inundated in rainy seasons. Therefore, all fish species from a particular region are capable of colonizing all the aquatic systems (Bedoya, 2005).

Morphologically, cenotes are shaped by geological processes (Perry et al., 1995; Steinich, 1996), combining mechanisms spanning thousands of years, starting with the formation of a cave by CaCO_3 dissolution from a subterranean river. The roof collapses due to the constant dissolution of CaCO_3 , generating a cenote with no shore area. After continuous sediment infilling from the surroundings, the cenote shape becomes more similar to a typical lake (Perry et al., 1995; Stoessell et al., 1993; Steinich, 1996). Consequently, cenotes may have similar size but have different shapes and contrasting morphologies, a characteristic which depends on the age of the cenote (Perry et al., 1995; Steinich, 1996). Also, fish community structure in wetlands is also influenced to inter-annual variation, caused by meteorological process such as hurricane periodicity or extremely long rainy periods. It is possible that these large-scale processes have also an influence on the fish community structure in cenotes.

The aim of this study is to describe fish community structure in 4 cenotes over a 4 year period, discussing the possible implications of the hydrological stability within and among years in this structure. We will discuss the results of the fish community structure based on the differences in morphology of the cenotes.

Materials and methods

The study was conducted at the Biosphere Reserve of Sian Ka'an (18°54'00" N, 87°24'35" W) and at the Santa María locality (21°06'48.39" N, 87°10'37.32" W) Quintana Roo, Mexico (Fig. 1), at a maximum elevation of 10 m asl. Annual temperature is 24-28° C, and annual precipitation is 1 300-2 000 mm. We sampled 4 cenotes: Cenote Tres Reyes (TR); Cenote Santa María (SM); Cenote Límite (CL) and Cenote Norte (CN) (Table 1) from



Figure 1. Cenotes studied in the Biosphere Reserve of Sian Ka'an and at the Santa María locality (Yucatán Peninsula-Quintana Roo, Mexico). Cenote Santa María, western Cancún; Cenotes Tres Reyes, Norte and Limite, inside Sian Ka'an Biosphere Reserve.

Table 1. Morphometric values and the amount of CO₃ in sediments of the 4 cenotes (TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte)

Characteristic	TR	SM	CL	CN
Area (m ²)	502.7	451.6	3,066.2	7,459.1
Maximum length (m)	32.0	25.0	64.0	105.0
Maximum width (m)	20.0	23.0	61.0	95.0
Perimeter (m)	167.6	150.9	207.8	628.9
Slope (Gr)	82.8	88.0	54.2	40.5
Maximum depth (m)	20.2	19.2	8.0	12.5
Mean depth (m)	17.9	11.7	3.8	8.00
Shoreline development	1.27	1.36	1.07	1.13
Volume (m ³)	8998.3	6367.6	11651.6	60418.7
Substrate% of CO ₃	54.27	59.5	31.1	9.9

2004 to 2008. Each cenote was visited 3 times per year (except for the years 2004 and 2008, which were sampled only once), covering each rainy (June to November) and dry (January to April) season, during 4 years. Eleven visits were made to each cenote, except in the Santa María cenote with only 9 visits. From a morphological perspective sampled cenotes are characteristic of Sian Ka'an Biosphere Reserve: 2 of the sampled cenotes had a typical lake-shape and had a shore area, and 2 had a typical bucket-shape with vertical walls from the surface to the bottom. Cenotes, which have characteristics such as rocky edges and direct communication with the water table, are considered to be in early stages of formation. Cenotes, formed by the accumulation of organic matter and a reduced communication with the water table, are considered in their final stage (Steinich, 1996). In this aging process of cenotes, the biotic and abiotic conditions change significantly. Variables, such as nutrient concentration,

temperature and macrophytes coverage can change, depending on the presence and length of the shore area. For example, in non-shored cenotes nutrients settle directly to the bottom, out of reach from the primary producers. As a result, the autochthonous energy flow could be smaller than in other tropical systems (Schmitter-Soto et al., 2002). In shored cenotes, precipitated phosphorous moves to the shallow silt and can be used by periphyton, macroalgae and aquatic plants (Schmitter-Soto et al., 2002).

Each cenote was morphologically characterized based on methods described by Torres-Orozco and García-Calderón (1995), using the area (m²), maximum length of the cenote (m), maximum width (m), perimeter (m), maximum depth (m), mean depth (m), shoreline development and volume (m³). Slope shape of the cenote was obtained by calculating the means of 2 perpendicular bathymetric profiles.

In each visit 2 profiles of water column variables (e.g., temperature °C, dissolved oxygen mg l⁻¹, pH, salinity and turbidity mS cm⁻¹) were obtained *in situ* at each cenote with a multi-parameter sensor (YSI 6600, Yellow Springs, USA). Transparency (m) values were obtained using a Secchi disk. A water sample was obtained from each site per season to determine the nutrient concentrations of the phosphates (using the technique of ascorbic acid reduction), nitrates (using the technique of zinc reduction), ammonium (using Nesslerization) and silica (using molybdate; Apha, 1998) with a field colorimeter (La Motte Smart, Chestertown, USA). Organic material and concentration of CaCO₃ were obtained using the lost matter through ignition method (Bengtsson and Enell, 1986).

We measured phytoplankton abundance by determining the concentrations of chlorophyll *a* concentrations *in situ* at: 1, 3 and 5 meters depth (3 samples per each depth) using the field fluorine meter (Turner Designs Aquafluor). During the same sampling period, the benthic periphyton

productivity in the water column was quantified with 5 wooden charts (2 x 10 x 10 cm) positioned at each cenote. Two charts were placed in the center of the cenote at depths of one and 3 meters depth, and the third chart was positioned close to the shore edge at a depth of 0.7 m. These charts were checked after 4 months by collecting and weighing the periphyton-wet mass according to the method described in Biggs (2000). To quantify the surface covered by primary producers (periphyton, macroalgae and aquatic plants), 5 transects were established per cenote over the 2 sampling seasons. Since macrophyte communities did not vary in the first 2 years, we assumed this variable as a constant and did not sample during the following years. These transects were positioned in a radial configuration from the edge to the center of the cenote. The transect size varied depending on the dimensions of each cenote. On each transect, quadrats (1 m²) were used to measure the percent coverage of macrophytes. The number of quadrants per transect varied depending on the cenote dimensions. Plants were identified using Lot et al. (1998).

At each cenote, we acquired 5 compound samples to determine zooplankton abundance. These samplings were obtained by filtering 12 liters of water with 43 µ mesh size nets of at 3 different depths (1, 3 and 5 m). The samples were fixed with 4% formalin. A subsample of 3 ml was used to count and classify the organisms into rotifers, copepods, cladocerans, ostracods and insects according to Barnes (1996).

The aquatic insects were sampled over a 3-year sampling period with a spoon net (0.25 mm mesh size), randomly dipping 12 times per cenote for each season in the shore area. The samples were counted and classified to genus using the taxonomic keys of Cranston and Daly (2008), Courtney and Merritt (2008), Ferrington et al. (2008), McCafferty et al. (1997), Merritt and Webb (2008), Novelo-Gutiérrez (1997a, 1997b), Polhemus (2008), Tennesen (2008), Wallace and Walker (2008), Waltz and Burian (2008) and White and Roughley (2008).

On each visit, fish were sampled in both wet and dry seasons. To increase the capture probabilities, 2 types of minnow traps were used: 6 traps (20 x 20 x 40 cm, 5 cm funnel size opening) and 6 traps of 20 cm x 30 cm, 2.5cm funnel size opening. In each cenote, 12 traps were placed in the water for 6-hours and checked every 2 hours. The traps were set in the morning (8-11 am) and in the afternoon (4-7 pm) when fish are more active (personal observation). The traps were placed at 2 depths, 10 cm and 40 to 70 cm, in different areas of the cenote. A pilot study suggested that the fish were more likely to be captured near the shore area; therefore, most of the traps were placed there. However, 25% of the traps were placed in areas close to the center of the cenotes. Other

fishing techniques were used, such as gill nets (2.4 m in width x 38 m in length) of different mesh sizes (1, 1.5, 2, 2.5 and 3 inches). Fishhooks were also used. These last 2 techniques represented less than 3.4% of the total number of fish caught and less than 6.1% of the total weight of the fish captured. Based on these proportions these data were excluded from the analyses. All of the sampled fish were preserved in a 10% formalin solution (Schreck and Moyle, 1990) and identified according to Schmitter-Soto (1998) and Greenfield and Thomerson (1997).

We used multivariate analysis of variance (MANOVA) to test for differences between cenotes and seasonality in terms of physicochemical (temperature, conductivity, dissolved oxygen, pH, ammonium, nitrate, phosphate, silica and transparency) and biological (chlorophyll *a*, periphyton productivity, macrophytes, zooplankton, aquatic insects and fish) parameters. We also used pairwise multiple comparisons (Tukey test) to separate cenotes according to these parameters. To ordinate the abiotic data of the cenotes for all of the samples, we used principal component analysis (PCA).

To analyze fish community structure, we normalized all of the relative abundance data using the fourth square root transformation. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) was used as an ordination procedure for fish communities, using ranked Bray-Curtis dissimilarity distances. This procedure is not susceptible to problems associated with zero truncation. We used the fish abundance in each cenote to evaluate the percentage contribution of each species to the fish community, and ANOSIM to test differences between fish communities among cenotes, seasons and years (Zar, 1999).

To understand the relationship between abiotic variables and fish community structure, we correlated the PCA scores with the NMDS axis values. We correlated these axis values for each of the abiotic and biotic variables. In addition, a multiple regression was performed using total fish abundance and species of each sampling from the 4 cenotes with its corresponding biotic and abiotic variables. PCA, NMDS and species contribution analyses were performed with the software Primer 5.2.9 for Windows (Primer-Ltd, Plymouth, UK.). Although the samples were in different months, we clustered these into seasons to generate a time series analysis, which tests trends along sampled years of fish abundance with Statistics 10.

Results

Studied cenotes were small (< 1ha) and their maximum depths were greater than 10 m. They had conductivity values < 3.5 µS/cm and salinity values < 1.5 ppm, suggesting a lack of influence of marine water, which is relatively close

to the sampling area. These cenotes were oligotrophic, based on their low concentrations of chlorophyll *a* (< 3.5 µl) and phosphate (< 0.6 ppm) in addition to their transparency values (> 1.9 m). The bottom composition was at least 10% CaCO₃ reaching up to almost 60%, with the rest of the substrate being organic matter (Table 1). Physicochemical variables did not show any differences between the dry and rainy seasons (MANOVA, Wilks test= 0.743; F= 0.559; *p*= 0.859), but they did present differences among years for variables: temperature, dissolved oxygen, pH, PO₄ and transparency (MANOVA, Wilks test= 0.0468; F= 3.9872; *p*< 0.001). There were differences among cenotes in oxygen values, transparency and pH. They did not differ in terms of conductivity and nutrient concentrations. CL and CN were significantly warmer (> 4.5° C) and had larger temperature variations between the surface and the bottom. These tropical cenotes did not present a thermocline, which is different to other similar systems (Gutiérrez et al., 2007). On the contrary, CTR and CSM presented an oxycline at 5.5 m depth. This oxycline reduced the average oxygen values, which were significantly lower than those of CL and CN. Transparency was significantly higher in cenotes TR and SM (average=

8.2 m) compared to CL and CN (average= 3m), which had higher pH values (average = 8.1) compared to TR and SM (average= 7) (Table 2).

Primary producer abundance did not change among seasons. But chlorophyll *a* concentration was significantly higher in CL and CN. Other primary producers, including periphyton, macroalgae and aquatic plants, covered close to 24.8 and 33% of the total area of CN and CL, while these producers covered 1.5 and 0% of the area in TR and SM cenotes. In CL and CN cenotes, *Cladium* sp. and *Eleocharis* sp. were the most abundant, while *Nympha* sp. and *Gibba* sp. dominated TR as rooted plants on the walls (Table 2).

Zooplankton abundance was significantly lower in TR and SM than CL and CN (Table 2). In all cenotes, copepods (68.6 to 90.2%) were the most abundant and cladocerans were the second largest group. The aquatic insect abundance was not significantly different among cenotes, but the insect species richness values were significantly higher in CL and CN.

A total of 1 350 fish were caught and classified into 11 species from 5 families (Table 3). Time series did not show any clear trend in the fish abundance or richness

Table 2. Average values and standard deviations from the whole data sampling period (2004-2008) of the physicochemical, primary producers, zooplankton, insects and fish in the 4 cenotes; TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Cenote Límite and CN= Cenote Norte

Cenote	TR		SM		CL		CN	
	Avg.	SD	Avg.	SD	Avg.	SD	Avg.	SD
Temperature (° C)	25.7 <i>a</i>	1.8	24.9 <i>a</i>	1.1	29.4 <i>b</i>	1.2	30 <i>b</i>	1.5
Dissolved oxygen	3.3 <i>a</i>	0.6	3.2 <i>a</i>	0.5	6.2 <i>b</i>	0.8	5.9 <i>b</i>	0.6
pH	7.1 <i>a</i>	0.2	7.0 <i>a</i>	0.3	8.3 <i>b</i>	0.6	8.1 <i>b</i>	0.4
Conductivity (µ /cm)	1.7	0.2	1.4	0.3	1.2	0.7	1.3	0.5
Transparency (m)	7.9 <i>a</i>	1	8.5 <i>a</i>	1.3	3.1 <i>b</i>	0.4	2.8 <i>b</i>	0.6
Ammonium (ppm)	0.7	0.3	0.6	0.8	0.6	0.3	0.5	0.7
Nitrate (ppm)	0.2	0.2	0.3	0.4	0.2	0.1	0.1	0.1
Phosphate (ppm)	0.2	0.1	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.2
Silica (ppm)	5.1	2.7	3.8	1.7	4.7	1.5	5.5	1.1
Chlorophyll <i>a</i> (µl)	1.3 <i>a</i>	0.5	1.5 <i>a</i>	0.6	2.7 <i>b</i>	0.6	2.5 <i>b</i>	0.5
Periphyton (g /moth)	7.6 <i>a</i>	1.6	4.7 <i>a</i>	1.8	77.6 <i>b</i>	26.5	109.2 <i>b</i>	21
Macrophyte Coverage (%)	1.5 <i>a</i>	0.4	0	0	24.8 <i>b</i>	8.7	33 <i>b</i>	6.9
Zooplankton abu. (ind/l)	41 <i>a</i>	6.9	28.6 <i>a</i>	12.9	213.8 <i>b</i>	134.6	210 <i>b</i>	108.3
Aquatic insects abu. (Ind/l)	3.2	5.3	0	0	2.8	3.7	4.2	7.3
Aquatic insects richness	12	6.2	0	0	16	1	17.3	5.5
Fish richness	1.7 <i>a</i>	0.4	1.9 <i>a</i>	0.8	3.6 <i>b</i>	1.1	5.2 <i>b</i>	1.1
Fish abundance (Ind)	25.5 <i>a</i>	18.3	103.1 <i>b</i>	110.9	40.1 <i>a</i>	26.8	27.4 <i>a</i>	21.1

a and *b* have significant difference, *p*< 0.043.

among the 4 years of sampling or between seasons. SM had a greater abundance of fish (37-62%) than the other cenotes (Fig. 2); and rarefaction curve analysis showed that species richness was not affected by abundance in all cenotes. CL had 9 species; CN had 8, while SM had 3 species and TR only 2.

The predominant fish species differed according to the type of cenote. In TR and SM, dominant fish species

were *Cichlasoma friedrichsthalii* (this abundance reached 76.2% in the TR cenote) and *Gambusia Yucatana* (the abundance reached 88.4% in the SM cenote). *Rhamdia guatemalensis* was found exclusively in non-shored cenotes. In cenotes CN and CL *Astyanax aeneus* and *Cichlasoma urophthalmus* were dominant fish species, being the first one with *Ophisternon aenigmaticum* found exclusively in these cenotes.

Table 3. Fish species obtained with minnow traps (see methods) at each cenote from all of the sampling sessions (2004-2008). TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte

Family	Species	TR	SM	CL	CN
Characidae	<i>Astyanax aeneus</i>			195	51
Cichlidae	<i>Cichlasoma friedrichsthalii</i>	156		9	5
	<i>Cichlasoma meeki</i>			25	56
	<i>Cichlasoma urophthalmus</i>		9	38	71
	<i>Petenia splendida</i>			17	6
Poeciliidae	<i>Poecilia orri</i>			7	8
	<i>Poecilia mexicana</i>				14
	<i>Gambusia yucatanana</i>		534	53	33
	<i>Belonesox belizanus</i>			2	
Pimelodidae	<i>Rhamdia guatemalensis</i>	52	8		
Synbranchidae	<i>Ophisternon aenigmaticum</i>			1	
	Total	208	551	347	244

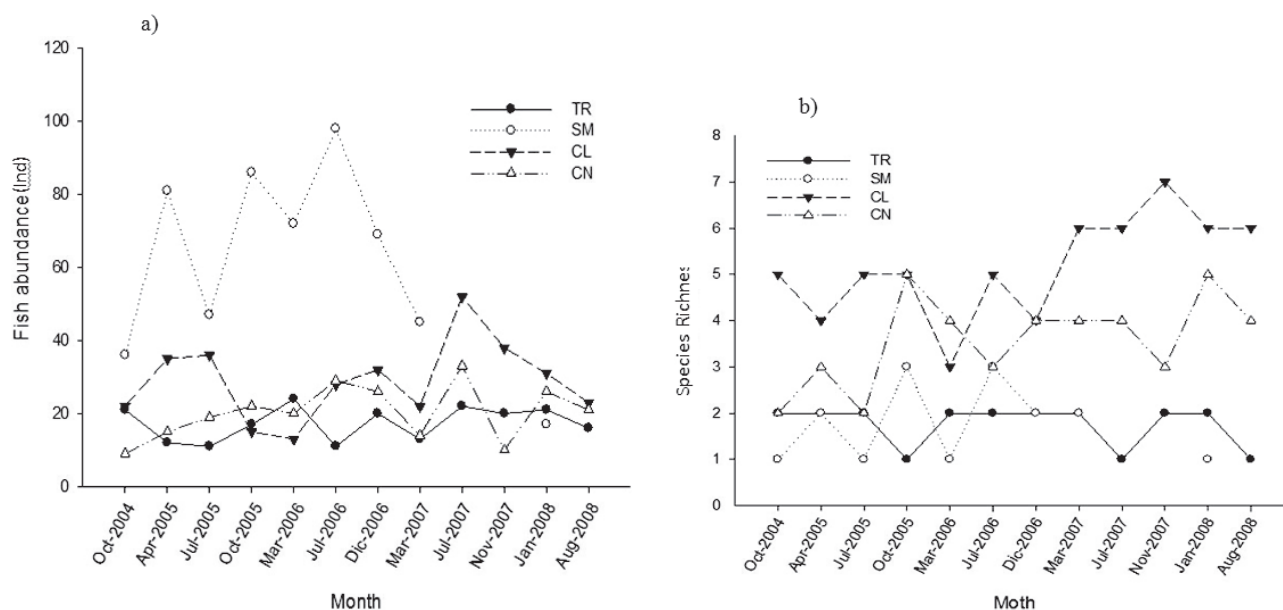


Figure 2. Fish community structure along the sampling period (2004-2008) in the 4 sampled cenotes. a), fish abundance and b), species richness. TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Cenote Limite and CN= Cenote Norte.

PCA separated cenotes into 2 groups by their biotic and abiotic values (Fig. 3), explaining 72% of the total variation in the first 3 components (Table 4). The first component revealed strong associations with macrophyte coverage, transparency, dissolved oxygen, chlorophyll *a* and pH. The second component showed strong associations with all of the nutrient concentrations. The third component showed associations with conductivity and the ammonia concentration (Table 4).

NMDS analyses grouped CL and CN as one group, and TR and SM as another group (Fig. 4). ANOSIM showed differences among cenotes in terms of species richness ($p < 0.001$) and fish abundance ($p < 0.001$). A post-hoc test in species richness revealed differences among all cenotes except for TR and SM ($p > 0.01$). The post-hoc test on fish abundance showed differences between SM vs. TR and CN ($p < 0.01$). However, there were no differences between seasons ($p > 0.6$) and years ($p > 0.8$). The correlations between the PCA scores and the NMDS axes revealed negative correlations in PCA score 1 (NMDS axis 1: $r = -0.64$, $p = 0.001$) and positive correlations in PCA score 1 (NMDS axis 2: $r = 0.66$, $p < 0.05$).

The correlations between the abiotic variables and NMDS axis 1 indicated that most important variables were dissolved oxygen ($r = 0.60$, $p < 0.001$), transparency ($r = -0.58$, $p < 0.001$), chlorophyll *a* ($r = 0.62$, $p = 0.004$), periphyton ($r = 0.65$, $p = 0.003$) and aquatic insects

Table 4. PCA of the abiotic variables for all of the cenotes from 2004 to 2008. PC1, principal component 1; PC2, principal component 2; PC3, principal component 3

	PC1	PC2	PC3
Eigenvalues	5.29	1.39	1.24
% Variation	48.1	12.6	11.3
Cum.% Variation	48.1	60.8	72
Variable			
Temperature (°C)	0.375	-0.153	0.114
Conductivity ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	-0.133	-0.15	0.695
Dissolved Oxygen (mg L^{-1})	0.407	0.077	0.052
pH	0.369	0.077	0.049
NH ₄ (mg L^{-1})	-0.094	0.334	0.559
NO ₃ (mg L^{-1})	-0.167	0.378	-0.309
PO ₄ (mg L^{-1})	0.012	-0.529	-0.24
Si (mg L^{-1})	0.047	-0.67	0.161
Transparency (m)	0.414	-0.062	-0.041
Chlorophyll <i>a</i>	0.392	0.137	-0.07
Coverage (%)	0.418	0.033	0.041

abundance ($r = 0.743$, $p = 0.02$). Other variables, such as temperature ($r = 0.62$, $p < 0.001$), dissolved oxygen ($r = 0.59$, $p < 0.001$), pH ($r = 0.55$, $p < 0.001$) and zooplankton abundance ($r = 0.61$, $p = 0.012$), were correlated to the second axis.

Multiple regression shows positive relationship between fish richness and abiotic variables winch dissolved oxygen (DO), temperature, pH and PO₄⁺³ ($R^2 = 0.64$). Using an individual analysis of each species showed that only *A. aeneus* abundance was positively correlated with pH, PO₄⁺³ and DO ($R^2 = 0.45$).

Discussion

Although cenotes are the most important aquatic system in Yucatán Peninsula, most of their abiotic dynamics and the factors related to fish community structure are poorly understood. This research is a base line to elucidate those drivers that directly affect the fish community structure in oligotrophic small systems. The high influence that allochthonous variables play on cenotes lacking a shore area suggests there are aquatic dynamics in these peculiar systems that remain undiscovered, compared with other systems with shore areas. Results presented in this manuscript raise the necessity of increased ecological research on the region.

The fish species found in these cenotes are widely distributed in the wetlands of the RBSK, pools and other

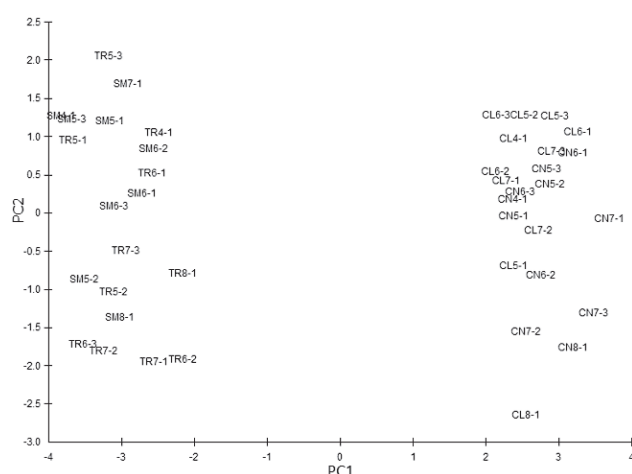


Figure 3. Main 2 axes of the PCA for the abiotic variables for all of the cenotes in the 2004 to 2008 period. There is a clear differentiation of the 4 cenotes based only on these variables. Separated cenotes into 2 groups by their biotic and abiotic values. The first number after the letters represents in a year and the second is the number of sampling this year; for example, TR4-1: 4 corresponds to 2004 and 1 to the first sampling and TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Límite and CN= Norte.

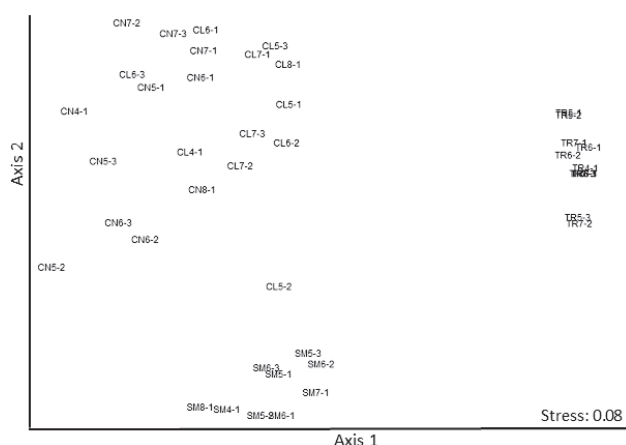


Figure 4. NMDS ordination procedure for fish community data in TR= Tres Reyes, SM= Santa María, CL= Límite and CN= Norte from 2004 to 2008. NMDS analyses grouped 2 cenotes. The first number after the letters represent in a year and the second is the number of sampling this year; for example TR4-1: 4 corresponds to 2004 and 1 to the first sampling.

cenotes in the Yucatán Peninsula. Species found in the studied cenotes represent 52% of all of the continental fish species in the Sian Ka'an Reserve (Zambrano et al., 2006).

The small difference on the most abiotic variables across seasons and years suggests that fish which live within these kind of aquatic systems can be related to an equilibrium life history strategy (Southwood, 1977; Townsend and Hildrew, 1994). Fish species with an equilibrium strategy have parental care and prolonged breeding seasons and live in deeper and more stable habitats, such as slow-flowing ponds, river channels and most lakes (Lamouroux et al., 2002; Vila-Gispert et al., 2002). This strategy is used by some species of the Cichlidae family (e.g., *C. urophthalmus*, *C. friedrichthali* and *P. splendida*) (Greenfield and Thomerson 1997) and other families, such as Pimelodidae (*R. guatemalensis*) and Symbranchidae (*O. aenigmaticum*) (Schmitter-Soto, 1998), which are abundant in the permanent pools of the RBSK (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010).

Also, the stability on the fish community structure over the 4-year sampling period suggests a low change in the hydrological dynamics and water physicochemical variables in a meteorological highly variable landscape. Rainy and dry periods do not yield measurable impacts on the physicochemical dynamics on the studied cenotes. Contrary to wetlands, cenotes are not subjected to abrupt changes in the water level (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). This difference in hydrological

dynamics between 2 types of systems, which are located in a region with the same environmental dynamics can be explained by the karstic soil. This type of soil absorbs the rainwater within few days, provoking a fast change in the level of water table (Gaona-Vizcayano et al., 1980). In lowlands the water table rises above the surface, generating the temporal wetlands (= 1.5 m depth). In dry season water table retreats, drying out most of the wetlands, with only scattered small permanent pools. Cenotes are deeper systems (> 5 m) than wetlands which are able to buffer any local change in the water table in rainy and dry season (between 0.5 to 1.2 m). Therefore, wetlands and permanent pools are submitted to seasonal hydraulic changes in the 2 periods, changing variables such as temperature and dissolved oxygen concentrations (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). On the contrary, our results show that most of the physicochemical variables in cenotes are relatively constant.

Factors affecting fish community structure in wetlands include temperature, depth, pH and macrophytes coverage (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). Some of these variables also affect fish community structure in cenotes such as temperature and pH. It seems that these variables have a strong relation with fish community structure among the entire aquatic system. However, variables in cenotes that affect fish community structure also include dissolved oxygen and phosphorous concentrations. The DO concentration seems to limit fish richness but not their abundance. This finding can be explained by the low capacity of some species to survive in harsh conditions, surviving only species such as *R. guatemalensis* and *G. yucatanensis*. Phosphorus concentrations have a major role in the ecosystem dynamics (see above), influencing fish community structure depending on system productivity.

To understand the fish community structure within a stable system, it is necessary to analyze the lake trophic structure energy and variables such as nutrients concentration and food sources availability (Sterner et al., 1997). Some of these variables, such as primary production and insect abundance, proved to be highly related to fish community structure. Primary production is related directly to nutrients concentration (Dillon and Rigler, 1974). The low nutrient concentrations and the N/P ratio (> 12.3) in all of the cenotes suggests that phosphorous is the limiting resource for the primary producers. Phosphorus enters the system by rock dissolution and by erosion of nearby areas (Beddows et al., 2007). Most of the phosphorus entering the water column precipitates to the bottom due to the high concentration of CaCO_3 , a transition that is characteristic of these karstic systems (Roldán, 1992). Phosphorous precipitation has a variety of consequences, depending on the cenote morphology. In deep cenotes with steep walls,

phosphorus moves away from the primary producers and precipitates directly to the anoxic and light-limited bottom (Roldán, 1992). In cenotes with a shore area, the phosphorus precipitates to shallower depths that can be used by periphyton, macroalgae and aquatic plants. These systems may have higher return rates of phosphorous with a stronger autochthonous energy flow (Schmitter-Soto et al., 2002).

The low abundance of food in cenotes without a shore, such as TR and SM, increases the proportion of external food sources. In most lakes, aquatic primary producers support a significant part (> 84%) of the heterotrophic production (Jansson et al., 1999). However, other aquatic systems exist that have higher proportions of allochthonous production supporting the food webs (Cole et al., 1994; Jansson et al., 1999), such as CL and CN. In previous studies in the region we found similar results (Zambrano et al., 2006); fish species richness was significantly higher in cenotes with vegetation and a shore area than cenotes without vegetation and no-shore area.

Allochthonous sources are more important when the aquatic system is small (Mehner et al., 2007), is oligotrophic or/and is surrounded by forests (Hodgson and Hansen, 2005; Hodgson et al., 1993), as which was the case with these cenotes, particularly for the non-shore ones. Important food sources are terrestrial insects, which form the basis of some aquatic system food webs (Nakano and Murakami, 2001; Sabo and Power, 2002). A large number of insects live at the cenote edge and are available to fish once they enter the water (pers. observation). Therefore, there are a high proportion of top predators, mainly consuming insects of terrestrial origin and with the typical top predator morphology, such big eyes, big mouth and teeth (Magoulick, 2000). The major species of fish (i.e., *P. splendida*, *C. urophthalmus*, *C. friedrichsthalii*, *O. aenigmaticum*, *B. belizanus* and *A. aeneus*) are predators (Neil, 1984), and they comprise 42% to 66.7% of the total species in cenotes. These species can also be predatory toward grazers, such as *C. meeki*, *P. mexicana*, *G. yucatanana* and *P. orri* (Reznick and Miles, 1989).

Those cenotes with a shore area may have higher autochthons food sources due to the quantity and variety of primary producers that are part of the periphyton, algae and aquatic plants (Schmitter-Soto et al., 2002). The amount of energy generated from the variety of producers could increase the possibility of having a higher richness of fish top predators as happened in both shore area cenotes.

Results suggest that physicochemical variables and fish community structure are not affected by seasonal hydrology dynamics, as happens in the nearby wetlands. Fish community structure in cenotes did not vary between seasons and had a small variation among years. This is

completely different from wetlands that have a highly dynamic fish community structure even within seasons (Escalera-Vázquez and Zambrano, 2010). However, similar variables influencing wetlands also are related to fish community structure in cenotes such as dissolved oxygen, transparency, chlorophyll *a*, periphyton and aquatic insect abundance. These variables change with the morphology of cenotes, and therefore the fish community structure seems to be shaped by the presence or absence of shore areas. In cenotes without a shore area the low quantity of food and the lack of spatial heterogeneity seem to explain why these systems have lower fish richness values than those cenotes with a shore area. The capacity of shore plants to establish at the edge of the cenotes increases the habitat heterogeneity for different types of fish to survive, increasing the amount of refuges against predation and providing more food for the community.

These initial results suggest that shore areas increase the fish richness, but more cenotes must be sampled to analyze this relationship.

Acknowledgements

Financial support of this research was provided by Semarnat-Conacyt for the project C01-202-0082 and PAPIITIN 230007. We extend thanks to Angel Omar Ortiz-Moreno of the Biosphere Reserve of Sian Ka'an and Santa María Ranch, where the sampled cenotes are located. Sampling permit: FAUT0112. Daniel Bedoya G., Patricia Santos R., Nancy Calderón and Filemón Melo for their collaboration. Julio Díaz for providing information on aquatic insects studied in the cenotes. Dirección General de Estudios de Posgrado, Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM for their support. This manuscript was written while LHEV was a postdoctoral researcher at National Institute for Environmental Studies, Japan. Thanks to Conacyt for the fellowship No. 174717.

Literature cited

- Apha. 1998. American public health association. American water works association. Water environment federation. Standard methods for examination of water and wastewater. Apha, Washington, D. C.
- Barnes, R. D. 1996. Zoología de los invertebrados. 6ª ed. Nueva Editorial Interamericana. México, D. F. 826 p.
- Beddows, P. A., P. Blanchon, E. Escobar and O. Torres-Talamante. 2007. Los cenotes de la península de Yucatán. *Arqueología Mexicana* 83:32-35.
- Bedoya, D. G. 2005. Distribución de la familia Poeciliidae a nivel regional en la reserva de la Biosfera de Sian Ka'an. Master thesis, Posgrado en Ciencias Biológicas. Instituto de Biología, UNAM. Mexico, D. F. 44 p.

- Bengtsson, L. and M. Enell, 1986. Chemical analysis. In Handbook of Holocene palaeoecology and palaeo-hydrology, B. E. Berglund (ed.). John Wiley and Sons Ltd., Chichester, 423-451.
- Biggs, B. J. F. and C. Kilroy. 2000. Stream periphyton monitoring manual. New Zealand Ministry for the Environment/NIWA. Christchurch. 222 p.
- Cohen, J. E., 1989. Food webs and community structure. In Perspectives in ecological theory, J. Roughgarden, R. M. May and S. Levin (eds.). Levin, S. A. Princeton University Press, Princeton. p. 181-202.
- Cole, J. J., N. F. Caraco, G. W. Kling and T. K. Kratz. 1994. Carbon dioxide supersaturation in the surface waters of lakes. *Science* 265, 1578:1568-1570.
- Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield and P. J. Williams. 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation* 74:125-133.
- Courtney, G. W. and R. W. Merritt. 2008. Aquatic Diptera, larvae of aquatic diptera. Part one. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 687-722.
- Cranston, P. S. and H. V. Daly. 2008. General classification and key to the orders of aquatic and semiaquatic. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 157-164.
- Currie, D. J., P. Dilworth-Christie and F. Chapleau, 1999. Assessing the strength of top-down influences on plankton abundance in unmanipulated lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 427-436.
- Dillon, P. J. and F. H. Rigler. 1974. The phosphorus-chlorophyll relation ship in lakes. *Limnology and Oceanography* 19: 767-773.
- Escalera-Vázquez, L. H. and L. Zambrano. 2010. The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology* 55:2557-2569.
- Ferrington, J. L. C., M. B. Berg and W. P. Coffman. 2008. Chironomidae. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 847-989.
- Galacatos, K., R. Barriga-Salazar and D. J. Stewart. 2004. Seasonal and Habitat Influences on Fish Communities within the Lower Yasuni River Basin of the Ecuadorian Amazon. *Environmental Biology of Fishes* 71:33-51.
- Gutiérrez, E. M., A. Cervantes-Martínez, M. Gutiérrez-Aguirre and A. M. Arce-Ibarra. 2007. Los cenotes y lagunas del centro y sur de la península de Yucatán. In Las aguas interiores de México: conceptos y casos, G. De la Lanza-Espino (Comp.). AGT Editor. México. p. 423-446.
- Greenfield, D. W. and J. E. Thomerson. 1997. Fishes of the continental waters of Belize. University Press of Florida. p. 310.
- Grenouillet, G. and D. Pont. 2001. Juvenile fishes in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *Journal of Fish Biology* 59:939-959.
- Grenouillet, G., D. Pont and K. L. Seip. 2002. Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblages in rivers. *Ecography* 25:641-650.
- Hodgson, J. R. and E. M. Hansen. 2005. Terrestrial prey in the diet of largemouth bass, *Micropterus salmoides*, in a small north temperate lake. *Journal of Freshwater Ecology* 20:793-794.
- Hodgson, J. R., X. He and J. F. Kitchell. 1993. The fish populations. In The trophic cascade in lakes, S. R. Carpenter and J. F. Kitchell (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 43-68.
- Jansson, M., A. K. Bergström, M. P. Blomqvist, A. Isaksson and A. Jonsson. 1999. Impact of allochthonous organic carbon on microbial food web carbon dynamics and structure in Lake Ötrasket. *Archives for Hydrobiology* 144:409-428.
- Kobza, R. M., J. C. Trexler, W. F. Loftus and S. A. Perry. 2004. Community structure of fishes inhabiting aquatic refuges in a threatened Karst wetland and its implications for ecosystem management. *Biological Conservation* 116:153-165.
- Lamouroux, N., N. L. Poff and P. L. Angermeier. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients *Ecology* 83:1792-1807.
- Lampert, W. and U. Sommer. 1997. Limnology: the ecology of lakes and streams. Oxford University Press. New York. 382 p.
- Loftus, W. F. and J. A. Kushlan. 1987. Freshwaters fishes of southern Florida. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 31:147-344.
- Lot, A., R. A. Novelo and G. P. Ramírez. 1998. Diversidad de la flora acuática mexicana. In Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). Instituto de Biología. UNAM, México, D. F. p. 563-578.
- Magoulick, D. D. 2000. Spatial and temporal variation in fish assemblages of drying stream pools: The role of abiotic and biotic factors. *Aquatic Ecology* 34:29-41.
- McCafferty, W. P., C. R. Lugo-Ortiz, A. V. Provonsha and T. Q. Wang. 1997. Los efemerópteros de México: clasificación superior, diagnosis de familias y composición. *Dugesiana* 4:1-29.
- Merritt, R. W. and D. W. Webb. 2008. Aquatic diptera (part two): pupae and adults of aquatic diptera. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 723-800.
- Miller, R. R. 2005. Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press. Chicago and London. p. 507.
- Nakano, S. and M. Murakami. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic

- food webs. Procedures of the National Academy of Sciences, USA 98:166-179.
- Neil, S. 1984. Field studies of the behavioral ecology and agonistic behavior of *Cichlasoma meeki* (Pisces: Cichlidae). Environmental Biology of Fishes 10:59-68.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997a. Clave para la determinación de familias y generos de las nayades de odonata de México. Parte II. Anisoptera. Dugesiana 4:31-40.
- Novelo-Gutiérrez, R. 1997b. Clave para la separación de familias y generos de las neyades de odonata de Mexico. Parte I. Zygoptera. Dugesiana 4:1-10.
- Perry, E. L., L. Marín, J. McClain and G. Velásquez. 1995. Ring of cenotes (cenotes), northwest Yucatán, Mexico: its hydrogeologic characteristics and possible association with the Chicxulub impact crater. Geology 23:17-20.
- Polhemus, J. T. 2008. Aquatic and semiaquatic hemiptera. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 385-423.
- Reznick, D. E. and D. B. Miles. 1989. Systematic overview of the poeciliidae. In Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae), G. K. Meffe and F. F. J. Snelson (eds.). Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey. p. 453.
- Roldán, G. P. 1992. Fundamentos de limnología neotropical. Ciencia y Tecnología. Universidad de Antioquia, Antioquia. 529 p.
- Sabo, J. L. and M. E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. Ecology 83:1860-1869.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces de Quintana Roo. El Colegio de La Frontera Sur, Unidad Chetumal, México, D. F. 239 p.
- Schmitter-Soto, J. J., F. A. Comin, E. Escobar-Briones, J. Herrera-Silveira, J. Alcocer, E. Suárez-Morales, M. Elías-Gutiérrez, V. Díaz-Arce, L. E. Marín and B. Steinich. 2002. Hydrogeochemical and biological characteristics of cenotes in the Yucatán Peninsula (SE Mexico). Hydrobiologia 467:215-228.
- Schreck, B. C. and R. B. Moyle 1990. Methods for fish biology. American Fishery Society, Bethesda, Maryland. p. 363-387.
- Schwartz, S. S. and D.G. Jenkins. 2000. Temporary aquatic habitats: constraints and opportunities. Aquatic Ecology 34:3-8.
- Steinich, B. 1996. Investigaciones geofísicas e hidrogeológicas en el noroeste de la Península de Yucatán, México (Geophysical and hydrogeological investigations in the northwest peninsula of Yucatán, Mexico), Ph. D. thesis, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 94 p.
- Sterner, R. W., J. J. Elser, E. J. Fee, S. J. Guildford and T. H. Chrzanowski. 1997. The light: nutrient ratio in lakes: the balance of energy and materials affects ecosystem structure and process. The American Naturalist 150:663-684.
- Stoessell, R. K., Y. H. Moore and J. G. Coke. 1993. The occurrence and effect of sulfate reduction and sulfide oxidation on coastal limestone dissolution in Yucatán cenotes. Ground Water 31:566-575.
- Tennessen, K. J. 2008. Odonata. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K.W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 237-294.
- Torres-Orozco, R. and J. L. García-Calderón. 1995. Introducción al manejo de datos limnológicos. Universidad Autónoma Metropolitana, México, D. F. 130 p.
- Trexler, J., W. Loftus and S. Perry. 2005. Disturbance frequency and community structure in a twenty-five year intervention study. Oecologia 145:140-152.
- Vila-Gispert, A., R. Moreno-Amich and E. García-Berthou. 2002. Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12:417-427.
- Waltz, R. D. and S. K. Burian. 2008. Ephemeroptera. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 181-236.
- Wallace, J. L. and E. D. Walker. 2008. Culicidae. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 801-823.
- White, D. S. and R. E. Roughley. 2008. Aquatic coleoptera. In An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merritt, K. W. Cummins and M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa. p. 571-671.
- Willis, S. C., K. O. Winemiller and H. López-Fernández. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. Oecologia 142:284-295.
- Zambrano, L., E. Vázquez-Domínguez, D. García-Bedoya, W. F. Loftus and J. C. Trexler. 2006. Fish community structure in freshwater karstic waterbodies of the Sian Ka'an Reserve in Yucatán peninsula, Mexico. Ichthyological Exploration of Freshwaters 17:193-20.
- Zar, J. H. 1999. Biostatistical Analysis, 5th edition. Upper Saddle River, Pearson Education, Inc. New Jersey. 944 p.



Reproductive activity of anurans in a dominant agricultural landscape from central-eastern Argentina

Actividad reproductiva de anuros en un paisaje predominantemente agrícola del centro-este de Argentina

Laura C. Sanchez^{1✉}, Paola M. Peltzer¹, Rafael C. Lajmanovich¹, Adriana S. Manzano², Celina M. Junges¹ and Andrés M. Attademo¹

¹Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas y Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral, Paraje el Pozo s/n (3000), Santa Fe, Argentina.

²Universidad Autónoma de Entre Ríos y Centro de Investigación Científica y Transferencia de Tecnología a la Producción. Materi y España s/n (3105), Diamante, Entre Ríos, Argentina.

✉ lauracecillas@gmail.com

Abstract. Agriculture can modify natural systems through habitat loss and fragmentation, as well as through the effect of agrochemicals on biological traits such as reproduction. We studied anuran diversity and reproduction of assemblages from 3 sites with different degrees of agricultural activities (an agroecosystem, a transitional area, and a natural forest) located in Entre Ríos province (Argentina). We conducted several field surveys during 2 soybean-cropping periods from November 2006 to April 2008. A total of 23 anuran species were identified. Richness, evenness and diversity differed among sites. No range-abundance models were statistically adequate to describe the distribution of abundances within the agroecosystem, whereas the anuran species from the other 2 sites fitted the normal logarithmic model. The location and substrates used for nuptial calling in ponds, as well as the reproductive periods of anuran species varied among sites. These findings might respond to a combination of factors, such as anuran composition, species abundances, availability of reproductive microhabitats, and variation of microclimatic characteristics among sites, the agroecosystem being the most different anuran reproductive community. Finally, our results suggest that agricultural land use have adverse effects on the reproduction of anurans in central-eastern Argentina.

Key words: breeding activity, amphibians, agroecosystem, Entre Ríos, Argentina.

Resumen. La agricultura puede modificar los sistemas naturales mediante la fragmentación y pérdida de hábitat, como también debido al efecto de los agroquímicos sobre rasgos biológicos tales como la reproducción. Se estudió la diversidad y la reproducción en 3 comunidades de anuros provenientes de sitios con distintos grados de actividad agrícola (un agroecosistema, una área de transición y un bosque natural) de la provincia de Entre Ríos (Argentina). Se realizaron inspecciones a campo durante 2 periodos entre la siembra y la cosecha de soja, desde noviembre de 2006 hasta abril de 2008. Se identificaron 23 especies de anuros. La riqueza, la equitatividad y la diversidad difirieron entre sitios. La distribución de abundancias dentro del agroecosistema no se ajustó a ningún modelo rango-abundancia. La ubicación y los sustratos utilizados para vocalizar por las especies como también sus periodos reproductivos variaron entre sitios. Estos resultados podrían responder a una combinación de factores tales como composición de anuros, abundancia de las especies, disponibilidad de microhabitats reproductivos y variaciones microclimáticas entre sitios, siendo el agroecosistema la comunidad reproductiva más diferente. Finalmente, se sugiere que el uso de la tierra para la agricultura tendría efectos adversos sobre la reproducción de los anuros en el centro-este de Argentina.

Palabras clave: periodos reproductivos, anfibios, agroecosistema, Entre Ríos, Argentina.

Introduction

Agricultural intensification has led to a drastic transformation of the landscape, soil depletion and the acceleration of irreversible erosion processes (Sans, 2007).

Agriculture can alter natural systems basically in 2 ways: a) through direct effects on biological diversity in general (e.g., Fahrig, 2003; Firbank et al., 2008) and amphibian diversity in particular (e.g., Hecnar and M'Closkey, 1998; Peltzer et al., 2006), such as habitat loss and creation of isolated fragments by conversion of natural habitats to arable land (e.g., Joly et al., 2001; Grau et al., 2005), and b) through indirect effects, particularly the deleterious

Recibido: 23 agosto 2012; aceptado: 06 marzo 2013

impact of the use of agrochemicals on wildlife (e.g., Smith et al., 2000; Khan and Law, 2005). We still lack a solid understanding of the consequences of the many forms of structural habitat change for amphibians, as well as the effect of more indirect factors (Gardner et al., 2007).

Agricultural activities have been associated with declines of amphibian populations (Sparling et al., 2001; Davidson and Knapp, 2007). Several species breed within or around agricultural areas that are usually exposed to pesticides, and consequently, their larvae may come in contact with these contaminants at some point in time during their development (Peltzer et al., 2003, 2006). Accordingly, adults exposed to xenobiotics with endocrine disruptive activity have shown evidence of reproductive dysfunction, such as testicular dysgenesis in males (sex reversal, skewed sex ratios, hermaphrodites, intersex gonads, disrupted spermatogenesis, altered testicular morphology and gonadal development) (e.g., Edwards et al., 2006; Hayes et al., 2010), and delayed oviposition, increased egg size and decreased egg fertility in females (Pickford and Morris, 2003).

Despite the need to know if amphibian breeding biology is affected in areas exposed to pesticides, little is known about breeding activity in agricultural landscapes (Knutson et al., 2004). In central-eastern Argentina, glyphosate-tolerant-soybean (*Glycine max* L.) is the dominant crop, with pesticides generally applied in spring and summer, during the amphibian breeding period (Peltzer and Lajmanovich, 2007). Field evidence indicates that runoff and pesticide drift alter temporary and permanent ponds adjacent to agroecosystems, which are essential sites for anuran reproduction (Peltzer et al., 2008).

The aim of this study was to provide baseline data on the diversity and reproduction of anuran assemblages in sites with different degrees of agricultural activity in Argentina: an agroecosystem, a transitional area without agriculture but adjacent to monoculture zones, and a natural forest site.

Materials and Methods

Study area. The study area selected is one of the most important agricultural systems in Argentina. It is located in the central-eastern part of the country, to the south-west of the Entre Ríos province. Three different sampling sites were chosen: an agroecosystem, a transitional area, and a natural forest (Fig. 1). The agroecosystem site (AG) is a field cultivated with soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) situated in Diamante department (23 ha; 32°06'12.3" S, 60°37'17.5" W). The soybean field is under direct seeding (soybean in spring-summer, and wheat in autumn-winter), with at least 5 years of activity. Soybean is sown in

November/December and harvested in March/April. A natural water course crossing the soybean field forms a small wetland (0.5 ha).

The transitional area (TA; 32°07'17.6" S, 60°38'02.2" W) is located between the agroecosystem and the natural forest site; because of its slope, this site is directly exposed to the pluvial runoff from the soybean fields. The transitional area selected was located in the continental zone of the Pre-Delta National Park (PDNP). The PDNP is a wetland reserve (2 458 ha), belonging to the Paraná River floodplain, close to the mouth of Paraná Delta, which includes a continental zone as well as several islands (Aceñolaza et al., 2004). This reserve is 2 km away from the agroecosystem.

The natural forest site selected (NF; 32°07'30.7" S, 60°38'11.6" W), the most pristine area within the PDNP, was located in the island region of PDNP. This sector is preserved from human impact and no exposure to direct runoff of agrochemicals is expected. The lower zones in NF site showed a typical vegetation of flooding areas (Aceñolaza et al., 2004).

Field survey periods. We conducted field surveys during the anuran breeding season in the study region (Peltzer and Lajmanovich, 2007). Surveys comprised 2 sampling periods: *a*) first period: from November 2006 to May 2007, and *b*) second period: from December 2007 to April 2008. These 2 periods also coincided with the soybean sowing and harvest periods (Quintana and López Anido, 2010). The methodology used for each study objective is explained below.

Composition and diversity of anuran communities. We used 3 methods to record amphibian activities at each sampling site: 1) dry pitfall traps (Greenberg et al., 1994), which were distributed in 2 transects separated by 50 m and consisted of 5 plastic traps spaced at 10 m intervals. Each trap was a 20-L plastic bucket and the bottom was maintained wet with a sponge to prevent desiccation (Greenberg et al., 1994); 2) nocturnal searches, which consisted in simultaneous visual encounter surveys (Crump and Scott, 1994) and audio strip transects (Zimmerman, 1994). We conducted 4 searches per month, inspecting all sites at the same night and spending at least 1.5 hour-person per site, and 3) searches of tadpoles with the use of net-mesh (U.S. EPA, 2002). A minimum of 1.5 person hour was spent searching each site and all surveys were conducted by one only person (L.C. Sanchez). We carried out at least 2 searches for tadpoles per month, always during the day, using the dip net sweep sampling method, with a randomized walk design that involved a sequential series of compass directions (U.S. EPA, 2002). For amphibian nomenclature we followed Frost et al. (2006), Lavilla et al. (2010a, 2010b), and Pyron and Wiens (2011).

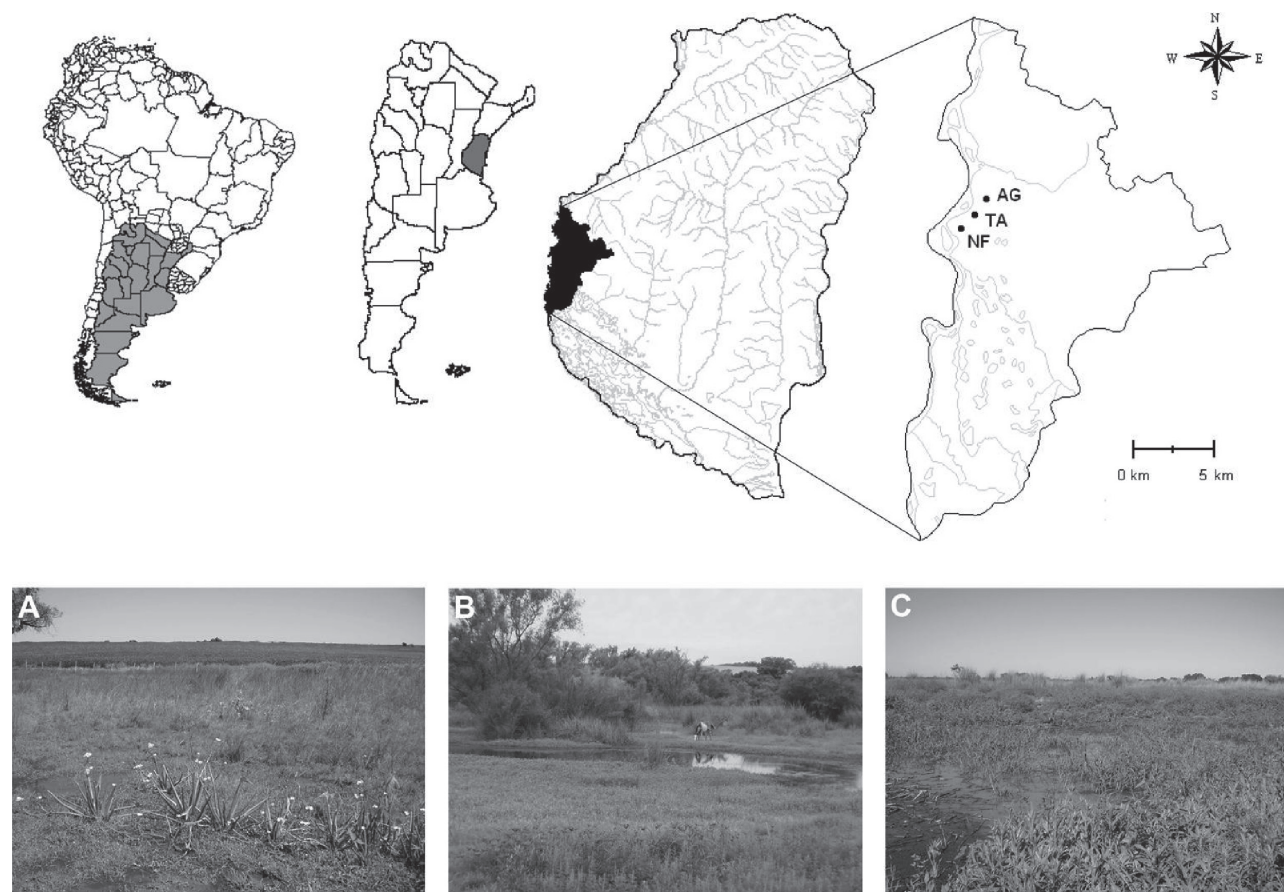


Figure 1. Location of study sites in Diamante, south-western Entre Ríos province, central-eastern Argentina, southern South America. A), agroecosystem (back) and wetland formed by the natural water course (front). B), pond of the transitional area, with the agroecosystem at the back, on the hill. C), water body in the natural forest site, in the island region, and at the bottom, the ridges with remnant riparian forest. AG, agroecosystem; TA, transitional area; NF, natural forest.

Breeding activity of anuran species. Three aquatic habitats, 1 per site, were studied. The AG water body was a permanent pond formed by a natural water course that crosses the field. The TA water body was a permanent pond, and the NF water body was a semi permanent pond (Table 1). In all cases, the vegetation of flooded areas was the typical vegetation of aquatic ecosystems (Aceñolaza et al., 2004).

To record calling activities, 4 searches were made per month across all ponds between twilight (19:00 h) and midnight (24:00 h), spending at least 1.5 hour at each site. A scoring criterion (calling index) was established for the types of male calling per species: 1= individual calls are not overlapping; 2= calls are overlapping, but individuals are still distinguishable; 3= numerous individuals can be heard, chorus is constant and overlapping (U.S. EPA, 2002). The calling activity of those species that did not vocalize at the selected sites was monitored in a qualitative way, according

Table 1. Characteristics of the aquatic sites studied (mean \pm standard deviation) in agroecosystem (AG), transitional area (TA) and natural forest (NF) sites

Location of water body	Length (m)	Width (m)	Maximum depth (cm)
AG	153.40 \pm 5.77	38.80 \pm 4.58	32.20 \pm 6.09
TA	80.80 \pm 14.66	54.20 \pm 10.92	36.80 \pm 6.58
NF	78.60 \pm 43.61	8.90 \pm 4.03	26.00 \pm 13.85

to Bertoluci and Rodrigues (2002). For each anuran male detected in calling activity, we recorded the following variables: location in the pond (centre, edge, flooded land periphery, land periphery), type of substrate (e.g., grasses, caves, marsh plants, trees, bare soil), and height in the vegetation (measured with a stick in cm). Moreover, to analyze the influence of environmental variables over

calling activity of males, we considered 3 environmental variables: 1) mean monthly river level (obtained from Prefectura Naval Argentina Sede Diamante, 3 km from the studied sites), 2) mean monthly air temperature, and 3) mean monthly rainfall (both obtained from the automatic meteorological station of CICYTTP-CONICET, Diamante City, 6 km from the study area). During these nocturnal surveys, a visual category was also established (visual index): 1= 1 to 3 individuals can be seen; 2= 4 to 10 individuals can be seen; 3= more than 10 individuals can be seen.

Additionally, to complete the analysis of breeding activity of anuran species, we considered the results of the searches of tadpoles previously described as evidence of reproduction. The number of sample points during the search of tadpoles and the number of record points in the audio-visual nocturnal surveys were determined according to pond length. For this purpose, we developed our own formula:

$$\text{Number of points} = (\text{MTL} + \text{ecotone} \times 2) / \text{point diameter}$$

where MTL value is maximum total length of the water body; the ecotone considered was 10 m; and the point diameter was 10 m to avoid recording the same individual twice. Transitional zones between terrestrial and aquatic ecosystems (ecotones) are areas through which surface and subsurface hydrology connects water bodies with their adjacent uplands (Zaimes et al., 2010). These typically exhibit characteristics quite different from the adjacent vegetation types (Clary and Medin, 1999). In our study, the ecotone considered was 10 m, according to the width of the terrestrial-aquatic transition occupied by distinctive vegetation.

The tadpoles that could not be identified in the field were collected and reared in the laboratory until metamorphosis. Then, tadpoles were euthanized and fixed according to the guidelines of ASIH et al. (2004) for further identification. The remaining tadpoles were released at the collection site.

Data analysis. Anurans captured in pitfall traps were standardized according to trapping effort (i.e., anurans/trap), following the criterion of Fitzgerald et al. (1999). Diversity (H) was calculated by Shannon-Weaver diversity index (Shannon and Weaver, 1949), using natural logarithms. Evenness (E) was calculated using Magurran's equation (Magurran, 1988). Richness (S) was estimated as the number of species that occurred in each site (Moreno, 2001). To compare species richness, diversity and evenness among sites, regardless of the sample size, the rarefaction model proposed by Sanders (1968) and corrected by Hurlbert (1971) and Simberloff (1972) was

used. The samples were rarefied to the smallest sample size. The richness, diversity and evenness values were obtained for 13 abundance classes (50, 100, 150, 200, 250, 300, 350, 400, 450, 500, 550, 600, and 649 individuals). Subsequently, the values were compared among sites with the non-parametric Kruskal-Wallis test (H_{KW} , following Duré et al., 2008), and multiple comparisons (in pairs), which are based on differences between the means of the ranges, as described in Conover (1999).

To assess anuran abundance, adults, juveniles and tadpoles recorded with the 3 field methods were considered (pitfall traps, nocturnal searches, and searches of tadpoles). For the case of anuran abundance recorded during nocturnal searches, we estimated the calling rank and visual rank by summing the calling and visual indices recorded for each species at each site (following Pope et al., 2000).

Community composition for each site was characterized by means of the rank-abundance models. These models have been used to assess the degree of habitat disturbance and to determine the successional stage (Aguirre Calderón et al., 2008). For each site, we investigated which of the most common models (geometric, logarithmic, normal logarithmic, and broken stick) presented the best fit to the observational data by means of the Chi-square test (Duré et al., 2008) using PAST software (Hammer et al., 2001). A $p > 0.05$ value was used as a criterion for accepting the null hypothesis, i.e., that the distribution is consistent with the tested model (Magurran, 1988).

To classify the reproductive modes, we used Lavilla classification (2004) for Argentine anurans, and the generalized reproductive modes according to Duellman and Trueb (1986) and Haddad and Prado (2005).

We calculated the microhabitat breadth (B_j) with regard to call substrates according to Levins (1968) and Heyer (1976), using the following formula: $B_j = \sum P_{ij}^2$, where B_j is the amplitude of the microhabitat of species j . The smaller values indicate greater niche breadth. P_{ij} is the proportion of the species j that was observed calling in microhabitat i , i.e., the proportion of calling individuals recorded in each microhabitat used by the species with respect to all of the observations ($P_{ij} = n_{ij}/N_j$). Likewise, we considered the location of each species in the pond; type of substrate and height in the vegetation to calculate the frequency distribution of anuran vocalization sites, according to Rossa-Feres and Jim (2001).

Temporal breeding activity of anurans was assessed using a principal coordinate analysis (PCoA). At each site (AG, TA and NF), the original data matrix considered all reproduction evidences across the period studied (presence of vocalizations, amplexant pairs, spawning, and tadpoles in each month). First, we calculated the Jaccard similarity index (Magurran, 1988) between each pair of species with

the formula: $C_j = j / (a + b - j)$, where j are the reproduction evidences shared by the 2 species considered, a are the reproduction evidences found in species A, and b are the reproduction evidences in species B. Then, we calculated the associated distance index as $1 - C_j$. Finally, the distance matrix was employed to run the PCoA with InfoStat demo/Profesional (Infostat, 2006) using Euclidean distances.

To test the association among environmental variables and number of species with calling males per month, we performed Spearman correlation (r_s), because data were not normal (following Afonso and Eterovick, 2007). A non-parametric Friedman test was used to compare the mean monthly calling activity (average calling indices recorded per month) among sites (AG, AT, AP), for each species. When necessary, we performed a posteriori multiple comparisons with a significance level of 0.05 (Conover, 1999).

Finally, to assess the similarity of reproductive anuran assemblages, a cluster analysis was performed. The original matrix considered all evidences of reproduction across the studied sites (AG, TA and NF). We used the unweighted pair group method (Upgma) based on Jaccard similarity index. The software used was InfoStat demo/Profesional (Infostat, 2006).

Results

Composition and diversity of anuran communities. A total of 23 anuran species belonging to 11 genera of 5 families were found at the study sites. Some species were exclusively recorded in AG (*Pseudopaludicola falcipes*) or NF (*Hypsiboas raniceps*). Two species were detected both in AG and TA (*Bufo arenarum* and *Odontophrynus americanus*) and other 6 species occurred in both TA and NF (*B. schneideri*, *H. punctatus*, *Pseudis limellum*, *Scinax acuminatus*, *S. berthae*, and *Trachycephalus typhonius*). The remaining 13 species were present in all the sites (Tables 2, 3).

In each of the 3 sites studied, Hylidae and Leptodactylidae were the main families present (Table 3). Hylidae showed the greatest variation in species occurrence among sites, with 5 species recorded in AG (31.25%), 10 in TA (47.62%) and 11 in NF (55.00%). Seven species of the family Leptodactylidae were recorded in AG and 6 in TA and NF, which accounted for 43.75% of those species recorded in AG, 28.57% in TA, and 30% in NF. On the other hand, 2 species of Bufonidae were present in AG (12.50%), 3 in TA (14.29%), and 2 in NF (10%). The families Microhylidae and Odontophrynidae had the lowest representation, each one with a single species. The former family was present in the 3 sites, and the latter, in only AG and TA (Fig. 2).

Table 2. Summary of anurans' total estimated abundance (N), richness (R), evenness (E) and diversity (H) in agroecosystem (AG), transitional area (TA) and natural forest (NF) sites, southwestern Entre Ríos province, Argentina

	AG	TA	NF
N	809	649	657
R	16	21	20
E	0.87	0.78	0.79
H	2.41	2.39	2.35

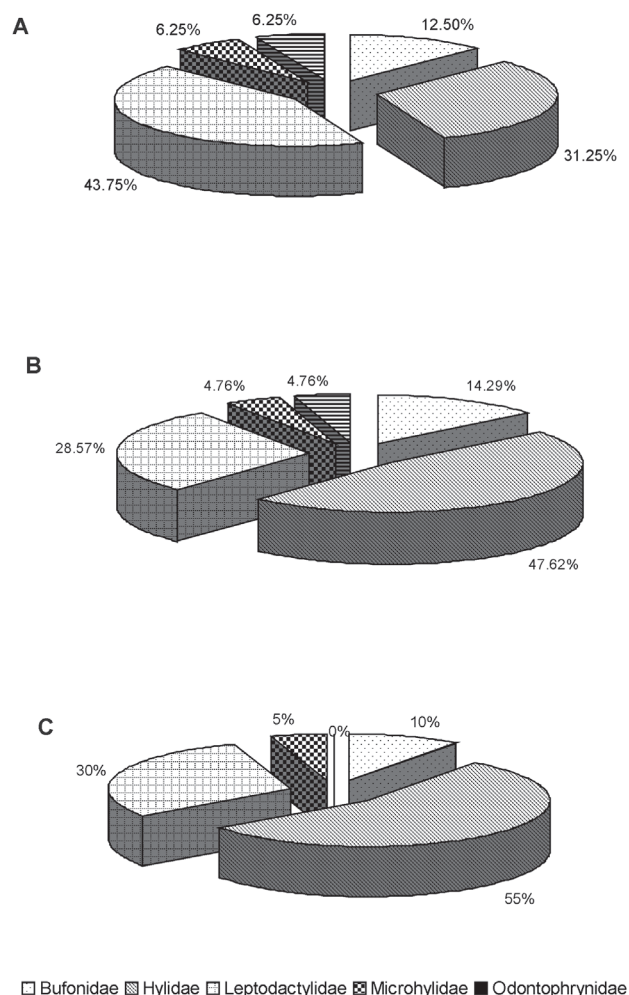


Figure 2. Percentage relative frequencies of anuran families recorded in the study sites. A), agroecosystem. B), transitional area. C), natural forest.

The number of species was significantly different among sites (Table 2; $H_{KW} = 14.70$, $p = 0.0006$). Richness was significantly lower in AG than in TA and NF sites

Table 3. Anuran breeding characteristics according to reproductive modes, and spatial and temporal distribution in south-western Entre Ríos province, Argentina. Sites: agroecosystem in black, transitional area in grey, natural forest in white. Numbers are the vocalizations shown by the sum of monthly values of auditory categories. A, amplexant pair; S, spawning; T, tadpoles; C, calling activity not-quantified outside the study sites. Comparison of mean monthly calling activity among sites by means of Friedman test. Letters in bold indicate statistically significant values ($p < 0.05$)

	Abundance per site			Reproductive modes		Reproductive period								Friedman test	
Species	AG	TA	NF	Argentinian anurans	Generalized modes	NOV	DEC	JAN	FEB	MAR	APR	MAY	X ²	P	
Bufonidae															
<i>Bufo arenarum</i>	1	3	—			Not recorded in breeding activity									
<i>B. fernandezae</i>	45	130	76	7	1		T	T		T			3.20	0.2019	
<i>B. schneideri</i>	—	9	1	7	1	T	AST3	T	S				2.00	0.3679	
									1						
Hylidae															
<i>Dendropsophus nanus</i>	13	111	80	6	1	1	1	3	T2		T		8.36	0.0153	
						3	T3	T22	AT25	T7	T				
							AT6	T19	2	7					
<i>D. sanborni</i>	66	95	65	6	1	1	11	22	8	1			7.71	0.0211	
						4	14	T32	T9	7					
							AT10	T16	4						
<i>Hypsiboas pulchellus</i>	113	72	94	6	1	1	2	T1	C	15	AT30	2	2.29	0.3176	
								C	6	6	20	2			
<i>H. punctatus</i>	—	19	5	6	1		1	T	8	19	7	14	6.50	0.0388	
							C	4	2	4	4				
<i>H. raniceps</i>	—	—	19	6	1							2	8.00	0.0183	
<i>Pseudis limellum</i>	—	6	2	2	1		12	1	1	1			6.00	0.0498	
							2	T1	1	C					
<i>Scinax acuminatus</i>	—	1	16	6	1	1		T					8.86	0.0119	
							3	T	T2	1	2				
<i>S. berthae</i>	—	1	1	6	1				C	1			2.00	0.3679	
								T							
<i>S. nasicus</i>	26	30	19	6	1		3	T4	3		T		0.35	0.8382	
							T1	T3	T9	T					
							T3	T1	T2	T					
<i>S. squalirostris</i>	20	32	36	6	1		3	2	4	3	3		0.07	0.9672	
						2	6	T8	T3	4					
						1	A12	T1	T5	1	1				
<i>Trachycephalus typhonius</i>	—	3	7	3	1		1		1				3.00	0.2232	
							S3		TC						

Leptodactylidae

Most species were recorded reproducing in the 3 sites, such as *B. fernandezae*, *D. nanus*, *D. sanborni*, *H. pulchellus*, *S. nasicus*, *S. squalirostris*, *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L.*

latrans, *L. mystacinus*, *Physalaemus albonotatus*, and *Elachistocleis bicolor*. *Scinax acuminatus*, *S. berthae*, *H. punctatus*, *P. limellum*, and *T. typhonius* were found reproducing both in NF and TA sites. On the other hand, some species were recorded in breeding activity only in 1 site, such as *P. falcipes* and *O. americanus* in AG, *L. chaquensis* in TA, and *B. schneideri* and *H. raniceps* in NF (Table 3).

From the 16 reproductive modes (RM) described by Lavilla (2004), 7 were observed in this study (Table 3): RM 2, eggs are individually laid, adhered to submerged vegetation; RM 3, eggs are scatter-deposited in a continuous layer on water surface; RM 6, eggs are deposited in spherical gelatinous clusters attached to submerged plants or objects; RM 7, eggs are deposited in a jelly-like strand at the bottom of the water body; RM 8, eggs are deposited in a floating foam nest; RM 13, eggs are deposited in terrestrial foam nests, in depressions, cracks or structures specially built in the mud, and generally in flooded areas or near water. RM 6 was the most prevalent in all sites (AG= 42.9%, TA= 44.4%, NF= 47.4%). Reproductive modes in which eggs are laid inside foam nests (8 and 13) were ranked second in terms of the proportion of species that used them (AG= 35.7%, TA= 33.3%, NF= 26.3%). RM 1 and RM 2 were the least common in the anuran assemblages analyzed. RM 1 was only observed in AG (7.14%), whereas RM 2 was absent in AG and was represented by 5.6% in TA and 5.3% in NF. On the other hand, of the 29 reproductive modes described by Duellman and Trueb (1986), 3 were recorded in the study sites (RM 1, RM 8, and RM 21), RM 1 being the most abundant in all sites (AG= 64.3%, TA= 66.7%, NF= 73.7%).

The most frequent anuran location in the reproductive ponds was the flooded land periphery in AG (38.86%), and the pond edge in TA (43.35%) and NF (49.22%). Males used several substrates when calling (Table 4). The most frequent substrates were caves (38.50%) and branches of marsh plants over water (32.30%) in AG, and floating plant branches (TA= 15.63%, NF= 44.83%) and marsh plant branches over water (TA= 43.75%, NF= 23.28%) in TA and NF. The most frequent vegetation height used for calling was between 0 and 10 cm in all sites (Table 4).

The lowest values of Bj index (< 0.5) corresponded to species with higher amplitude of microhabitat with respect to substrates used during calling activity. These species were *H. pulchellus*, *S. nasicus*, *P. albonotatus*, and *E. bicolor* in AG, *S. squalirostris* and *E. bicolor* in TA, and *D. nanus*, *H. pulchellus*, *S. acuminatus*, *S. squalirostris*, and *T. typhonius* in NF (Fig. 3).

Considering all evidences of reproduction during the 2 breeding seasons and among the 3 sites, we recorded reproductive activity in each month when surveys were

Table 4. Frequency distribution of anuran vocalization sites from the ponds studied in south-western Entre Ríos province, Argentina. Sites: AG, Agroecosystem; TA, Transitional Area; NF, Natural Forest. Numbers in italics indicate the sample size for each site

Calling sites	Frequency distribution (%)		
	AG	TA	NF
Location in the pond	229	173	128
Centre of pond	9.61	5.78	19.53
Edge of pond	26.64	43.35	49.22
Flooded land periphery	38.86	24.86	3.91
Land periphery	24.89	26.01	27.34
Type of substrate	226	160	116
Australian tank	0.44	0.00	0.00
Floating in open water	8.85	5.00	5.17
Floating plant branches	0.00	15.62	44.83
Grass on water	9.73	6.25	0.00
Grass on ground	4.87	0.00	0.00
In caves	38.50	13.75	12.93
Marsh plant branches over water	32.30	43.75	23.28
Marsh plant branches over ground	0.44	9.38	11.21
Tree	1.77	5.62	1.72
Bare soil	3.10	0.62	0.86
Vegetation height (cm)	183	124	70
0-10	85.25	66.94	54.29
11-20	1.64	8.87	11.43
21-30	3.28	7.26	7.14
31-40	1.09	3.23	1.43
41-50	2.19	4.03	7.14
51-60	1.64	0.00	1.43
61-70	0.00	0.81	0.00
71-80	0.00	0.00	1.43
81-90	0.00	0.00	0.00
91-100	1.09	1.61	5.71
> 100	3.83	7.26	10.00

conducted, and found a minimum of N= 1 species in May and a maximum of N= 20 in February, followed by December and January with N= 19 breeding species in each one. When the reproductive period of species in each site was analyzed, differences were observed (Table 3). Five reproductive periods were observed: 1) species with reproductive activity throughout the sampled period,

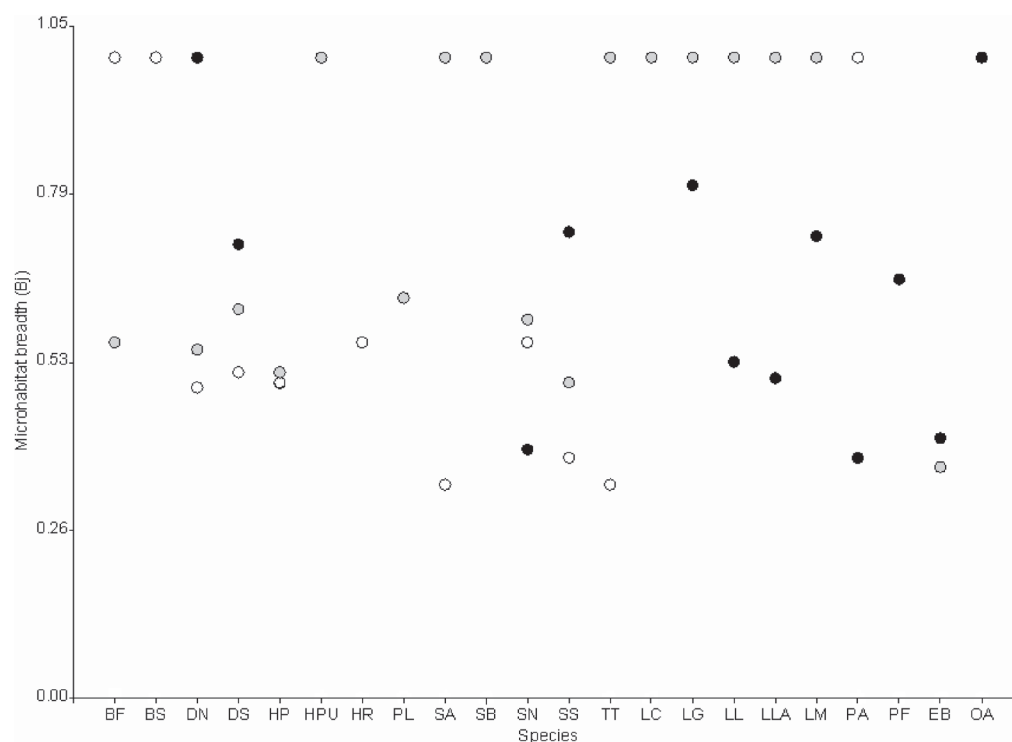


Figure 3. Amplitude of microhabitat for types of substrate used for calling activities (Bj) in the species recorded in the agroecosystem (black circles), transitional area (grey circles) and natural forest (white circles). BF, *B. fernandezae*; BS, *B. schneideri*; DN, *D. nanus*; DS, *D. sanborni*; HP, *H. pulchellus*; HPU, *H. punctatus*; HR, *H. raniceps*; PL, *P. limellum*; SA, *S. acuminatus*; SB, *S. berthae*; SN, *S. nasicus*; SS, *S. squalirostris*; TT, *T. typhonius*; LC, *L. chaquensis*; LG, *L. gracilis*; LL, *L. latinasus*; LLA, *L. latrans*; LM, *L. mystacinus*; PA, *P. albonotatus*; PF, *P. falcipes*; EB, *E. bicolor*; OA, *O. americanus*.

from November to May; 2) in late spring and summer; 3) in summer; 4) in summer and early fall; 5) during a short period, for 1 or 2 months but not consecutive (Fig. 4). The number of species with reproductive period 2 decreased (from 5 to 2 species) and the number of species with periods 3 and 5 increased (from 4 to 8 and from 1 to 7 species, respectively) from AG to NF sites (Fig. 4).

On the other hand, the number of species with calling males per month was positively correlated with the mean of monthly air temperature in the 3 sites (AG: $r_s = 0.903$, $p = 0.0001$; TA: $r_s = 0.804$, $p = 0.0016$; NF: $r_s = 0.814$, $p = 0.0013$), and the monthly accumulated rainfall in AG and TA ($r_s = 0.702$, $p = 0.0109$ and $r_s = 0.699$, $p = 0.0115$, respectively).

The most active species in terms of calling activity (calling rank ≥ 15) in AG were *D. sanborni*, *H. pulchellus*, *S. squalirostris*, *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L. mystacinus*, and *P. falcipes*. In TA, the species with high calling activity were *D. nanus*, *D. sanborni*, *H. pulchellus*, and *S. squalirostris*, whereas in NF, the same 4 species and *H. raniceps* had high calling activity.

The mean of monthly calling activity showed

significant differences among sites in 10 of the 22 species found vocalizing (Table 3). Conover multiple comparisons revealed that in AG this variable differed significantly ($p < 0.05$) from the other 2 sites for *D. nanus*, *L. latinasus*, *L. mystacinus* and *O. americanus*, whereas AT exhibited differences from AG and NF in *D. sanborni* and *P. limellum*. Differences between NF and the remaining sites (AG and TA) were recorded for *H. raniceps* and *S. acuminatus*, whereas in *H. punctatus* and *L. gracilis* the mean of monthly calling activity differed only between AG and TA.

The high similarity in composition of breeding anurans occurred between TA and NF (Jaccard distance = 0.78). AG was the most different anuran reproductive community (Jaccard distance from AG to TA and NF node = 0.98). The cluster Cophenetic Coefficient Correlation value was 1.000.

Discussion

In this study, the results obtained for anuran species composition, species diversity and abundance, reproductive

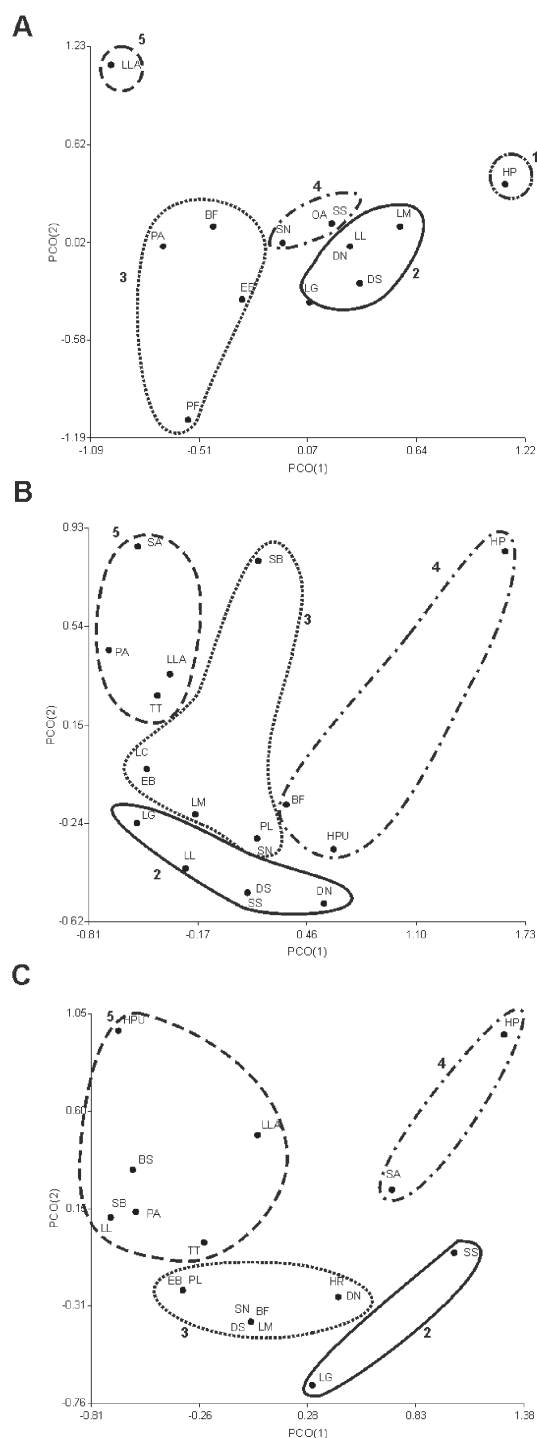


Figure 4. Ordination by PCoA of the temporal distribution of the 22 breeding anurans recorded in south-western Entre Ríos province, Argentina. A), agroecosystem. B), transitional area. C), natural forest. Reproductive periods: period 1, double-dot-dashed line; period 2, solid line; period 3, dotted line; period 4, dot-dashed line; period 5, dashed line. See references of species from Fig. 3 legend.

microhabitat use, and temporal breeding activity in 3 types of land use indicate that agricultural land use can alter the structure of anuran assemblages and has an effect on the breeding ecology of species in south-western Entre Ríos province, Argentina.

Composition and diversity of anuran communities. The presence of Hylids was highly variable among sites, possibly due to its arboreal habitat requirement (Gallardo, 1980). The AG site has structurally uniform elements and reduced environmental complexity; these 2 factors can influence the presence of some spatial guilds, particularly arboreal anurans, which are more prone to local decline in response to landscape changes (Peltzer et al., 2006). Therefore, the reduced occurrence of woody vegetation in AG could negatively influence hylid presence. Likewise, Attademo et al. (2005) and Peltzer et al. (2005) suggest that terrestrial and semi-aquatic species would be better represented than arboreal and aquatic species in agricultural areas. This might explain the presence of several species of the families Bufonidae and Leptodactylidae in AG site.

AG site showed the lowest species richness of the 3 sites; however, the highest evenness of species recorded in AG seems to have offset their low richness by exhibiting a high species diversity value. Interestingly, most of the studies conducted so far in Argentina reported a decrease in species diversity in the area near soybean fields compared to the pristine forest areas (e.g., Peltzer et al., 2005, 2006). The highest diversity of anurans in AG found in our study could be explained by the development of some natural vegetation as a consequence of the presence of natural water courses in the AG environment, which would provide shelter to some species of amphibians (Bonin et al., 1997; Weyrauch and Grubb, 2004). Another explanation for the high diversity found in AG may be that this community is at an intermediate successional stage (Connell, 1978).

Peltzer et al. (2006) proposed that the species commonly found in soybean matrices are those that rapidly adjust to non-forested open habitats. These species are able to exploit the modified habitat and therefore can have a stable population size or even increase their numbers in these environments. These are called invading species by Gascon et al. (1999). In this sense, *P. falcipes* was found only in AG site, and it was defined by Peltzer et al. (2005) (following Gascon et al., 1999) as an invading species of modified areas with a higher abundance in these kinds of habitats than in pristine areas. We suggest that *L. gracilis*, *L. latinasus*, *L. mystacinus* and *O. americanus* would also be invading species, because of their high abundance in AG site in relation to the PDNP sites (TA and NF).

The distributions in AG site did not fit any range-abundance model employed in the study, whereas for the 2 PDNP sites the range-abundance model was best fitted

by the normal logarithmic series. This suggests that PDNP sites would have communities in dynamic equilibrium since they present environments that are not subjected to human activities or disturbances (Moreno, 2001), in which random variation of a great number of regulatory processes of community ecology will result in normal distribution of number of individuals per species (Magurran, 1988; Moreno, 2001). On the other hand, the highest species evenness recorded in AG would indicate that AG community, as mentioned above, is at an intermediate successional stage, whereas TA and NF could reflect a situation closer to climax, where competitive exclusion permits a greater dominance of certain species (Connell, 1978).

Breeding activity of anuran species. The distribution of breeding species among sites may respond to the composition of the anuran community of each site (Afonso and Eterovick, 2007). In some species no reproductive evidences were observed, such as in *B. schneideri* and *O. americanus* in TA, *L. chaquensis* in AG and NF, and *B. arenarum* in AG and TA. The absence of reproductive evidences in those sites could be a consequence of the low local abundances of the 4 species observed, which could reduce the encounter rate of reproductive evidences (Boquimpani-Freitas et al., 2002; Prado and Pombal, 2005).

Of the 7 reproductive modes recorded (Lavilla, 2004), MR 6 was the most common (45.5%); similar proportions were recorded for the 3 sites analyzed. MR 6 seems to be the most frequent reproductive mode in wetlands of Paraná River (Peltzer and Lajmanovich, 2007; Sanchez et al., 2009). Hödl (1990) stated that environmental factors, like relatively high humidity and temperature, are important to permit the evolution of more specialized reproductive modes, such as MR 6. Moreover, the compactness of the outer jelly matrix that characterized this mode may also play an important role in the protection from pathogens (Gomez-Mestre et al., 2006), dehydration, thermal shock, and could even help to preserve the spherical egg shape (McDiarmid and Altig, 1999) and retain the aquatic pollutants (Marquis et al., 2006).

On the other hand, diverse places and types of substrates were used for reproduction by anurans in the study sites. Sanchez et al. (2009) found similar results and suggested that spatial segregation would allow syntopic anurans to coexist in a breeding pond. Besides, we observed differences in AG from TA and NF in terms of locations and calling substrates, which would also be a consequence of the differential composition of species in the amphibian communities studied. The Hylidae species (about 50% in TA and NF) could indicate the habitat preferences of vocalization in these 2 communities, whereas other families, e.g. Leptodactylidae, had the highest number of

species in AG and could influence the proportion of sites chosen for the calling activity in this site. Accordingly, the burrowing species of the family Leptodactylidae often vocalize from their caves built on the land surrounding the pond or from the edge of the water body on plants present (e.g., Oliveira Filho and Giarreta, 2008; Sanchez et al., 2009), whereas Hylidae species usually vocalize from inside the pond or at its edge, and on branches of vegetation (e.g., Rossa-Feres and Jim, 2001; Sanchez et al., 2009). These results are in agreement with the trends we observed.

The microhabitat breadth index (Bj) responds to the substrate variety used by calls and the proportion that each one represents in the total observations (Heyer, 1976). It is known that microhabitat diversity used in amphibians is influenced by their availability in the environment (Cardoso et al., 1989; Eterovick et al., 2010), which in turn could be affected by vegetation type and degree of anthropogenic disturbance (Santos et al., 2008). Furthermore, the co-existence with a different group of species (competitors, predators, etc., not proven in this study) in each local assemblage may also influence reproductive microhabitat use (Eterovick et al., 2010). This would explain the different Bj values obtained for some species (*B. fernandezae*, *D. nanus*, *S. acuminatus*, *T. typhoni*, *L. latinasus*, *L. latrans* and *P. albonotatus*) in the sites analyzed (AG, TA and NF).

The months with the highest number of reproductive evidences (vocalizations, amplexus, eggs and tadpoles) were December, January and February, which is consistent with results found by Lajmanovich (2000) in the Middle Paraná. Five reproductive periods were observed and interestingly, the number of species with reproductive period 2 decreased and the number of species with periods 3 and 5 increased from AG to NF sites. These differences among sites may respond to several interacting factors: a) composition of anuran communities in each site (Afonso and Eterovick, 2007); b) abundance of the species at each site, which affects their detectability (Prado and Pombal, 2005); for example, *L. latinasus* was present at the 3 sites with highest abundance in AG; c) structure of plant communities, since the structurally complex vegetation has been associated with high levels of reproductive activity in anurans (Agüero et al., 2010), possibly by providing greater availability of vocalization and oviposition sites (Vasconcelos et al., 2009; Oliveira and Eterovick, 2010). Moreover, vegetation reduces the risk of predation during calling activities (Martín et al., 2006); d) variation in microclimatic characteristics among sites, which could influence the temporal breeding pattern in amphibian species (Arzabe, 1999; Afonso and Eterovick, 2007). In this sense, breeding and foraging

habitats in agricultural fields have an increased exposure to solar radiation, which causes increases in air and soil temperature and decreases in humidity (Saunders et al., 1991; Karraker and Welsh, 2006). This could further affect activity patterns in the agricultural fields. Furthermore, it is noteworthy that the water bodies in AG and TA exhibited a permanent hydroperiod, whereas the NF pond was semi permanent. Arzabe (1999) emphasized the influence of hydroperiod and water availability on the reproductive activity of anurans. This author recorded the same species that showed dissimilarities in calling activity patterns in 2 different sites.

From the 22 recorded species, 10 showed significant differences among sites in mean monthly calling activity. These results might respond to a combination of factors, such as composition of anuran communities, species abundance and its effect on detectability, structural complexity of vegetation and its influence on reproductive microhabitat availability, and variation of microclimatic characteristics among sites. This interaction of factors could lead to differences among sites in terms of reproductive periods of amphibians.

Conclusions. Functional diversity, represented by ecological attributes of species (e.g., habitat preferences, reproductive activity, and reproductive modes) is a better predictor of environmental health than species diversity by itself (Ernst et al., 2006), because species are lost from areas subjected to anthropogenic disturbance when their ecological requirements are no longer met (De Souza and Eterovick, 2011). Accordingly, the present study shows that both reproductive microhabitat use and breeding periods are modified in the agricultural site, suggesting that land use for agriculture has an effect on the breeding ecology of amphibians in central-eastern Argentina. Considering the present results, and in order to protect all environments within PDNP (continental and island areas) from negative effects of agricultural activities conducted in nearby areas, we recommend establishing a buffer zone or peripheral damping area for the Park (according to Neumann, 1997) to preserve wildlife and enhance conservation values of the protected area. Further studies are necessary to continue evaluating possible plasticity in reproductive strategies and ecological responses to different environmental variables over long periods, to incorporate other variables in the analysis of the ecological risk for amphibians (Lajmanovich et al., 2010) produced by conversion of native ecosystems to soybean cropping areas.

Acknowledgements

We would like to thank Juan A. Sarquis and Marcos E. Galeano for their help in the field, and the landowners who

allowed us access to their property. Permits for access and field work in Pre-Delta National Park were provided by Delegación técnica de parques nacionales regional noreste. Park-keepers provided warm hospitality during the study period in the park. Jorgelina Brasca revised the English text. We are thankful to the Conicet (Consejo nacional de investigaciones científicas y técnicas) for providing the financial support as fellowships during the first author's Doctoral thesis. This research was also supported by grants AM PIP CONICET 2009 and RL PICT 2006. We finally thank Agencia nacional de promoción científica y tecnológica, and Curso de acción para la investigación y desarrollo.

Literature cited

- Aceñolaza, P. G., H. E. Povedano, A. S. Manzano, J. Muñoz, J. I. Areta and A. L. Ronchi Virgolini. 2004. Biodiversidad del Parque Nacional Pre-Delta. In *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino I*, F. G. Aceñolaza (ed.). INSUGEO, Tucumán. p. 169-184.
- Afonso, L. G. and P. C. Eterovick. 2007. Spatial and temporal distribution of breeding anurans in streams in southeastern Brazil. *Journal of Natural History* 41:949-963.
- Aguirre Calderón, O. A., J. Corral Rivas, B. Vargas Larreta and J. Jiménez Pérez. 2008. Evaluación de modelos de diversidad-abundancia del estrato arbóreo en un bosque de niebla. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31:281-289.
- Agüero, N. S., M. M. Moglia and M. B. Jofré. 2010. ¿Se relaciona el patrón de abundancia y distribución de anuros con la estructura de las comunidades de plantas en hábitats acuáticos de la ciudad de San Luis (Argentina)? *Neotropical Biology and Conservation* 5:63-76.
- Arzabe, C. 1999. Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:851-864.
- Attademo, A. M., P. M. Peltzer and R. C. Lajmanovich. 2005. Amphibians occurring in soybean and implications for biological control in Argentina. *Agriculture Ecosystems and Environment* 106:389-394.
- ASIH, HL and SSAR. 2004. Guidelines for use of live amphibians and reptiles in field and laboratory research. <http://www.asih.org/files/hacc-final.pdf>; last access: 17.VIII.2012.
- Bertoluci, J. and M. T. Rodrigues. 2002. Seasonal patterns of breeding activity of Atlantic rainforest anurans at Boracéia, southeastern Brazil. *Amphibia-Reptilia* 23:161-167.
- Bonin, J., J. L. DesGranges, J. Rodrigue and M. Ouellet. 1997. Anuran species richness in agricultural landscapes of Quebec: foreseeing long-term results of road call survey. In *Amphibians in decline: Canadian studies of a global problem*, D. M. Green (ed.). Society for the study of amphibians and reptiles, St. Louis, Missouri. p. 141-149.
- Boquimpani-Freitas, L., C. F. D. Rocha and M. Van Sluys. 2002. Ecology of the Horned Leaf-Frog, *Proceratophrys appendiculata* (Leptodactylidae), in an insular Atlantic rain-

- forest area of southeastern Brazil. *Journal of Herpetology* 36:318-322.
- Cardoso, A. J., G. V. Andrade and C. F. B. Haddad. 1989. Distribuição espacial em comunidades de anfíbios (Anura) no Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 49:241-249.
- Clary, W. P. and D. E. Medin. 1999. Riparian zones-the ultimate ecotones? USDA Forest Service Proceedings RMRS-P-11:49-55.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1310.
- Conover, W. J. 1999. Practical nonparametric statistics. John Wiley and Sons, New York. 584 p.
- Crump, M. L. and N. J. Scott. 1994. Visual encounter surveys. In *Measuring and monitoring biological diversity-standard methods for amphibians*, W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek and M.S. Foster (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington and London. p. 84-92.
- Davidson, C. and R. A. Knapp. 2007. Multiple stressors and amphibian declines: dual impacts of pesticides and fish on Yellow-Legged frogs. *Ecological Applications* 17:587-597.
- De Souza, A. M. and P. C. Eterovick. 2011. Environmental factors related to anuran assemblage composition, richness and distribution at four large rivers under varied impact levels in Southeastern Brazil. *River Research and Applications* 27:1023-1036.
- Duellman, W. E. and L. Trueb. 1986. *Biology of amphibians*. McGraw-Hill, New York. 670 p.
- Durá, M. I., A. I. Kehr, E. F. Schaefer and F. Marangoni. 2008. Diversity of amphibians in rice fields from north-eastern Argentina. *Interciencia* 33:523-527.
- Edwards, T. M., B. C. Moore and L. J. Guillelte. 2006. Reproductive dysgenesis in wildlife: a comparative view. *International Journal of Andrology* 29:109-121.
- Ernst, R., K. E. Linsenmair and M. O. Rödel. 2006. Diversity erosion beyond the species level: dramatic loss of functional diversity after selective logging in two tropical amphibian communities. *Biological Conservation* 133:143-155.
- Eterovick, P. C., C. R. Rievers, K. Kopp, M. Wachlevski, B. P. Franco, C. J. Dias, I. M. Barata, A. D. M. Ferreira and L. G. Afonso. 2010. Lack of phylogenetic signal in the variation in anuran microhabitat use in southeastern Brazil. *Evolutionary Ecology* 24:1-24.
- Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 34:487-515.
- Firbank, L. G., S. Petit, S. Smart, A. Blain and R. J. Fuller. 2008. Assessing the impacts of agricultural intensification on biodiversity: a British perspective. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363:777-787.
- Fitzgerald, L. A., F. B. Cruz and G. Perotti. 1999. Phenology of a lizard assemblage in the Dry Chaco of Argentina. *Journal of Herpetology* 33:526-535.
- Frost, D. R., T. Grant, J. Faivovich, R. H. Bain, A. Haas, C. F. B. Haddad, R. O. de Sá, A. Channing, M. Wilkinson, S. C. Donnellan, C. J. Raxworthy, J. A. Campbell, B. L. Blotto, P. Moler, R. C. Drewes, R. A. Nussbaum, J. D. Lynch, D. M. Green and W. C. Wheeler. 2006. The amphibian tree of life. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 297:1-370.
- Gallardo, J. M. 1980. Estudio ecológico sobre los anfibios y reptiles del noreste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Actas I Reunión Iberoamericana de Zoología de Vertebrados, La Rábida [España]:331-349*.
- Gardner, T. A., J. Barlow and C. A. Peres. 2007. Paradox, presumption and pitfalls in conservation biology: the importance of habitat change for amphibians and reptiles. *Biological Conservation* 138:166-179.
- Gascon, C., T. E. Lovejoy, R. O. Bierregrad, J. R. Malcolm, P. C. Stouffer, H. L. Vasconcelos, W. F. Laurance, B. Zimmerman, M. Tocher and S. Borges. 1999. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation* 91:223-229.
- Gomez-Mestre, I., J. C. Touchon and K. M. Warkentin. 2006. Amphibian embryo and parental defenses and a larval predator reduce egg mortality from water mold. *Ecology* 87:2570-2581.
- Grau, H. R., N. I. Gasparri and T. M. Aide. 2005. Agriculture expansion and deforestation in seasonally dry forests of north-west Argentina. *Environmental Conservation* 32:140-148.
- Greenberg, C. H., D. G. Neary and L. D. Harris. 1994. A Comparison of herpetofaunal sampling effectiveness of pitfall, single-ended, and double-ended funnel traps used with drift fences. *Journal of Herpetology* 28:319-324.
- Haddad, C. F. B. and C. P. A. Prado. 2005. Reproductive modes in frogs and their unexpected diversity in the Atlantic forest of Brazil. *BioScience* 55:207-217.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper and P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electrónica* 4:1-9.
- Hayes, T. B., V. Khoury, A. Narayan, M. Nazir, A. Park, T. Brown, L. Adame, E. Chan, D. Buchholz, T. Stueve and S. Gallipeau. 2010. Atrazine induces complete feminization and chemical castration in male African clawed frogs (*Xenopus laevis*). *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:4612-4617.
- Hecnar, S. J. and R. T. M'Closkey. 1998. Species richness patterns of amphibians in Southwestern Ontario ponds. *Journal of Biogeography* 25:763-772.
- Heyer, W. R. 1976. Studies in larval amphibian habitat partitioning. *Smithsonian Contributions to Zoology* 242:1-27.
- Hödl, W. 1990. Reproductive diversity in amazonian lowland frogs. *Fortschritte der Zoologie* 38:41-60.
- Hurlbert, S. H. 1971. The non-concept of species diversity: a critique and alternative parameters. *Ecology* 52:577-586.
- Infostat. 2006. Infostat Demo/Professional, ver. 2006d.1. Grupo Infostat, F.C.A., Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Joly, P., C. Miaud, A. Lehmann and O. Grolet. 2001. Habitat matrix effects on pond occupancy in newts. *Conservation Biology* 15:239-248.
- Karraker, N. E. and H. H. Welsh. 2006. Long-term impacts

- of even-aged timber management on abundance and body condition of terrestrial amphibians in Northwestern California. *Biological Conservation* 131:132-140.
- Khan, M. Z. and F. C. P. Law. 2005. Adverse effects of pesticides and related chemicals on enzyme and hormone systems of fish, amphibians and reptiles: a review. *Proceedings of the Pakistan Academy of Sciences* 42:315-323.
- Knutson, M. G., W. B. Richardson, D. M. Reineke, B. R. Gray, J. R. Parmelee and S. E. Weick. 2004. Agricultural ponds support amphibian populations. *Ecological Applications* 14:669-684.
- Lajmanovich, R. C. 2000. Interpretación ecológica de una comunidad larvaria de anfibios anuros. *Interciencia* 25:71-79.
- Lajmanovich, R. C., P. M. Peltzer, C. Junges, A. M. Attademo, L. C. Sanchez and A. Bassó. 2010. Activity levels of B-esterases in the tadpoles of 11 species of frogs in the middle Paraná River floodplain: implication for ecological risk assessment of soybean crops. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 73:1517-1524.
- Lavilla, E. O. 2004. Reproducción y desarrollo en anuros argentinos. In *Sistemática y filogenia de los vertebrados, con énfasis en la fauna argentina*, R. Montero and A. G. Autino (eds.). Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán. p 137-143.
- Lavilla, E. O., J. A. Langone, U. Caramaschi, W. R. Heyer and de R. O. Sá. 2010a. The identification of *Rana ocellata* Linnaeus, 1758. Nomenclatural impact on the species currently known as *Leptodactylus ocellatus* (Leptodactylidae) and *Osteopilus brunneus* (Gosse, 1851) (Hylidae). *Zootaxa* 2346:1-16.
- Lavilla, E. O., J. A. Langone, J. M. Padial and R. O. de Sá. 2010b. The identity of the crackling, luminescent frog of Suriname (*Rana typhonia* Linnaeus, 1758) (Amphibia, Anura). *Zootaxa* 2671:17-30.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Monographs in Population Biology 2:1-120.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological Diversity and its Measurements. Princeton University Press, Princeton. 179 p.
- Marquis, O., A. Millery, S. Guittonneau and C. Miaud. 2006. Toxicity of PAHs and jelly protection of eggs in the Common frog *Rana temporaria*. *Amphibia-Reptilia* 27:472-475.
- Martín, J., J. J. Luque-Larena and P. López. 2006. Collective detection in escape responses of temporary groups of Iberian green frogs. *Behavioral Ecology* 17:222-226.
- McDiarmid, R. W. and R. Altig (eds.). 1999. Tadpoles, the biology of anuran larvae. The University of Chicago Press, Chicago. 458 p.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M and T-Manuales y Tesis SEA, Zaragoza. 84 p.
- Neumann, R. P. 1997. Primitive ideas: protected area buffer zones and the politics of land in Africa. *Development and Change* 28:559-582.
- Oliveira, F. F. R. and P. C. Eterovick. 2010. Patterns of spatial distribution and microhabitat use by syntopic anuran species along permanent lotic ecosystems in the cerrado of Southeastern Brazil. *Herpetologica* 66:159-171.
- OliveiraFilho, J. C. and A. A. Giarreta. 2008. Reproductive behavior of *Leptodactylus mystacinus* (Anura, Leptodactylidae) with notes on courtship call of other *Leptodactylus* species. *Iheringia. Série Zoologia* 98:508-515.
- Peltzer, P. M., R. C. Lajmanovich and A. H. Beltzer. 2003. The effects of habitat fragmentation on amphibian species richness in the floodplain of the middle Paraná River. *Herpetological Journal* 13:95-98.
- Peltzer, P. M., R. C. Lajmanovich, A. M. Attademo and W. Cejas. 2005. Diversidad y conservación de anuros en ecosistemas agrícolas de Argentina: implicancias en el control biológico de plagas. In *Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino II*, F. G. Aceñolaza (ed.). INSUGEO, Tucumán. p. 399-416.
- Peltzer, P. M., R. C. Lajmanovich, A. M. Attademo and A. H. Beltzer. 2006. Diversity of anurans across agricultural ponds in Argentina. *Biodiversity and Conservation* 15:3499-3513.
- Peltzer, P. M. and R. C. Lajmanovich. 2007. Amphibians. In *The middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*, M. H. Iriondo, J. C. Paggi and M. J. Parma (eds.). Springer Berlin Heidelberg, New York. p. 327-340.
- Peltzer, P. M., R. C. Lajmanovich, J. C. Sánchez- Hernández, M. C. Cabagna, A. M. Attademo and A. Bassó. 2008. Effects of agricultural pond eutrophication on survival and health status of *Scinax nasicus* tadpoles. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 70:185-197.
- Pickford, D. B. and I. D. Morris. 2003. Inhibition of gonadotropin-induced oviposition and ovarian steroidogenesis in the African clawed frog (*Xenopus laevis*) by the pesticide methoxychlor. *Aquatic Toxicology* 62:179-194.
- Pope, S. E., L. Fahrig and H. G. Merriam. 2000. Landscape complementation and metapopulation effects on leopard frog populations. *Ecology* 81:2498-2508.
- Prado, G. M. and J. P. Pombal. 2005. Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro* 63:685-705.
- Pyron, R. A. and J. J. Wiens. 2011. A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2 800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61:543-583.
- Quintana, G. J. R. and P. López Anido. 2010. Red de evaluación de cultivos de soja del NEA, Campaña 2009-2010. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Centro Regional Chaco-Formosa, Chaco. 29 p.
- Rossa-Feres, D. C. and J. Jim. 2001. Similaridade do sítio de vocalização em uma comunidade de anfibios anuros na região noroeste do Estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Zoologia* 18:439-454.
- Sanchez, L. C., P. M. Peltzer and R. C. Lajmanovich. 2009. Structure of wetland-breeding anuran assemblages from the southern section of the Paraná river, Argentina. *Herpetological Journal* 19:173-184.
- Sanders, H. L. 1968. Marine benthic diversity: a comparative study. *American Naturalist* 102:243-282.

- Sans, F. X. 2007. La diversidad de los agroecosistemas. *Ecosistemas* 16:44-49.
- Santos, T. G., K. Kopp, M. R. Spies, R. Trevisan and S. Z. Cechin. 2008. Distribuição temporal e espacial de anuros em área de Pampa, Santa Maria, RS. *Iheringia. Série Zoologia* 98:244-253.
- Saunders, D. A., R. J. Hobbs and C. R. Margules. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A review. *Biological Conservation* 5:18-32.
- Shannon, C. E. and W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communications. University of Illinois Press, Urbana. 117 p.
- Simberloff, D. S. 1972. Properties of the rarefaction diversity measurement. *American Naturalist* 106:414-418.
- Smith, M. E., J. K. Lewandowski and N. D. Uri. 2000. Agricultural chemical residues as a source of risk. *Review of Agricultural Economics* 22:315-325.
- Sparling, D. W., G. M. Fellers and L. L. McConnell. 2001. Pesticides and amphibian population declines in California USA. *Environmental Toxicology and Chemistry* 20:1591-1595.
- U.S. EPA. 2002. Methods for evaluating wetland condition: using amphibians in bioassessments of wetlands. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water, Washington, D. C. 41 p.
- Vasconcelos, T. S., T. G. Santos, D. C. Rossa-Feres and C. F. B. Haddad. 2009. Influence of environmental heterogeneity of breeding ponds on anuran assemblages from southeastern Brazil. *Canadian Journal of Zoology* 87:699-707.
- Weyrauch, S. L. and T. C. Grubb. 2004. Patch and landscape characteristics associated with the distribution of woodland amphibians in an agricultural fragmented landscape: an information-theoretic approach. *Biological Conservation* 115:443-450.
- Zaimes, G. N., V. Iakovoglou, D. Emmanouloudis and D. Gounaridis. 2010. Riparian areas of Greece: their definition and characteristics. *Journal of Engineering Science and Technology Review* 3:176-183.
- Zimmerman, B. L. 1994. Audio strip transects. *In* Measuring and monitoring biological diversity-standard methods for amphibians, W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek and M. S. Foster (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington and London. p. 92-97.



Nest site selection by the green turtle (*Chelonia mydas*) in a beach of the north of Veracruz, Mexico

Selección del sitio de anidación por la tortuga verde (*Chelonia mydas*) en una playa del norte de Veracruz, México

Leonel Zavaleta-Lizárraga¹ and Jorge E. Morales-Mávil²✉

¹Posgrado en Neuroetología, Universidad Veracruzana. Dr. Luis Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Ánimas, 91190 Xalapa, Veracruz, México.

²Laboratorio Biología de la Conducta, Instituto de Neuroetología, Universidad Veracruzana. Dr. Luis Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Ánimas, 91190 Xalapa, Veracruz, México.

✉jmmavil@gmail.com

Abstract. The distribution of the nests of marine turtles on beaches is one of the most important factors for hatchling success. Beaches with fine sands, moderate slopes and good humidity and drainage, are the main environmental variables for ovoposition. The objective of this investigation was to determine the nesting variations of the green turtle during which the nesting frequency per year, beach morphology and distance from the nests to the tidal line were registered. During the nesting seasons, 1 654 nests were registered on 13 beaches, among which significant differences in the number of nests per month were noted ($f=14.07$; $p<0.05$). Central beaches displayed major nesting probability and included beaches with short distances from the intertidal zone to the supralittoral zone. Dunes were the sites with greater preference for oviposition, being different from the sandy beaches and the intertidal zone ($f=54.68$; $p<0.05$). Significant differences were found in the location of the nests with respect to the tidal line ($t=2.33$; $p<0.05$), and the greatest intervals for nesting were between 10 and 24 m from the tidal line. The area displayed beaches with moderate slopes and dunes with an average distance of 22.6 m from the tidal line. This area is the most important nesting site for green turtle in the American Continent.

Key words: beach morphology, nesting density, nest distribution, sea turtles, Nautla, Veracruz, Mexico.

Resumen. La distribución y ubicación de los nidos de tortugas marinas son factores importantes para el éxito de la nidada. Las variables que facilitan la ovoposición, corresponden a playas de arena fina, pendientes moderadas y buena humedad y drenaje. El objetivo de esta investigación fue determinar las variaciones en la anidación de la tortuga verde. Se registró la frecuencia de anidación durante 3 años, así como la morfología de las playas y la distancia de los nidos a la línea de marea. Fueron registrados 1 654 nidos en 13 playas, presentando diferencias en el número de nidos por mes entre las playas ($f=14.07$, $p<0.05$). Las playas centrales mostraron una mayor probabilidad de anidación y corresponden a playas con distancias cortas de la zona intermareal a la zona supralitoral. Las dunas fueron los sitios con mayor ovoposición ($f=54.68$, $p<0.05$). Se encontraron diferencias en la ubicación de los nidos con respecto a la línea de marea ($t=2.33$, $p<0.05$) y el mejor intervalo para anidar fue entre 10 y 24 m. Las playas se caracterizan por pendiente moderada y dunas, con una distancia media desde la línea de marea de 22.6 m. Las playas del Raudal corresponden al sitio más importante de anidación de tortuga verde en el continente americano.

Palabras clave: morfología de playas, densidad de nidos, distribución de nidos, tortugas marinas, Nautla, Veracruz, México.

Introduction

The selection of the nesting site is defined as the laying of eggs in zones that are not chosen randomly within a certain area (Wilson, 1998). Two levels of factors affect site selection. The first is the microhabitat and includes physical factors (substrate, temperature and humidity); the

second is the macrohabitat (includes factors that impact the survival of the females, reproductive success and natural or artificial depredation) (Schwarzkopf and Brooks, 1987; Janzen y Morjan, 2001; Spencer, 2002).

In the majority of oviparous species that deposit their eggs in nests, the females face a complex diversity for the election of the site. This is due, mainly, to the availability of different potential zones for nesting, which have physical factors that affect the probability of nesting success, the embryogenesis and the viability of the young to survive

Recibido: 16 mayo 2012; aceptado: 10 febrero 2013

(Muth, 1980; Packard and Packard, 1988; Deeming and Ferguson, 1991).

The selection of a suitable nesting site is a critical aspect, which can directly influence fitness. Females that place eggs in zones with favorable characteristics for embryo development aid these to be favored by natural selection (Resetarits, 1996). In reptiles including sea turtles, that do not provide parental care, the physical conditions play a fundamental role in the success of hatchlings (Woods and Bjorndal, 2000; Broderick et al., 2003; Kamel and Morosovsky, 2005). Females may base their nest site selection on a combination of abiotic and biotic factors. Selectivity with respect to abiotic signals is evident, not only concerning the conditions tested at the site at the time of nesting, but also those signals at nearby sites (Bustard and Greenham, 1968; Ehrenfeld, 1974; Miller, 1985; Horrocks and Scott, 1991).

In the case of marine turtles, these have maintained through time a direct relation with the terrestrial environment due to the oviposition process. The nesting sites for this group, display diverse factors that influence nesting and hatching, such as beach sand physiognomy, air and sand temperature, as well as humidity and grain size (Miller, 1997; Pritchard, 1997). Green turtles are known to prefer sites with clear access from the sea and the mean particle diameter of the sand grains has been positively correlated with clutch mortality (Mortimer, 1990). Favorable positioning of the nest in the sand can reduce loss caused by inundation and depredation (Bjorndal and Bolten, 1992); also environmental factors in the surroundings are directly related to the success of hatchlings, influencing the size, growth and behavior of the neonates (Wood and Bjorndal, 2000).

Physical characteristics are important in the selection of green turtle nesting sites, as well as the relationship existing among the qualities of sand within the site (Miller, 1997). Our study identifies the importance of physical factors for the nesting success of the green turtle, as well as its preferences and the characteristics of the most relevant sites on nesting beaches. We chose the Raudal beach since it is one of the most important nesting zones on the Gulf of México and the Caribbean Sea for green turtles (Márquez, 2004). We tested the hypothesis that dunes with vegetation are the main sites selected by turtles to ensure nesting success. Female green turtles may take into account the nearby vegetation as a signal for the selection of sites with a substrate made up of fine and moist sands.

Materials and methods

Study Site. The study was conducted on the beaches of the Centro Veracruzano para la Investigación y Conservación

de Tortugas Marinas del Estado de Veracruz (CVICTM), located near the town Raudal, Veracruz (Fig. 1). The area begins in its northern part at Barra de Palmas estuary ($20^{\circ}09' \text{ N}$, $96^{\circ}42' \text{ W}$) and ends in the south at Barra Nueva estuary ($20^{\circ}03' \text{ N}$, $96^{\circ}37' \text{ W}$). Dune vegetation is behind the beach, and consists of pioneer communities, grassland, scrub and woodlands. The vegetation consists of herbaceous and shrub species, tolerant to the drastic conditions prevailing in a mobile system where there is sand movement, wide temperature fluctuations in the sand, soil salinity and, sometimes, strong winds. Mexican laws do not yet protect the site; however, the State Government of Veracruz oversees the operation of the CVICTM. Few people live near the nesting beaches; there are only isolated houses, and the presence of poachers is not common at present. The nesting records were taken from June to October during the nesting seasons from 2005 to 2007, on 13 beaches separated by rivers and estuaries distributed along 14.5 km. These beaches were classified into 5 categories (Table 1).

We conducted beach surveys at night and during the following morning to identify those nests that we had not detected the night before (Carr, 1975; Bjorndal and Bolten, 1992). Once a nest was located it was recorded using UTM geographical coordinates using a GPS device (Garmin model 76CSx).

All the nests present along the 14.5 km of beach were counted. To improve the precision for determining beach preference, horizontal divisions were made and 3 categories were assigned: zone A, the intertidal portion of the entire coastline, ending on the last line of the tide; zone B, from the end point of the zone A, covering all the until the start of the dunes, and zone C, from the end point

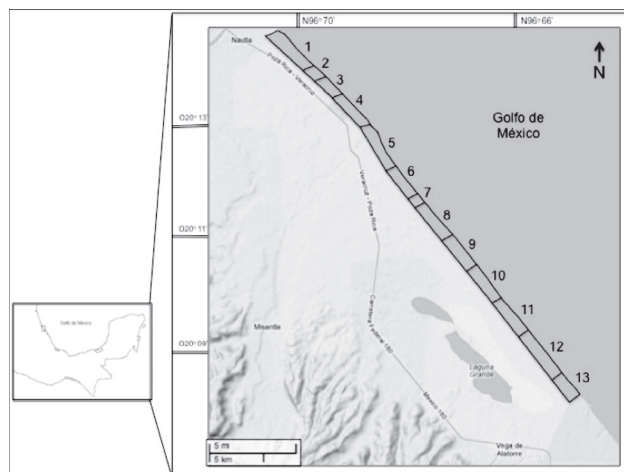


Figure 1. Study area with the location of the 13 beaches registered.

Table 1. Classification of nesting beaches according to their morphology

<i>Beach</i>	<i>Type</i>	<i>Length (m)</i>	<i>Width (m)</i>	<i>Slope</i>	<i>Vegetation</i>
1	I	998.13	20	gentle	grass
2	I	430.45	20	gentle	grass
3	II	692.64	20	gentle	grass
4	III	789.51	10	gentle	grass
5	II	1 305.11	20	gentle	grass
6	V	1 660.16	5	medium	grass, shrub
7	IV	478.24	15	pronounced	grass, shrub
8	V	1 596	5	medium	grass, shrub
9	IV	1 535	15	pronounced	grass, shrub
10	III	1 735	10	gentle	grass
11	II	2 017.43	20	gentle	grass
12	IV	1 053	15	pronounced	grass, shrub
13	I	210	20	gentle	grass

of zone B to the interior of the supralittoral zone. Every nest located on the beach was categorized by its position. The nesting site preference was considered according to the nest abundance in each zone. Similarly, the distance was taken from each nest to the mean high tide line and was measured with a 50 m tape. Only the years 2006 and 2007 were registered for the high tide-nest distance because this variable in the 2005 recorded nests were not considered. The nesting probability for each beach was calculated using a total nesting number. In this case, $\lambda = 127$ (mean value from the 1 654 nests) was considered for each beach. Nest density was calculated with the following equation: Nest density= No. of nests / beach area.

The beaches were classified into 5 types according to their physical form. Type I, extensive beaches from intertidal to supralittoral zone, small slope with 52m-width average, presence of costal vegetation in the supralittoral zone, beaches with a lot of tree trunks and branches. Type II, extensive beaches from intertidal to supralittoral zone, 38m-width average and low dunes with sparse vegetation. Type III, short beaches from the intertidal to supralittoral zone; moderately slop with 25m-width average and low dunes with little vegetation in the upper area. Type IV, extensive beaches from the intertidal to the supralittoral zone with high slope; 37m-width average and high dunes with vegetation into the upper area. Type V, short beaches from the intertidal to the supralittoral zone with moderate slope; 30 m-width average and high dunes covered with scrub vegetation.

All statistical analyses were made using Statistica version 6.0 (StatSoft Inc, 2001). We used Shapiro-Wilk to

test data normality, all data presented normality $p < 0.05$. A one-way Anova was used for comparisons among monthly and annual nesting as well as the nesting site preferences. To calculate the nesting probability for each beach we used a Poisson distribution. For the beach size and the number of nest for each one the Pearson correlation was used.

Records of distances from the nests to the tidal line were grouped in 29 intervals of 2 m each, from the nearest nest registered to the farthest one. Comparisons of distances for the years 2006 and 2007 were made using t-test for independent variables and Anova for comparing between years, months and beaches.

Results

Annual nesting and density. For the period 2005-2007 we identified a total of 1 654 green turtle nests along 14.5 km of beach. The greatest number of nests appeared in 2005 with 617, whereas 501 nests appeared in 2006 and 536 nests appeared in 2007. During the 4 months in which nesting occurred (June-September), the highest number (683 nests) was registered in July, whereas the lowest number was registered in September registered with only 98 nests (Fig. 2). The annual nesting did not present statistical differences ($f = 3.90, p < 0.05$); however, the monthly nesting between years revealed statistical differences ($f = 4.45, p < 0.05$).

During the 3-year study, 65.5% of the number of nests was concentrated on 5 of the 13 beaches (Table 2). This nesting pattern showed 2 important categories, which were repeated during the 3 years of records. One

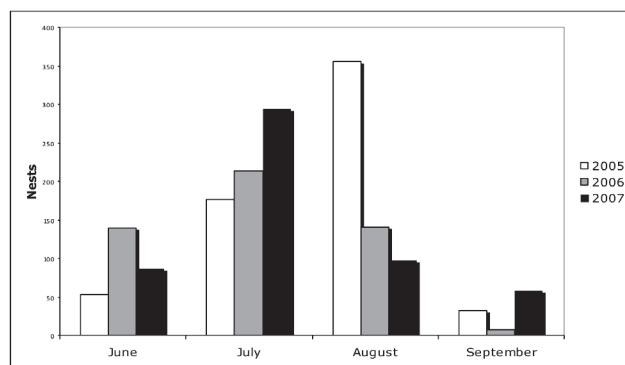


Figure 2. Green turtle (*Chelonia mydas*) nests by months during 2005 to 2007.

Table 2. Green turtle nests by year and nesting average

Beach	Type	2005	2006	2007	Total	Nesting %
Beach 1	I	1	12	37	50	3.02
Beach 2	I	5	13	5	23	1.39
Beach 3	II	41	25	41	107	6.47
Beach 4	III	33	26	40	99	5.99
Beach 5	II	100	103	64	267	16.14
Beach 6	V	82	95	55	232	14.03
Beach 7	IV	23	18	19	60	3.63
Beach 8	V	110	67	83	260	15.72
Beach 9	IV	87	59	68	214	12.94
Beach 10	III	64	49	47	160	9.67
Beach 11	II	33	26	43	102	6.17
Beach 12	IV	38	7	32	77	4.66
Beach 13	I	0	1	2	3	0.18

zone with beaches of type 2 included extensive beaches, with a width of 38m and gradual slope, beach number 5 was in this classification. The other zone had beaches of type 5, corresponding to short beaches with a width of 30 m and a moderate slope; this classification included beaches numbers 6 and 8. It was evident that the majority of nesting activity was concentrated mainly in the center of the study area with 1 163 nests. Low nesting rates were registered on type 1 beaches (numbers 1, 2 and 13) and these correspond to extensive areas with little slope with an average width of 52m.

Statistical differences were found among the 13 nesting beaches regarding the number of nests in the 3 study years ($f=14.07$, $p<0.01$) (Fig. 3). Four of the 13 beaches showed high nesting probabilities, and on those beaches at least 200 nests were deposited during the 3 years (Table 3). A

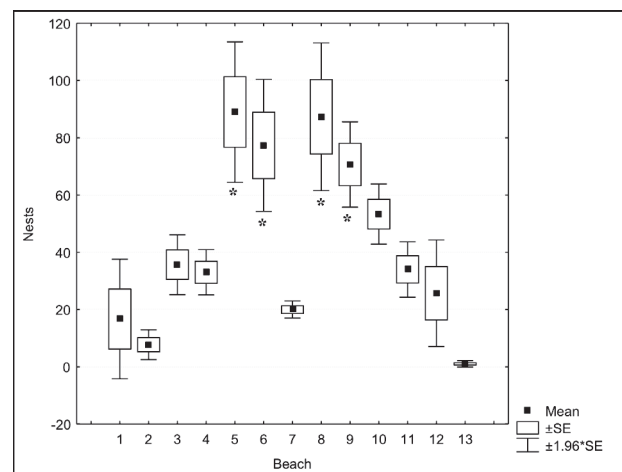


Figure 3. Green turtle nests significant differences on the 13 beaches during the nesting seasons 2005-2007 ($f=14.07$, $p<0.01$), data no show.

Table 3. Green turtle nest probability by beach and nesting density

Beach	Nests	Probability	Nest density/ha	Area (ha)
1	50	0	1.99	25.12
2	23	0	0.86	26.74
3	107	0.039	1.38	77.53
4	99	0.005	0.789	125.47
5	267	1	2.61	102.30
6	232	1	0.83	279.51
7	60	0	0.717	83.68
8	262	1	0.798	328.32
9	212	1	2.30	92.17
10	160	0.99	1.735	92.22
11	102	0.01	4.03	25.31
12	77	0	1.579	48.76
13	3	0	0.42	7.14

similar probability appeared at beach 10 (0.99), although the number of nests recorded for this site was smaller. For the remaining beaches the nesting probability was more reduced, with some probabilities as low as zero.

The average nesting rate over the 3 year period and the length of each beach were correlated significantly ($r^2=0.701$, $p<0.05$). Beaches 8 and 6 had 328.32 and 279.51 nests per hectare respectively and were the beaches with the highest density in the study area. The beach with the lowest densities was 13 (Table 3). A significant positive correlation between the number of nests during the period

2005-2007 and the area of each beach in the Raudal zone was found ($r = 0.55$, $p < 0.05$).

Nesting site preferences. The females placed the greatest number of nests in the dune zone (zone C), which included 1 206 nests during the study period. For the sandy beach (zone B) the total number of nests was 419; whereas for the tidal zone area (zone A), 29 nests were located (Table 4).

There were also significant differences between green turtle nest site preferences for 2005 to 2007: (A), intertidal zone; (B), sandy beach, and (C), supralittoral ($f = 56.68$, $p < 0.01$) (Fig. 4). This can be explained by the highest preference which occurred in zone C in all months. It is important to underline that during the 3 years, zones B and C had the greatest nesting activity. The month of July had the highest number of nests in zone C, with 683, followed by August with 457. The minimum number of nests was recorded in September of each year.

The percentage of nests calculated for each zone along the beach shows that beach number 6 had 25% of the nests in zone A. Sandy beach number 5 registered 16.4%, and

for zone C, beaches 5 and 8 presented 16.3% and 16.8% respectively.

All beaches showed nests in zone C, while beaches 7 and 13 no nesting was recorded in the A and B zones (Fig. 5). We found significant differences in the nesting activity by zones among the beaches ($f = 54.68$, $p < 0.01$).

Distances from nest to tidal line. During 2006 and 2007 the distances from the green turtle nests to the tidal zone were recorded. In total we recorded 1 038 nests for analysis. In both seasons, the minimum distance was 1m and the maximum was 56.8 m for 2006 and 49 m for 2007. The mean value for the distances was 20 and 19 m respectively. The distances from the nests to the tidal line during different months varied each year ($t = 2.33$, $df = 1035$, $p < 0.01$). August was the month with the most variation in comparison to other months (Fig. 6).

Beach 11 showed the greatest distance of 30.5m on the average, whereas beach 13 showed the maximum distance at 50 m, beach 8 had the minimum average distance with 14 m. In general, the annual average distances were 24 m for 2006 and 21 m for 2007. Most of the nests appeared within the 10 to 24 m range of distance to the tidal zone (Fig. 6). Thus, 52.8% of the nests were concentrated within 14 m in 2006 and 61.4% in 2007.

Throughout these years we found significant differences in the distances between nests ($t = 2.33$, $df = 1035$, $p < 0.01$). We observed differences in the average distance between nests according to the month of the year, for example in June the average distance was 17.9 m, in July and August average distance measured 20 m, whereas in September the average distance was reduced to 16 m.

Discussion

This area in the state of Veracruz on the Gulf of Mexico is one of the most important sites for green turtle nesting (Márquez, 2004). The results show that the abundance

Table 4. Number of nests by zone, beach and year

Zone/year	A	B	C
2005	1	127	489
2006	10	125	366
2007	18	167	351
Total	29	419	1 206

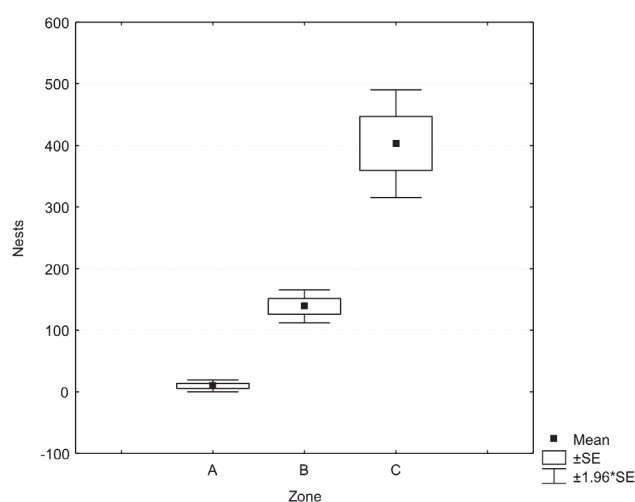


Figure 4. Significant differences ($f = 56.68$, $p < 0.01$) between green turtle nest site preferences for 2005 to 2007: (A) intertidal zone, (B) sandy beach and (C) supralittoral zone, data not showed.

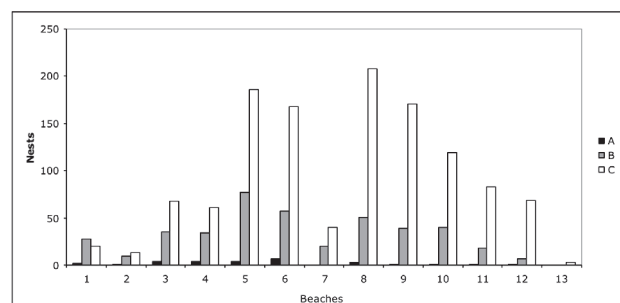


Figure 5. Total green turtle nesting by beach and zone during the 3 years of records (2005-2007), data not showed.

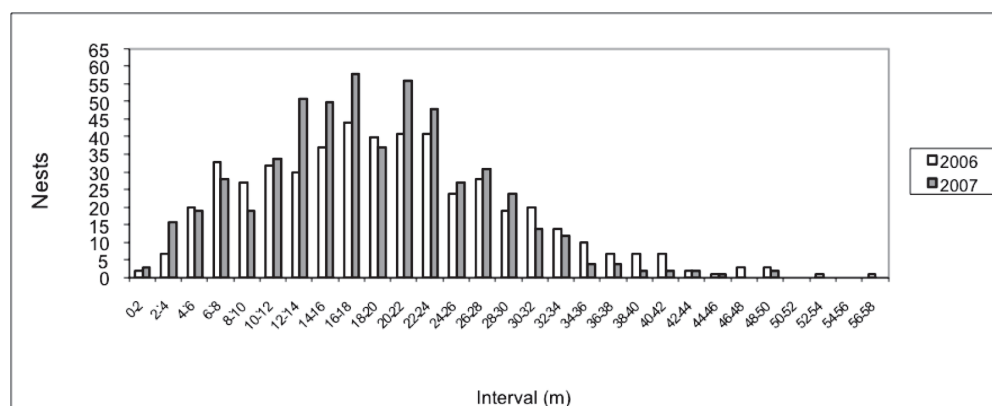


Figure 6. Distance in meters by intervals from green turtle (*Chelonia mydas*) nests to the tidal zone in 2006 and 2007, data not showed.

of accumulated nests in 3 years at the Raudal beach is superior to what has been reported by several authors for other sites, such as the beaches in the state of Campeche and the Yucatan Peninsula (García-Vicario, 2008; National Marine Fisheries Service, 2007), and in the Caribbean Sea for sites such as the Cayman Islands and Cuba (Bell, 2007; Ferrer-Sánchez et al., 2007). The only site where the number of nests is greater corresponds to Tortuguero in Costa Rica, which has been considered one of the most important sites around the world with the greatest number of nests for this species throughout the year (Tiwari et al., 2005) (Table 5).

On the coast of the State of Florida, the number of nests of the green turtle are higher in number than those documented in this study (Meylan et al., 2006). Nevertheless, the Raudal site could exhibit nest numbers close to those registered on the western Atlantic beaches of the of the USA. This is in accordance with the numbers presented by Meylan et al. (1995, 2006) (Table 5).

In worldwide terms, the Raudal beach is also a notable place for green turtle nesting, because the number of nests is superior to those presented for the beaches of Turkey and Cyprus in the Mediterranean Sea (Broderick et al., 2002; Canbolat et al., 2002; Yalçın and Yerli, 2006), for Vietnam in Southeast Asia (Hamman et al., 2006), or even for the central Pacific Islands of Hawaii (Chaloupka et al., 2008; Balaz and Chaloupka, 2006), which are all important sites for green turtle nesting (Table 5).

The importance of the central coast of Veracruz for green turtle nesting sites may be attributed to the fact that the beaches are easily accessible from the ocean without great obstacles like rocks, pronounced slopes or coastal developments that prevent the movement of the adult females along the length and breadth of the beaches. This supports the idea that nest site selection is one of the most

important factors for nesting success, since it is directly related to embryo and hatchling development (Mortimer, 1990).

Although each year an important number of nests was registered, no major variations occurred from year to year probably due to the fact that the nesting patterns in the Raudal beach area are different from those described for other important areas for this species. For example, triannual cycles on Ascension Island and in Greece are known to have one important nesting year and 2 remaining years with reductions in the nest numbers (Miller, 1997; Broderick et al., 2001).

During July and August, the months in which high temperatures ($> 26^{\circ}\text{C}$) were recorded in the region during the 3 years of this study (Conagua 2005, 2006, 2007), presented the highest nesting numbers. This agrees with details registered at other nesting sites, such as Florida and Costa Rica in the Northern hemisphere, where the majority of Green, Loggerhead and Leatherback turtle nests were observed in the warmer months (Bjorndal et al., 1999; Weishampel et al., 2003, 2004; Antworth et al., 2006). In the case of the Southern Hemisphere, the majority of nests were recorded also in the warmer months (February to May), principally on Ascension Island in the South Atlantic (Mortimer and Carr, 1987; Godley et al., 2001; Hays et al., 2002).

For the olive ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) on the southern coasts of Baja California in the Mexican Pacific, the nesting pattern also occurs in the warmer months with most of the eggs being deposited in August and October (García et al., 2003; López-Castro et al., 2004). The loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in Greece and Japan shows a similar pattern as well, nesting mainly in June and August (Margaritoulis, 2005; Matsuzawa et al., 2002). The foregoing pattern is probably based on

Table 5. Abundance for green turtle on nesting beaches, with data from diverse sites around the globe

<i>Reference</i>	<i>Sites</i>	<i>Years</i>	<i>Nest abundance</i>	<i>Km</i>	<i>Nest/Km</i>	<i>Location</i>
Western Atlantic Ocean						
Meylan et al. (1995)	—	1979-1992	9 400	407	23.09	Florida
Meyland et al. (2006)	—	2001-2005	5 055	1 900	2.66	Florida
Gulf of México and Caribbean Sea						
Tiwari et al. (2005)	—	1992-2000	72 000	30	2 400	Tortuguero, Costa Rica
Bell et al. (2007)	43	1999-2003	115	53	2.17	Cayman Islands
Ferrer-Sánchez et al. (2007)	1	2002-2003	93	—		Cuba
National Marine Fisheries Service (2007)	—	2000-?	1 500	—		Yucatan Peninsula, México
García-Vicario	2	2006	39	46	0.85	Campeche, México
This study	13	2005-2007	1 654	14.5	114.07	Veracruz
México						
Southeast Asia						
Chan (2006)	12	1991-2000	8 000	—		Malaysia
Hamann et al. (2006)	17	1995-2003	239	—		Vietnam
Central Atlantic Ocean						
Godley et al. (2001)	32	1998-1999	13 881	5.8	2 393.27	Ascension Island
Mediterranean Sea						
Broderick et al. (2002)	3	1993-2000	402	67	6	Cyprus
Cambolat et al. (2004)	13	1988-2000	2 118	2 456	0.86	Turkey
Yalçın and Yerli (2006)	3	2001-2002	148	14	10.57	Turkey
Western Indian Ocean						
Mortimer (1988)	47	1975-1976 1981-1985	22 713	—		Aldabra Atoll
Central Pacific Ocean						
Chalupka et al. (2008)	4	1982-2003	3 732	—		Hawaii
Balazs and Chaloupka (2006)	—	2000-2006	400	—		Hawaii

favouring nesting success and embryo development during incubation (Davenport, 1997).

Therefore, the nesting patterns in the warmer months described for diverse marine turtles, among them, the green turtle of the Raudal beach area, could be related to the temperature and the humidity in the stated months, which seem to favour the development of embryos in the nest (Miller, 1985; Packard and Packard, 1988; Mortimer, 1990; Maloney et al., 1990).

In the green turtle, as in other oviparous reptile species, sex determination is influenced by the temperature in the nest (Miller and Limpus, 1981; Morreale et al., 1982). Consequently, due to the nest temperature variation during the day, temperature is an important clue that females use to select the nesting site (Mortimer, 1990).

In recent years, diverse authors have reported the sea surface temperature as a factor which also plays a part in

nesting. Some authors have described the dependency of the Green and Loggerhead turtles on the surface water temperature, due to their ectothermic physiology (Sato et al., 1998). It is possible that a direct relationship between the sea surface temperature, the inter-nesting periods and the major nesting months, exists in sea turtles (Solow et al., 2002; Hays et al., 2002; Weishampel et al., 2004). In this sense, it is known that the average sea surface temperature during the months when nesting activities are highest for the green turtle and the Loggerhead is between 27-28° C (Hays et al., 2002). The preceding data indicate correlations with the sea surface temperatures registered in the study zone during these 3 years and with the major nesting months, which showed on average of 28° C (NASA, 2009).

Beaches longer than 1 300 m (except beach number 11) with gentle to medium slopes represented the most

important nesting sites during the study. Specifically, for beaches 6 and 8, the dunes were found to average a height of 5 m. It is known that a positive relationship between nesting and dune beaches exists (Bouchard and Bjorndal, 2000), which means that this could be a main factor for successful nesting on our study beaches. Similarly, the afore-mentioned beaches had vegetation on their dunes, which is important for the green turtle in nest site selection (Whitmore and Dutton, 1985). The physical conditions that affect nesting areas are well known, however, there are specific conditions within them, such as width and length of the beach, the vegetation type and size of the slope of the beach that affect the probability of nesting turtle. Also, other factors may be influencing turtle decision for nesting, for example, the presence and human activity, tourism and the presence of predators, even though the physical conditions of the beaches can be appropriate for nesting.

The lowest number of nests was found on beach 7. This considerable reduction was probably due to recreational activities by the residents of nearby houses on this beach, even more so when vacation periods coincide with the major nesting months. Similar findings have been reported for green, loggerhead and leatherback turtles on the central coast of Florida, where the turtles avoid nesting on those beaches overrun with human activities (Weishampel et al., 2003).

Human activities during the day and at night, using vehicles in the nesting zones and the use of artificial light, affect the females nesting behaviour, and that of the hatchlings (Rumbold et al., 2001; Kudo et al., 2003; Peterson and Bishop, 2005). On beach 7 it was common to observe vehicles and recreational activities all day long, which could have a negative influence on the females trying to nest, thereby resulting in fewer nest numbers on the beach, even at a site having the appropriate morphological characteristics as beach length, moderate slope and dunes similar to those of beaches with high numbers of nests during the 3 years.

The low number of nests on beaches 1, 2 and 13 (with 50, 23 and 3 nests respectively) may be due to the fact that they are beaches adjacent to the estuaries of Barra de Palmas and Barra Nueva. During all the nesting periods, we observed a great amount of debris carried by the rivers, as well as vehicular traffic created by the passage of people from surrounding communities and these conditions are detrimental for females during the nesting process. On beach 12 there is an artisanal fishing camp and their activities persist until late at night and early dawn, probably causing a negative impact.

The greatest percentage of nests was located in the dune zones for all beaches. This has also been registered on the

beaches of Florida, where green turtles nest in zones with dunes and beach vegetation (Witherington, 1986). Nests placed on dunes favour the embryo's development and eggs are protected from flooding; moreover the presence of roots in the nests has a direct impact on nutrients and energy interchange (Bouchard and Bjorndal, 2000).

The probability for successful nesting of the green turtle in the Raudal area is directly related to the formation of its beaches. The observations in this study show that the beach chosen by the female must have extensions of no more than 20 m in the distance from the sea to the supralittoral zone. It is also important that dunes with low slopes and vegetation are present. According to the number of nests per kilometre (ratio of nesting), the study area is also relevant. After the beaches of Ascension Island and Tortuguero, the ones at Raudal have a higher number of nests per kilometre than those recorded in Campeche, Yucatán, the Gulf of Mexico in Florida, the Cayman Islands in the Caribbean, as well as, Cyprus and Turkey in the Mediterranean. In the study zone, the nests were most frequently placed within the 10-24 m interval of distance from the tidal line. There is little information on the average distance at which green turtles nest (Hays and Speakman 1993; Hays et al., 1995). However, the nest site location is directly related to the beach characteristics. In other sea turtle species, like *Caretta caretta*, it is known that the nesting average is 21 m distant from the tidal zone (Wood and Bjorndal, 2000). One of the advantages of nesting at this distance is to avoid flooding due to the tides. In addition, the sand allows good nest ventilation and high moisture thus avoiding egg desiccation (Ackerman, 1980; Maloney et al., 1990).

In the case of *Lepidochelys olivacea*, in contrast to this study, it has been reported that nesting success occurs between 20 and 30 meters from the tidal zone (López-Castro et al., 2004). For *Eretmochelys imbricata*, however, nesting has been registered at an average distance of 8 m from the tidal zone (Horrocks and Scott, 1991). Thus, it was possible to observe that both the seasonal features and the beach characteristics, horizontally and vertically, are relevant factors that have a direct influence on females in the selection of nesting sites, as well as, ambient temperature, relative humidity, beach slope (Wood and Bjorndal, 2000), sand temperature (Hays et al., 2001; Matsuzawa et al., 2002; Wallace et al., 2004; Van de Merwe et al., 2006), sea surface temperature (Hays et al., 2002; Solow et al., 2002; Weishampel et al., 2004), tide behaviour (Lamont and Carthy, 2007) and human activity.

In general, our study shows the importance of the Raudal beach area for green turtle nesting sites, due to the fact that the number of nests remained similar during the 3 years of study. In spite of the fact that in Mexico

the national laws protect sea turtles, the protection and surveillance programs are not achieving their purpose of protecting the nesting sites or ensuring the conservation of these reptiles. Similarly, unplanned coastal development, as well as irresponsible tourism activities have a negative impact on the nesting, hatching and population dynamics of these turtles (Arianoutsou, 1988; Broderick and Godley, 1996).

Acknowledgments

We thank Jazmin Cobos-Silva and María Esther Nava-Bringas for their assistance in the field, the Coordinación General de Medio Ambiente for permission to conduct our work at Raudal and Warren Haid and Anaís Horden for her generous assistance in the English review. We thank Laura T. Hernández-Salazar, Alberto González-Romero y Arturo Serrano-Solís for helpful comments on the manuscript. The first named author had a Conacyt scholarship grant No.165146 for this research. Part of the research was supported by Fomix (VER-2008-C01-109460).

Literature cited

- Ackerman, R. A. 1980. Physiological and ecological aspects of gas exchange by sea turtle eggs. *American Zoologist* 20:575-583.
- Antworth, R. L., D. A. Pike and J. C. Stiner. 2006. Nesting ecology, current status, and conservation of sea turtle on an uninhabited beach in Florida, USA. *Biological Conservation* 130:10-15.
- Arianoutsou, M. 1988. Assessing the impacts of human activities on nesting of loggerhead sea-turtles (*Caretta Caretta* L.) on Zakynthos island, western Greece. *Environmental Conservation* 15:327-334.
- Balazs, G. H. and M. Chaloupka. 2006. Recovery trend over 32 years at the Hawaiian Green turtle rookery of French Frigate Shoals. *Atoll Research Bulletin* 543:147-158.
- Bell, C. D., J. L. Solomon, J. M. Blumenthal, T. J. Austin, G. Ebanks-Petrie, A. C. Broderick and B. J. Godley. 2007. Monitoring and conservation of critically reduced marine turtle nesting populations: lessons from the Cayman Islands. *Animal Conservation* 10:39-47.
- Bjorndal, K. A. and A. B. Bolten. 1992. Spatial distribution of Green turtles (*Chelonia mydas*) nests at Tortuguero, Costa Rica. *Copeia* 1992:45-53.
- Bjorndal, K. A., J. A. Wetherall, A. B. Bolten and J. A. Mortimer. 1999. Twenty-six years of Green turtle nesting at Tortuguero, Costa Rica: an encouraging trend. *Conservation Biology* 13:126-134.
- Bouchard, S. S. and K. A. Bjorndal. 2000. Sea turtles as biological transporters of nutrients and energy from marine to terrestrial ecosystems. *Ecology* 81:2305-2313.
- Broderick, A. C. and B. J. Godley. 1996. Population and nesting ecology of the Green turtle (*Chelonia mydas*) and loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in northern Cyprus. *Zoology in the Middle East* 13:27-46.
- Broderick, A. C., B. J. Godley and G. C. Hays. 2001. Trophic status drives inter-annual variability in nesting numbers of marine turtles. *Proceedings of the Royal Society Biological Science* 268:1481-1487.
- Broderick, A. C., F. Glen, B. J. Godley and G. C. Hays. 2002. Estimating the number of Green and loggerhead turtles nesting annually in the Mediterranean. *Oryx* 36:227-235 p.
- Broderick, A. C., F. Glen, B. J. Godley and G. C. Hays. 2003. Variation in reproductive output of marine turtles. *Journal Experimental Marine Biology Ecology* 288:95-109.
- Bustard, H. R. and P. M. Greenham. 1968. Physical and chemical factors affecting hatching in the Green sea turtle, *Chelonia mydas*. *Ecology* 49:269-276.
- Canbolat, A. F. 2004. A review of sea turtle nesting activity along the Mediterranean coast of Turkey. *Biological Conservation* 116:81-91.
- Carr, A. 1975. The Ascension Island Green turtle colony. *Copeia* 1975:547-555.
- Chaloupka, M., T. M. Work, G. H. Balazs, S. K. K. Murakawa and R. Morris. 2008. Cause-specific temporal and spatial trends in Green sea turtle strandings in the Hawaiian Archipelago (1982-2003). *Marine Biology* 154:887-898.
- Chan, E. H. 2006. Marine turtles in Malaysia: on the verge of extinction? *Aquatic Ecosystems Health and Management* 9:175-184.
- Conagua (Comisión nacional del agua). 2005. Ficha temperaturas media año 2005. Xalapa, Veracruz.
- Conagua (Comisión nacional del agua). 2006. Ficha temperaturas media año 2006. Xalapa, Veracruz.
- Conagua (Comisión nacional del agua). 2007. Ficha temperaturas media año 2007. Xalapa, Veracruz.
- Davenport, J. 1997. Temperature and life-history strategies of sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 22:479-488.
- Deeming, D. and M. W. J. Ferguson. 1991. Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. *In* Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles, D. C. Deeming, and M. W. J. Ferguson (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 147-172.
- Ehrenfeld, D. 1974. Conserving the edible sea turtle: can mariculture help? *American Scientist* 62:23-31.
- Ferrer-Sánchez, Y., R. Díaz-Fernández and R. Díaz-Fernández. 2007. Características de la anidación de la tortuga verde *Chelonia mydas* (Testudinata, Cheloniidae) en la playa Caleta de los Piojos, Cuba, a partir de marcaciones externas. *Animal Biodiversity and Conservation* 30:211-218.
- García A., G. Ceballos and R. Adaya. 2003. Intensive beach management as an improved sea turtle conservation strategy in Mexico. *Biological Conservation* 111:253-261.
- García-Vicario, A. 2008. Impacto de la erosión costera de las playas del litoral de Campeche, México, sobre la anidación de las tortugas marinas (*Eretmochelys imbricata* y *Chelonia mydas*). Thesis. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad

- Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca. 89 p.
- Godley, B. J., C. Broderick and G. C. Hays. 2001. Nesting of Green turtles (*Chelonia mydas*) at Ascension Island, South Atlantic. *Biological Conservation* 97:151-158.
- Hamann, M., C. T. Cuong, N. D. Hong, P. Thuoc and B. T. Thuhien. 2006. Distribution and abundance of marine turtles in the Socialist Republic of Viet Nam. *Biodiversity and Conservation* 15:3703-3720.
- Hays, G. C. and J. R. Speakman. 1993. Nest placement by loggerhead turtles *Caretta caretta*. *Animal Behavior* 45:47-53.
- Hays, G. C., A. Mackay, C. R. Adams, J. A. Mortimer, J. R. Speakman and M. Boerema. 1995. Nest Site Selection by Sea Turtles. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 75:667-674 p.
- Hays, G. C., J. S. Ashworth, M. J. Broderick, D. R. Emery, B. J. Godley, A. Henwood and E. L. Jones 2001. The importance of sand albedo for the thermal conditions on sea turtle nesting beaches. *Oikos* 93:87-94.
- Hays, G. C., A. C. Broderick, F. Glen, B. J. Godley, J. D. R. Houghton and J. D. Metcalfe. 2002. Water temperature and interesting intervals for the loggerhead (*Caretta caretta*) and Green (*Chelonia mydas*) sea turtles. *Journal of Thermal Biology* 27:429-432.
- Horrocks, J. A. and N. M. Scott. 1991. Nest site location and nest success in the hawksbill turtle (*Eretmochelys imbricata*) in Barbados, West Indies. *Marine Ecology Progress Series* 69:1-8.
- Janzen, F. J. and C. L. Morjan. 2001. Repeatability of microenvironment- specific nesting behaviour in a turtle with environmental sex determination. *Animal Behavior* 62:73-82.
- Kamel, S. J. and N. Mrosovsky. 2005. Repeatability of nesting preferences in the hawksbill sea turtle, *Eretmochelys imbricata*, and their fitness consequences. *Animal Behaviour* 70:819-828 pp.
- Kudo, H., A. Murakami and S. Watanabe. 2003. Effects of sand hardness and human beach use on emergence success of loggerhead sea turtles on Yakushima Island, Japan. *Chelonian Conservation and Biology* 4:695-696.
- Lamont, M. M. and R. R. Carthy. 2007. Response of nesting sea turtles to barrier island dynamics. *Chelonian Conservation and Biology* 6:206-212.
- López-Castro, M. C., R. Carmona and W. J. Nichols. 2004. Nesting characteristics of the olive Ridley turtle (*Lepidochelys olivacea*) in Cabo Pulmo, southern Baja California. *Marine Biology* 145:811-820.
- Maloney, J. E., C. Darian-Smith, Y. Takahashi and C. J. Limpus. 1990. The environment for development of the embryonic loggerhead turtle (*Caretta caretta*) in Queensland. *Copeia* 1990:378.
- Margaritoulis, D. 2005. Nesting activity and reproductive output of Loggerhead Sea Turtles, *Caretta caretta*, over 19 Seasons (1984-2002) at Lagunas Bay, Zakynthos, Greece: the largest rookery in the Mediterranean. *Chelonian Conservation and Biology* 4:916-929.
- Márquez, R. 2004. Las tortugas marinas del Golfo de México. Abundancia, distribución y protección. In *Diagnostico ambiental del Golfo de México*, I. M. Pisanty y E. Ezcurra (eds.). Instituto Nacional de Ecología, México, D. F. p. 173-197.
- Matsuzawa, Y., K. Sato, W. Sakamoto and K. A. Bjorndal. 2002. Seasonal fluctuations in sand temperature: effects on the incubation period and mortality of loggerhead sea turtle (*Caretta caretta*) pre-emergent hatchlings in Minabe, Japan. *Marine Biology* 140:639-646.
- Meylan, A., B. Schroeder and A. Mosier. 1995. Sea turtle nesting activity in the State of Florida 1979-1992. *Florida Marine Research Publications* 52:1-51 pp.
- Meylan, A. B., B. E. Witherington, B. Brost, R. Rivero, and P. S. Kubilis. 2006. Sea turtle nesting in Florida, USA: assessments of abundance and trends for regionally significant populations of *Caretta*, *Chelonia*, and *Dermochelys*. In *Book of abstracts. Twenty-sixth Annual Symposium on Sea Turtle Biology and Conservation*, M. Frick, A. Panagopoulou, A. F. Rees and K. Williams (compilers). International Sea Turtle Society, Athens. p. 306-307.
- Miller, J. D. and C. J. Limpus. 1981. Incubation period and sexual differentiation in the Green Turtle *Chelonia mydas* L. *Proceeding of the Melbourne Herpetological Symposium*, C. B. Banks and A. A. Martin (eds.). The Zoological Board of Victoria, Melbourne. p. 66-73.
- Miller, J. D. 1985. Embryology of marine turtles. In *Biology of the reptilian*, volume 14, A. Gans, C. Billett and P. F. A. Madreson (eds.). Wiley-Interscience, New York. 269 p.
- Miller, J. D. 1997. Reproduction in sea turtles. In *The Biology of Sea Turtles*, P. L. Lutz and J. A. Musick (eds.). CRC Press, Boca Raton. p. 51-81.
- Morreale, S. J., G. J. Ruiz, J. R. Spotila and E. A. Standora. 1982. Temperature-dependent sex determination: current practices threaten conservation of sea turtles. *Science* 216:1245-1247.
- Mortimer, J. A. and A. Carr. 1987. Reproduction and migration of the Ascension Island Green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1987:103-113.
- Mortimer, J. A. 1990. The influence of beach sand characteristics on the nesting behavior and clutch survival of Green turtle (*Chelonia mydas*). *Copeia* 1990:802-817.
- Muth, A. 1980. Physiological ecology of desert iguana (*Dipsosaurus dorsalis*) eggs: temperature and water relations. *Ecology* 61:1335-1343.
- National Marine Fisheries Service Office of Protected Resources Silver Spring, Maryland and U.S. Fish and Wildlife Service Southeast region Jacksonville Ecological Services field office Jacksonville, Florida, 2007. Green sea turtle (*Chelonia mydas*) 5-year review: summary and evaluation. 102 p.
- NASA (National Aeronautics and Space Administration). 2009. Goddard Earth Sciences (GES), Data and Information Services Center (DISC). <http://reason.gsfc.nasa.gov/Giovanni/>; last access: 23.XII.2011.
- Packard, G. C. and M. J. Packard. 1988. The physiological ecology of reptilian eggs and embryos. In *Biology of the*

- Reptilia, volume 16, C. Gans and R. B. Huey (eds.). Alan R. Liss, New York. p. 162-229.
- Peterson, C. H. and M. J. Bishop. 2005. Assessing the environmental impacts of beach nourishment. *BioScience* 55:887-896.
- Pritchard, P. 1997. Evolution, phylogeny and current status. In *The biology of sea turtles*, P. L. Lutz and J. A. Musick (eds.). CRC Press, Boca Raton. p. 1-28.
- Resetarits, W. J. 1996. Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist* 36:205-215.
- Rumbold, D. G., P. W. Davis and C. Perretta. 2001. Estimating the effect of beach nourishment on *Caretta caretta* (loggerhead sea turtle) nesting. *Restoration Ecology* 9:304-310.
- Sato, K., Y. Matsuzawa, H. Tanaka, T. Bando, T. S. Minamikawa, W. Sakamoto and Y. Naito. 1998. Internesting intervals for loggerhead turtles, *Caretta caretta*, and Green turtles, *Chelonia mydas*, are affected by temperature. *Canadian Journal of Zoology* 76:1651-1662.
- Schwarzkopf, L. and R. J. Brooks. 1987. Nest site selection and offspring sex ratio in painted turtles, *Chrysemys picta*. *Copeia* 1987:53-62.
- Spencer, R. J. 2002. Experimentally testing nest site selection: fitness trade-offs and predation risk in turtles. *Ecology* 83:2136-2144.
- Solow, A. R., K. A. Bjørndal and A. B. Bolten. 2002. Annual variation in nesting numbers of marine turtles. The effect of sea surface temperature on re-migrations intervals. *Ecology Letters* 5:742-746.
- StatSoft, Inc. 2001. Statistica, vers. 6. Tulsa, Oklahoma, USA.
- Tiwari, M., K. A. Bjørndal, A. B. Bolten and B. M. Bolker. 2005. Intraspecific application of the mid-domain effect model: spatial and temporal nest distributions of Green turtles, *Chelonia mydas*, at Tortuguero, Costa Rica. *Ecology Letters* 8:918-924.
- Van De Merwe, J., K. Ibrahim and J. Whittier. 2006. Effects of nest depth, shading, and metabolic heating on nest temperature in sea turtle hatcheries. *Chelonian Conservation and Biology* 5:210-215.
- Wallace, B. P., P. R. Sotherland, J. R. Spotila, R. D. Reina, B. F. Franks and F. V. Paladino. 2004. Biotic and abiotic factors affect the nest environment of embryonic leatherback turtles, *Demochelys coriacea*. *Physiological and Biochemical Zoology* 77:423-432.
- Weishampel, J. F., D. Bagley, L. M. Ehrhart and B. L. Rodenbeck. 2003. Spatiotemporal patterns of annual sea turtles nesting behaviors along an East Central Florida beach. *Biological Conservation* 110:295-303.
- Weishampel, J. F., D. Bagley and L. M. Ehrhart. 2004. Earlier nesting by Loggerhead Sea turtles following sea surface warming. *Global Change Biology* 10:1-4.
- Whitmore, C. P. and P. H. Dutton. 1985. Infertility, embryonic mortality and nest-site selection in the leatherback and Green sea turtles in Suriname. *Biological Conservation* 34:251-272.
- Wilson, D. 1998. Nest-site selection: microhabitat variation and its effects on the survival of turtle embryos. *Ecology* 79:1884-1892.
- Witherington, B. E. 1986. Human and natural causes of marine turtle clutch and hatchling mortality and their relationship to hatchling production on an important Florida nesting beach. Masters dissertation. University of Central Florida. Orlando, Florida. 282 p.
- Wood, D. and K. Bjørndal. 2000. Relation of temperature, moisture, salinity, and slope to nest site selection in Loggerhead Sea Turtles. *Copeia* 2000:119-128.
- Yalçın-Özdilek, Ü. and S. V. Yeril. 2006. Green Turtle (*Chelonia mydas*) nesting and habitat threats at Samandağ Beach, Turkey. *Chelonian Conservation and Biology* 5:302-305.



Diversidad de reptiles en dos microcuencas del río Grijalva, Chiapas, México

Diversity of the reptiles in two microbasins from the río Grijalva, Chiapas, Mexico

Ruth Percino-Daniel[✉], Erika Cruz-Ocaña, Wilber Pozo-Ventura y Ernesto Velázquez-Velázquez

Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Libramiento Norte Poniente 1150, Col. Lajas Maciel, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

✉ rpercino@gmail.com

Resumen. Las selvas secas son ecosistemas que mantienen una gran diversidad de especies; sin embargo, son los hábitats mayormente amenazados. El objetivo de este estudio fue evaluar la diversidad de reptiles en 2 microcuencas con selva seca de la cuenca hidrológica Grijalva: Copainalá y Bombaná. Se muestrearon 19 sitios: 9 para Copainalá y 10 para Bombaná; en cada sitio se establecieron 2 transectos para el muestreo de reptiles y se utilizó la técnica de registros por encuentro visual. Se registró un total de 36 especies de reptiles, de las cuales en Copainalá fueron 28 y en Bombaná 23 especies, alcanzando el 80% de la riqueza esperada. La diversidad de especies y el patrón de abundancia fue similar en ambas microcuencas, entre las especies más abundantes se encuentran: *Basiliscus vittatus*, *Sceloporus variabilis*, *Norops unilobatus* y *Sphaerodactylus glaucus*. La complementariedad de especies entre ambas zonas fue del 58%. Las especies de reptiles utilizaron, principalmente 3 tipos de microhábitat terrestre: hojarasca, sobre roca y suelo. Se registraron 11 especies que se encuentran en algún estatus de conservación. Se sugiere que la región puede funcionar como un corredor biológico de especies de reptiles entre las áreas naturales protegidas adyacentes.

Palabras clave: herpetofauna, bosque tropical caducifolio, selva baja caducifolia, depresión central de Chiapas, microhábitat.

Abstract. The dry forest is an ecosystem with a relatively high species diversity. It is also one of the most threatened habitats. The objective of this study was to evaluate the reptile diversity in 2 microbasins of dry forest from the Grijalva hydrological basin: Copainalá and Bombaná. We sampled 19 sites, 9 for Copainalá and 10 for Bombaná. At each site we laid out 2 transects along which we registered species of reptiles. In total, we recorded 36 reptile species: 28 in Copainalá and 23 in Bombaná, representing approximately 80% of the expected richness in the area. The species diversity and abundance patterns were similar in both microbasins. Among the more abundant species there were: *Basiliscus vittatus*, *Sceloporus variabilis*, *Norops unilobatus* and *Sphaerodactylus glaucus*. The complementarity of species between both zones was 58%. The most common microhabitat utilized by reptiles in these areas was terrestrial, including: leaf-litter, on rocks and on the ground. Among the species we registered, 11 present some conservation status. Our results also suggest that this region could function as a biological conservation corridor for reptiles between other near protected natural areas.

Key words: herpetofauna, tropical deciduous forest, seasonal tropical dry forest, Chiapas central depression, microhabitat.

Introducción

Las selvas secas se caracterizan por presentar una larga temporada de sequía, por perder entre 50 y 100% del follaje en época de estiaje y, generalmente se desarrollan por debajo de 1 200 m snm (Bezaury, 2010). Están ampliamente distribuidas en México, en la vertiente del Pacífico desde Sinaloa hasta Chiapas, entrando al centro del país a través de la Cuenca del Balsas (Trejo, 2010), lo que les permite albergar cerca de una tercera parte de

especies de vertebrados endémicas de México (Ceballos y García, 1995; Ceballos et al., 2010). No obstante, son los ecosistemas neotropicales altamente amenazados (Janzen, 1988).

En los últimos años, la cobertura original de las selvas secas se ha reducido considerablemente, al grado de mantener intacto sólo el 30% de su cobertura nacional (Trejo y Dirzo, 2000). Entre los factores que lo amenazan se encuentra el avance de la frontera agrícola y pecuaria, en especial el sobrepastoreo de ganado vacuno y de cabras (Trejo y Dirzo, 2002). Aunado a esto, existen pocas áreas naturales protegidas que conserven extensiones de selva seca que contengan gran riqueza de especies y endemismos

Recibido: 23 julio 2012; aceptado: 06 marzo 2013

(García, 2006; Ceballos et al., 2010). El WWF (Fondo mundial para la vida silvestre) identificó 7 ecorregiones de selva seca con gran riqueza, endemismo y diversidad y entre éstas se encuentra la depresión central de Chiapas. Dicha identificación busca promover el conocimiento de cada ecorregión y, con ello generar propuestas para su conservación (Ceballos et al., 2010).

La depresión central de Chiapas se caracteriza por tener una cobertura forestal principalmente de selva seca, no obstante, es también una zona altamente deforestada, manteniendo el 8.6% de cobertura original y sólo el 2% se encuentra en buen estado de conservación (García, 2006). Entre las causas por la cuales esta zona ha sido severamente afectada, se encuentra el cambio de uso de suelo, de selva seca a cultivos y/o pastizales (Trejo, 2010). A pesar de la alteración que presenta la zona, se han mostrado altos valores de diversidad herpetofaunística (García et al., 2007; García, 2010), registrándose aproximadamente 85 especies de anfibios y reptiles (García, 2006; García et al., 2007) lo que representa el 26% de la herpetofauna del estado. En Chiapas se han registrado 325 especies de herpetofauna, de las cuales 101 son anfibios y 223 son reptiles (Reynoso et al., 2011).

Además de la gran diversidad biológica que presenta el estado de Chiapas, contiene una amplia red hidrológica, entre las que se encuentra la cuenca del río Grijalva. Dentro de ésta se encuentra la subcuenca hidrológica río Grijalva-Tuxtla Gutiérrez (CNA, 1998), situada en los límites de la depresión central de Chiapas y las montañas del norte. El río Grijalva es el principal afluente que cruza esta región donde desembocan pequeños ríos tributarios. El objetivo del presente trabajo fue evaluar la diversidad de reptiles en 2 microcuencas con selva seca, en las áreas cercanas al cauce del río Grijalva y afluentes que desembocan en él.

Materiales y métodos

Zona de estudio. La zona que abarca el estudio está ubicada en la cuenca hidrológica río Grijalva. Se delimitaron 2 microcuencas (Fig. 1), entendidas como unidades geográficas caracterizadas por la hidrología, variaciones en la pendiente del terreno, temperatura y precipitación. Para la delimitación y caracterización de las microcuencas se utilizó un modelo digital de elevación generado con un sistema de información geográfica ArcMap/ArcInfo ver 9.2. Se utilizaron coberturas de hidrología superficial,

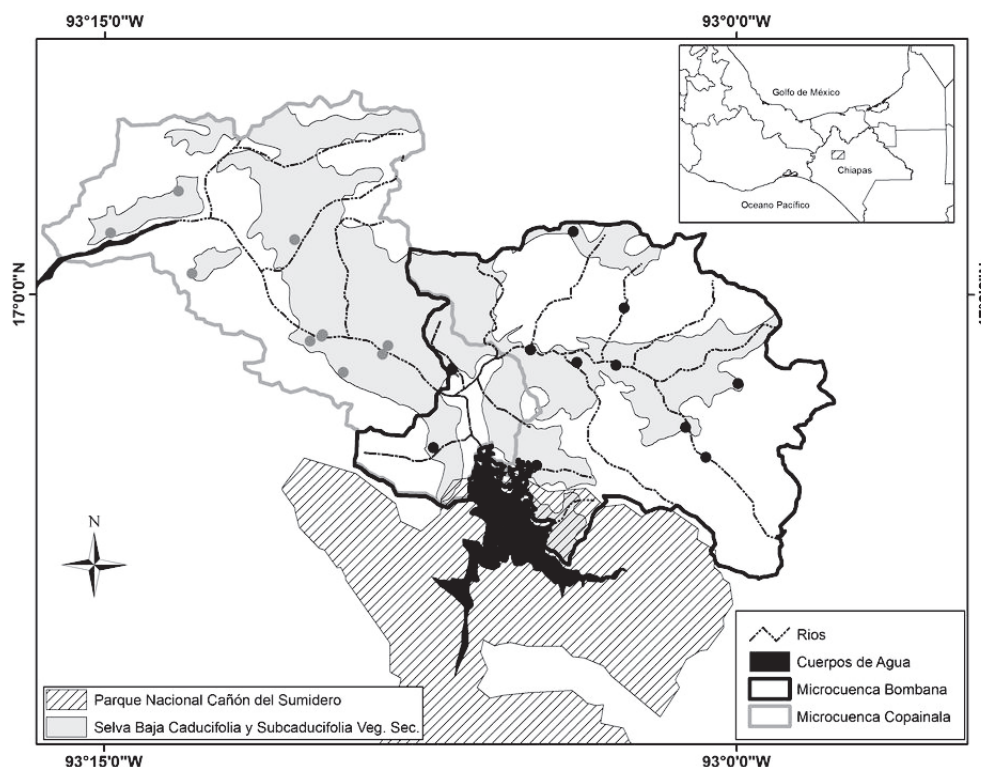


Figura 1. Mapa de ubicación de las microcuencas Copainalá y Bombaná y sitios de muestreo. Los círculos en color gris pertenecen a Copainalá; los círculos negros pertenecen a Bombaná.

cuerpos de agua y embalses, poblados a escala 1:50000 con coberturas de edafología y vegetación y uso del suelo del 2003 a una escala de 1:250000 (Inegi, 2000). Con base en este estudio de paisaje, se definieron 2 microcuencas: Copainalá con 59 subunidades de paisaje y Bombaná con 71 subunidades, con variaciones en topografía, hidrología y geología. Para más detalles revisar Comisión Federal de Electricidad y Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (2011). En estas 2 microcuencas se ubicaron 19 sitios de muestreo, de los cuales 9 sitios se establecieron en Copainalá y 10 en Bombaná. Estos sitios de muestreo se seleccionaron de manera que abarcaran la mayor diversidad de subunidades de paisaje encontradas en cada microcuenca y siempre a lo largo del río Grijalva y sus afluentes. La microcuenca Copainalá se caracteriza por tener una cobertura forestal de selva seca de 7 445 ha (selva baja caducifolia y subcaducifolia con vegetación secundaria arbustiva), una precipitación pluvial de 1 553 mm anuales en el 2009, 20.49° y 34.51° de temperatura mínima y máxima promedio anual, respectivamente (CNA, 2009), pendiente del terreno desde 10 - 45 grados. La microcuenca Bombaná tiene una extensión de 6 657 ha de selva seca (selva baja caducifolia y subcaducifolia con vegetación secundaria), precipitación pluvial de 981.7 mm en el 2009, 20.5° y 31.89° de temperatura mínima y máxima promedio anual, respectivamente (CNA, 2009), pendiente del terreno desde áreas de 1 hasta 45 grados.

Trabajo de campo. El muestreo se realizó durante el periodo de abril-diciembre del 2009. Con una visita mensual para cada microcuenca, un mes se visitaba Copainalá y el siguiente Bombaná. En cada sitio de muestreo se establecieron 2 transectos con una extensión de 1 000 m de largo y 10 m de ancho. La duración del muestreo fue de un día para cada sitio, con un esfuerzo de muestreo de 4 personas, 2 personas por cada transecto. En la microcuenca Copainalá, de los 9 sitios de muestreo, 5 fueron visitados 4 veces y los restantes, 6 veces, mientras que en Bombaná todos los 10 sitios fueron visitados 4 veces. La diferencia entre las visitas a los sitios fue para tratar de realizar un esfuerzo de muestreo similar entre las 2 microcuencas. La búsqueda de los organismos se realizó con un tiempo fijo de 8 horas diarias para cada transecto, divididas de la siguiente manera: 3 horas en la mañana, 3 en la tarde y 2 en la noche, utilizando la técnica de registro por encuentros visuales (Heyer et al., 1994). El esfuerzo de muestreo fue de 8 hrs/hombre x día, a excepción de 4 sitios muestreados en Copainalá, donde fue de 5 hrs/hombre x día, siendo un acumulado de 44 días para Copainalá y 40 días para Bombaná. En estos transectos se realizaron caminatas buscando en los lugares potenciales donde se podrían encontrar estos organismos, tales como: en hojarasca, bajo rocas, bajo troncos y dentro

de ellos, sobre ramas de árboles y entre ellas, registrando las especies de reptiles observadas y capturadas (Bruce, 1986). Posteriormente se hizo un análisis del uso de microhábitat. Para la captura de lagartijas se usaron las manos y cañas de pescar, para las serpientes se empleó un gancho herpetológico (Gaviño et al., 1977; Fitzgerald, 2012). Los organismos se capturaron y se identificaron a nivel de especie, después se liberaron en el lugar donde fueron capturados. Cada registro de captura y/o colecta se georreferenció mediante un GPS. Cuando no fue posible la identificación de los organismos en el campo éstos fueron colectados (permiso: SGPA/DGVS08440/09). De las especies listadas en la norma oficial mexicana Nom-059-Semarnat-2010, sólo se tomaron fotografías. Para el sacrificio de los organismos se siguieron las técnicas recomendadas por Pisani-Villa (1974) y la fijación de los organismos fue con formol al 10%. La preservación de los ejemplares fue en alcohol al 70% y éstos se depositaron en la Colección Herpetológica de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas.

Análisis de los datos. Se calculó la riqueza y diversidad de especies, la primera definida como el número de especies dentro de cada microcuenca y la segunda considerada como el número de especies y su abundancia, empleando el Índice de Shannon-Wiener (H'). Este índice se utilizó debido a que es sensible a las especies raras por considerar la abundancia proporcional de individuos de cada especie (Magurran, 2004). Posteriormente se aplicó la prueba de "t" modificada por Hutcheson para apreciar si existían diferencias significativas entre los índices de diversidad de las microcuencas.

Para evaluar la eficiencia del muestreo y estimar la riqueza de especies esperada en cada microcuenca se utilizaron curvas de acumulación de especies (Soberón y Llorente, 1993; Colwell y Coddington, 1995; Moreno y Halffter, 1999). Estas curvas se generaron para cada microcuenca, utilizando 2 estimadores no paramétricos Bootstrap y Jackknife de primer orden, usando el programa estadístico EstimateS 8.2 (Colwell, 2005). El primer estimador se ha recomendado porque es poco sensible a la presencia de especies raras (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005) y por lo tanto, puede ser usado en ensambles que presentan un considerable número de estas especies. El segundo estimador, porque constituye un buen estadístico, dado que sus valores medios tienen una distribución normal (Magurran, 2004), además de que ha sido empleado en algunos estudios de herpetofauna (Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona, 2008; Fernández-Badillo y Goyenechea-Mayer, 2010) y, por lo tanto, los resultados pueden ser comparables. Adicionalmente, el método de Jackknife tiende a dar estimaciones de mayor valor que Bootstrap, y consecuentemente podría estar cubriendo un mayor rango

de las especies esperadas. Una vez que se obtuvieron los valores esperados de riqueza de cada estimador, se calculó la eficiencia del muestreo por microcuenca expresada en porcentaje, del total de la riqueza registrada respecto a la predicha por los estimadores.

Para los patrones de abundancia, se elaboraron curvas de rango-abundancia (Magurran, 2004) tanto para Copainalá y Bombaná, utilizando la abundancia relativa entendida como el número de individuos registrados por microcuenca. El grado de complementariedad entre las 2 microcuencas fue evaluado mediante un coeficiente de similitud: el índice cuantitativo de Sorensen, el cual asume que todas las especies tienen un peso igual en la ecuación independientemente si son raras o abundantes (Magurran, 2004), es decir, toma en cuenta la abundancia de cada especie en los diferentes tipos de hábitat. Los valores van de cero si las microcuencas son completamente diferentes y no comparten especies, a 1 si hay una completa similitud.

Se describió el uso de microhábitat de las especies de reptiles (Duellman, 1987; Gray-Lovich y Lovich, 2012), considerado como el número de individuos por cada especie encontrados en el sustrato donde fue observado por primera vez, el cual es expresado en porcentaje con respecto al total de microhábitats identificados. Se identificaron 3 categorías de microhábitats con respecto a los hábitos terrestres, arborícolas y acuáticos y, posteriormente, se subdividieron de acuerdo con la gama de sustratos donde se identificaron (Gray-Lovich y Lovich, 2012).

Finalmente, se identificó qué especies se encuentran en alguna categoría de riesgo, de acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010, así como en la lista roja de la *Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza* (IUCN, 2010).

Resultados

Riqueza, diversidad y composición taxonómica. Se registró un total de 903 reptiles en ambas microcuencas que corresponden a 36 especies (Cuadro 1). Con 2 240 horas de esfuerzo de muestreo acumulado para la microcuenca Copainalá, se registró una mayor riqueza de especies (28), siendo el grupo de lagartijas el que en mayor medida contribuyó a esta riqueza (Cuadro 1), mientras que en Bombaná se aplicó un esfuerzo de muestreo acumulado de 2 560 horas y se registraron 23 especies.

Conjuntando los datos de ambas microcuencas, los estimadores Bootstrap y Jackknife 1, predicen entre 41 y 48 especies, respectivamente; es decir, que se registró entre un 75 y un 88% de la riqueza esperada. En la microcuenca Copainalá, éstos mismos estimadores indicaron que se alcanzó entre el 74 y el 86% de las especies esperadas, respectivamente. El primer estimador predice alrededor de 32 especies de reptiles, mientras que el segundo, predice alrededor de 38 potencialmente presentes (Fig. 2). En el caso de Bombaná, los algoritmos Bootstrap y Jackknife 1, predicen 27 y 32 especies de reptiles, respectivamente (Fig. 2), es decir, que se alcanzó con el muestreo realizado,

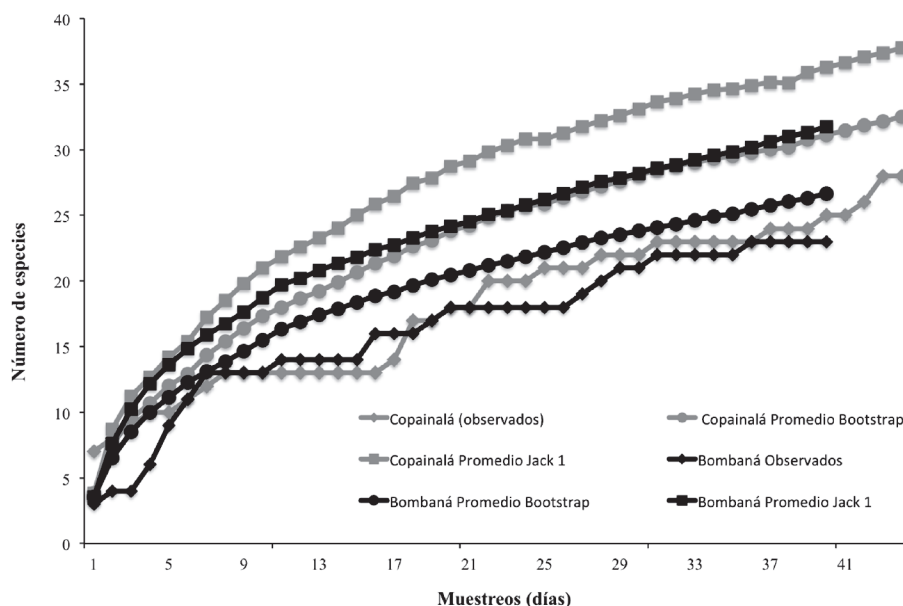


Figura 2. Curvas de acumulación de las especies de reptiles registradas en las microcuencas Copainalá y Bombaná.

Cuadro 1. Especies de reptiles registradas en su microhábitat y en ambas microcuencas: Copainalá y Bombaná. El código es una letra o número asignado a cada especie para la figura 3

	<i>Copainalá</i>	<i>Bombaná</i>	<i>Microhábitat</i>	<i>Código</i>
Sauria (lagartijas)				
Corytophanidae				
<i>Basiliscus vittatus</i>	X	X	1, 2, 3, 4, 6, 12, 13, 14, 15	A
Eublepharidae				
<i>Coleonyx elegans</i>	X		3	B
Gekkonidae				
<i>Hemidactylus frenatus</i>	X	X	1, 3, 4, 8, 9, 12, 13, 14	C
<i>Phyllodactylus tuberculosus</i>	X	X	1, 2, 4, 7, 11, 12	D
<i>Sphaerodactylus glaucus</i>	X	X	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 12, 13, 14, 15	E
Iguanidae				
<i>Ctenosauria acanthura</i>	X	X	2, 3, 13	F
<i>Iguana iguana</i>	X		3	G
Phrynosomatidae				
<i>Sceloporus carinosus</i>	X	X	1, 3, 5	H
<i>Sceloporus melanorhinus</i>	X		4	I
<i>Sceloporus varibilis</i>	X	X	1, 2, 3, 4, 6, 7, 12, 13, 14	J
Dactyloidae				
<i>Norops laevis</i>		X	2, 13	K
<i>Norops unilobatus</i>	X	X	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 12, 13	L
<i>Norops tropidonotus</i>	X		2, 3	M
Mabuyidae				
<i>Marisora</i>				
<i>brachypoda</i>	X	X	1, 2, 3, 4, 5	N
Scincidae				
<i>Scincella assatus</i>	X	X	1, 2	O
Teiidae				
<i>Holcosus undulatus</i>	X	X	3	P
<i>Aspidocelis depii</i>	X	X	1, 2, 3	Q
Xantusiidae				
<i>Lepidophyma chicoasensis</i>	X		2	R
Serpentes				
Boidae				
<i>Boa constrictor</i>	X		2, 12	S
Colubridae				
<i>Coniophanes piceivittis</i>	X	X	2, 3, 6	T
<i>Drymobius margaritiferus</i>	X	X	2, 3, 15	U
<i>Drymarchon melanurum</i>		X	3, 15	V
<i>Leptodeira annulata</i>		X	1, 3, 15	W
<i>Imantodes cenchoa</i>	X		2, 6, 13	X
<i>Masticophis mentovarius</i>	X		3	Y

Cuadro 1. Continúa

<i>Mastigodryas melanolomus</i>		X	2	Z
<i>Salvadora lemniscata</i>	X	X	1, 2, 3, 15	1
<i>Spilotes pullatus</i>	X		10	
<i>Trimorphodon biscutatus</i>		X	13	3
<i>Tropidodipsas fasciatus</i>		X	3	4
Elapidae				
<i>Micrurus browni</i>		X	3	5
Leptotyphlopidae				
<i>Epictia goudotii</i>	X		6	6
Loxocemidae				
<i>Loxocemus bicolor</i>	X		2	7
Crotalidae				
<i>Crotalus simus</i>	X		1, 3	8
Viperidae				
<i>Atropoides mexicanus</i>		X	2	9
Testudines				
Kinosternidae				
<i>Kinosternon scorpioides</i>	X		15	10

Microhábitat: terrestre: 1, sobre roca; 2, hojarasca; 3, sobre suelo; 4, sobre tronco caído; 5, bajo corteza; 6, bajo roca; 7, bajo tronco caído; 8, bromelia; 9, agave; 10, tranca; 11, túnel. Arborícola: 12, en fuste de árbol; 13, en ramas de arbusto; 14, pared. Acuático: 15, orilla de río.

entre 72 y 86% de la riqueza esperada.

Respecto a la diversidad de especies de reptiles encontradas, Copainalá presentó un valor de diversidad de $H' = 2.24$, mientras que Bombaná tuvo un valor de $H' = 2.16$. La diferencia entre estos valores no fue significativa ($t_{0.05(2),900} = 1.963$; $p > 0.05$).

Abundancia relativa. El patrón de abundancia de las especies de reptiles fue relativamente similar entre las 2 microcuencas, siendo *Basiliscus vittatus*, *Sceloporus variabilis*, *Norops unilobatus* y *Sphaerodactylus glaucus* las especies dominantes. Sin embargo, en Copainalá, *Aspidocelis deppi* fue la especie que presentó la mayor dominancia, mientras que en Bombaná, esta especie tuvo escasos registros (Fig. 3).

La complementariedad de especies entre las microcuencas estudiadas fue relativamente alta, con un recambio de especies de 58%. En Copainalá se registraron 13 especies que no se encontraron en Bombaná, mientras que en Bombaná se presentaron 8 especies que no estuvieron registradas en Copainalá (Cuadro 1).

Uso de microhábitat. Se identificaron 3 diferentes tipos de microhábitats en ambas microcuencas: terrestre, arborícola y ripario; los cuales a su vez se subdividen en 15 distintos tipos (Cuadro 1, Fig. 4). El microhábitat más utilizado

fue el terrestre, destacando por un uso más frecuente las categorías de “sobre roca”, “hojarasca” y “sobre suelo” (Fig. 4).

Especies en categoría de riesgo. De las 36 especies de reptiles encontradas en ambas microcuencas, 11 se encuentran en alguna categoría de riesgo según la Nom-059-Semarnat-2010. De estas especies, *Coleonyx elegans*, *Lepidophyma chicoasensis* y *Boa constrictor* se encuentran en la categoría de amenazadas, mientras que 8 de las especies registradas están consideradas en la categoría de protección especial (*Sphaerodactylus glaucus*, *Ctenosaura acanthura*, *Iguana iguana*, *Imantodes cechoa*, *Salvadora lemniscata*, *Loxocemus bicolor*, *Crotalus simus* y *Kinosternon scorpioides*). De acuerdo con la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), 5 especies están en la categoría de preocupación menor, estas son: *Sceloporus carinatus*, *Coniophanes piceivittis*, *Mastigodryas melanolomus*, *Salvadora lemniscata*, *Micrurus browni* y sólo *Lepidophyma chicoasensis*, especie endémica del estado de Chiapas está en la categoría de datos insuficientes (IUCN, 2012). Finalmente *B. constrictor*, *I. iguana* y *Loxocemus bicolor* están enlistadas en el apéndice II; especies que no necesariamente son amenazadas de peligro de extinción, pero que podrían llegar a serlo si no

hay un control de su comercio; de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres.

Discusión

Riqueza de especies. La región de la depresión central de Chiapas abarca las selvas secas del centro del estado de Chiapas hasta la frontera con Guatemala (Pérez-Farrera y Espinoza, 2010), registrándose en la zona 86 especies de herpetofauna, de la cuales 65 pertenecen a reptiles, siendo una de las zonas de selva seca de México con mayor riqueza herpetofaunística (García et al., 2007; García, 2010). En nuestro estudio registramos 36 especies de reptiles en total para ambas microcuencas, cerca del 55% de la fauna de reptiles registradas. A pesar que la extensión de selva seca de las 2 microcuencas estudiadas es pequeña (14 002 ha, lo que corresponde a 4.8% de la selva seca que se encuentra en la ecorregión de la depresión central, cuya extensión es de 290 719 ha [Pérez-Farrera y Espinoza, 2010]) es posible encontrar cerca de la mitad de las especies de reptiles distribuidas en la selva seca de la depresión central. Hidalgo (2008) en su estudio sobre la diversidad de reptiles en el Parque Nacional Cañón del Sumidero (PNCS), registró 43 especies de reptiles, de las cuales 32 fueron encontradas exclusivamente en selva seca. El parque tiene una extensión un poco más grande que nuestra zona de estudio (21 789 ha), lo que nos indica que la riqueza de especies que se registró en nuestro trabajo no está alejada de la riqueza de especies de la zona. De acuerdo con los modelos de curvas de acumulación de especies, se estiman 42 especies de reptiles para ambas microcuencas, aproximadamente las que se han reportado para el Cañón del Sumidero, sitio que limita al sur con nuestros sitios de muestreo.

Comparando la riqueza de especies de reptiles registradas para otras áreas de selva seca de México, encontramos que nuestra zona de estudio alberga una considerable riqueza de especies, dado que Martín-Regalado et al. (2011) en su estudio sobre la herpetofauna del cerro Guiengola, Oaxaca, registraron 31 especies de reptiles en selva seca (selva baja caducifolia, selva baja caducifolia espinosa). Mientras que Vite-Silva et al. (2010) en su estudio sobre la diversidad de herpetofauna en bosque tropical caducifolio (selva seca) de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, Hidalgo, registraron un total de 11 especies de reptiles. Reyna-Álvarez et al. (2010) en su estudio de la herpetofauna de Huetamo, Michoacán, donde el principal tipo de vegetación es selva seca registraron 39 especies de reptiles, realizando 2 ciclos anuales de muestreo. Mientras que Reyna et al. (2007) en el bosque tropical caducifolio de La Primavera, Jalisco reportan 34

especies de reptiles. Castro-Franco y Bustos (1994) en una revisión de la especies de lagartijas que habitan en selva baja caducifolia encontraron un total de 19 especies de lacertilios, riqueza muy parecida a la del presente estudio, donde registramos 18 especies de lacertilios. Con respecto a estudios realizados en selvas secas de América, Carvajal-Cogollo y Urbina-Cardona (2008) mencionan en su estudio de fragmentación del bosque seco tropical en Colombia, un total de 35 especies de reptiles, encontrando mayor riqueza de especies de reptiles en fragmentos más grandes con respecto a los pequeños.

Con base en los estudios citados anteriormente, nuestros resultados sugieren que ambas microcuencas presentan una riqueza de reptiles importante y esto puede estar relacionado a que el estudio fue llevado a cabo en áreas cercanas a ríos, donde se ha documentado que la vegetación riparia dentro de una matriz de selvas secas, juega un papel importante en el mantenimiento del ecosistema, aportando sitios de refugio para numerosas especies de fauna asociada (García, 2006; García y Cabrera, 2008; García, 2010; Suazo-Ortuño et al., 2011) y, por lo tanto, alberga considerable diversidad de especies de herpetofauna.

Composición de especies. Se ha mencionado que la depresión central de Chiapas alberga una alta diversidad de herpetofauna, registrándose un total de 65 especies de reptiles para esta zona (García, 2006; García et al., 2007). De éstas, en nuestro estudio se adicionan 2 registros de especies de serpientes como *Spilotes pullatus* y *Atropoides mexicanus*, que en el caso de ésta última especie, se encontró en los límites de selva seca y bosque de encino. El estudio de Hidalgo (2008) en el PNCS, el cual es parte de la ecorregión depresión central de Chiapas, agrega 5 registros adicionales a las especies que previamente García (2006) había registrado. Estas 5 especies: *Corytophanes hernandezii*, *Scincella gemmingeri*, *Scincella incertum*, *Xenosaurus grandis* y *Pseustes poecilonotus*, no fueron registradas en nuestro estudio.

Realizando un análisis por microcuenca, se observó que la diversidad de especies es muy similar entre ambas microcuencas; no obstante, en Copainalá se registró mayor riqueza de reptiles, 5 especies más que en Bombaná. Además, entre ambas microcuencas sólo se comparten 15 especies de reptiles, es decir, un 50%, y el resto de las especies que componen a cada microcuenca son distintas. En Copainalá se registraron 13 especies de reptiles diferentes a las encontradas en Bombaná, entre ellas están 5 especies de lagartijas: *C. elegans*, *I. iguana*, *Sceloporus melanorhinus*, *Norops tropidonotus*, *L. chicoasensis*. Estas especies están más asociadas a características que se presentan en la selva seca de esta zona, como son: áreas de acantilados y pendientes pronunciadas, hábitat

característicos para estas lagartijas, lo cual ha sido observado también por Castro-Franco y Bustos (2003), a excepción de *N. tropidonotus*, la cual fue encontrada en los límites de selva seca y bosque de encino.

En el caso de las serpientes, 7 especies fueron sólo encontradas en Copainalá, entre las cuales están *B. constrictor*, *Imantodes cenchoa*, *Masticophis mentovarius* y *S. pullatus*, las cuales, además, no fueron encontradas en el trabajo de Hidalgo (2008) del PNCS. Los requerimientos de cada una de estas especies hace difícil el explicar la presencia de éstas en Copainalá y no en Bombaná. No obstante, estas especies son de hábitos arborícolas que necesitan la presencia de cobertura forestal y sitios no perturbados. La selva seca de Copainalá es relativamente menos alterada que la de Bombaná, lo cual probablemente pueda estar afectando en términos de recursos alimentarios, etc., exceptuando a *M. mentovarius* que está más asociada a lugares abiertos y de cultivos agrícolas. Las otras especies de serpientes encontradas sólo en Copainalá y que también fueron registradas por Hidalgo (2008) en el PNCS son: *Epictia goudotii* y *L. bicolor*, que son de hábitos fosoriales, lo que las hace más difíciles de observar y registrarlas, aunque no necesariamente son especies raras. En el caso de *C. simus* por lo observado en el estudio, prefiere sitios de selva seca relativamente no alterados, y en nuestro estudio no fue registrada en sitios cercanos de población antropogénica. Bombaná es una zona que tiene selva seca relativamente más fragmentada y con mayor sitios de población humana.

Con respecto a Bombaná, se encontró una sola especie de lagartija que no estuvo presente en Copainalá, *Norops laeviventris*, la cual se registró en los límites de selva seca con bosque de encino. En cuanto a serpientes, fueron 7 que se presentaron solamente en Bombaná, entre las

cuales destacan. *Leptodeira annulata*, *M. melanolomus* y *Trimorphodon biscutatus* que son especies que se asocian a cuerpos de agua. En la microcuenca Bombaná los cuerpos de agua, donde se registraron estas especies, son ríos con un cauce menor al río Grijalva que cruza la microcuenca Copainalá, son más estrechos y prácticamente son arroyos que van a desembocar al río Grijalva y lo que se observó en el presente estudio, fue que estas especies están más asociadas a arroyos como los que se presentan en Bombaná. La especie de nauyaca *A. mexicanus* fue registrada en una zona límite de selva seca con bosque de encino y con una altitud de 1 027 m. El resto de las especies de serpientes que se encontraron solamente en Bombaná fueron *Drymarchon melanurum*, *Tropidodipsas fasciatus* y *M. browni*, las cuales son altamente probable que puedan encontrarse en Copainalá, dado que son especies que tienen una distribución más amplia, Hidalgo (2008) también las registró en el PNCS.

Abundancia relativa. El patrón de abundancia fue muy similar en las 2 microcuencas, lo cual se observa visualmente en las pendientes que presentan las gráficas (Fig. 3). Básicamente son las mismas especies dominantes en las 2 zonas, siendo todas especies de lagartijas (*A. deppii*, *B. vittatus*, *S. glaucus*, *N. unilobatus* y *S. variabilis*). No obstante, el orden de cuál fue la especie más abundante es diferente, en el caso de Copainalá *A. deppii* fue la especie más abundante, mientras que en Bombaná, esta especie es la quinta más abundante. En contraste, en Bombaná la especie más abundante fue *N. unilobatus* ocupando el cuarto lugar en Copainalá. Comparando las especies de reptiles abundantes encontradas en el PNCS, éstas son un tanto diferentes, dado que *S. glaucus* no fue una especie abundante en el parque, de hecho es de las menos abundantes (Hidalgo, 2008). Mientras que *S. variabilis*,

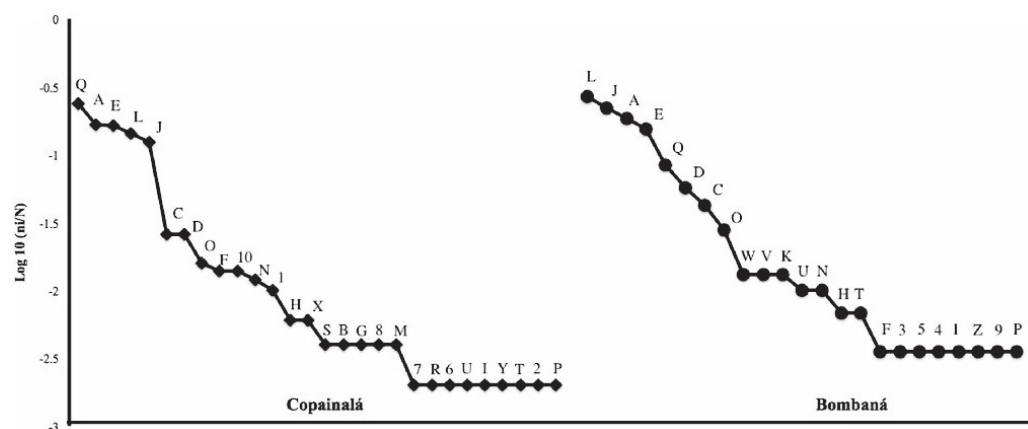


Figura 3. Curvas de rango-abundancia de las especies de reptiles para las 2 microcuencas: Copainalá (rombos negros) y Bombaná (círculos cerrados). Las letras y números son los códigos asignados a las especies que están en el cuadro 1.

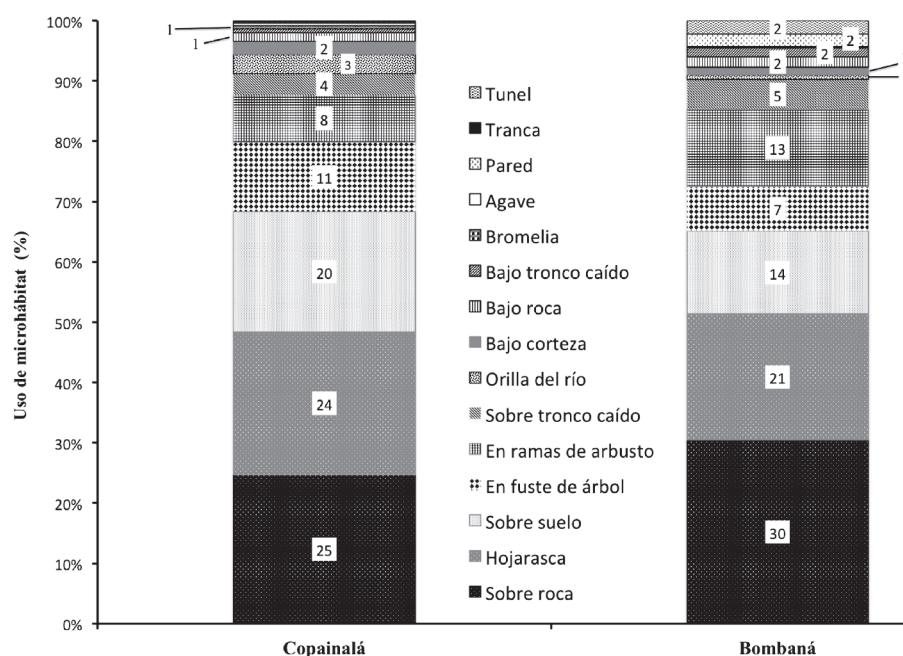


Figura 4. Uso de microhábitat de las especies de reptiles en cada microcuenca. Los números en las barras indican el porcentaje del uso de microhábitat de las especies de reptiles por cada categoría.

A. deppii y *B. vittatus* sí están dentro de las 5 especies dominantes que menciona Hidalgo (2008) en su trabajo. En general, las especies abundantes registradas en nuestro estudio son abundantes en una gran diversidad de hábitats y consideradas como especies generalistas (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005; Urbina-Cardona et al., 2006; Hidalgo, 2008; Martín-Regalado et al., 2011), a excepción de *S. glaucus*. Esta especie se encuentra sujeta a protección especial por la Nom-059-Semarnat-2010 y aparentemente es poco común; sin embargo, en nuestro trabajo se encontró dentro de las 5 especies abundantes. Además, fue encontrada en una gran variedad de microhábitats, que van desde los terrestres hasta los arborícolas, siendo mayormente abundante en los microhábitat terrestres como hojarasca y sobre roca.

En lo que se refiere a especies poco comunes, en ambas microcuencas se registraron entre 8 y 9 especies para Copainalá y Bombaná, respectivamente, la mayoría fueron especies de serpientes. Generalmente, las serpientes son más difíciles de observar y ubicar, debido a sus hábitos discretos y escurridizos. Sin embargo, las abundancias de las especies tiende a cambiar si se aplica mayor esfuerzo de muestreo o aplicando diferentes métodos de muestreo que complementen la búsqueda directa (Urbina-Cardona y Reynoso, 2005).

Uso de microhábitat. Con respecto al uso de microhábitat, ambas microcuencas presentan gran diversidad de ellos,

siendo que la mayor parte de los reptiles que habitan en ambas zonas son de microhábitat terrestre, utilizando principalmente “sobre roca”, “hojarasca” y “sobre suelo”, además, cerca de un 20% de los reptiles también está usando microhábitat arborícolas, como son fuste de árboles y ramas de arbustos (Fig. 4). En el estudio de Martín-Regalado (2011) también se menciona que se encontró que la mayoría de las especies que registró en selva seca utilizan mayormente el microhábitat terrestre.

Implicaciones de conservación. Nuestro estudio es un alcance sobre el entendimiento de la diversidad de especies de reptiles en un paisaje con selva seca en el estado de Chiapas, con cierto grado de alteración (Inegi, 2000). La cantidad de especies de reptiles que alberga es considerable y, por lo tanto, sugiere que como hábitats alterados pueden mantener un importante número de especies de fauna. El 30% de las especies de reptiles registradas en nuestro estudio, se encuentran en alguna categoría de riesgo. Cabe señalar que la zona limita al sur con el PNCS, el cual también alberga gran cantidad de especies de reptiles, por lo que las microcuencas Copainalá y Bombaná podrían funcionar como un corredor de especies de reptiles entre toda la región prioritaria llamada La Chacona - Cañón del Sumidero (Arriaga et al., 2000) y el corredor biológico Laguna Bélgica - Sierra El Limón - Cañón del Sumidero (Arizmendi y Márquez, 2000). Estudios futuros deben poner atención en documentar la diversidad de reptiles

en diferentes zonas de selva seca a lo largo del estado de Chiapas y evaluar el papel de estos sitios para el mantenimiento de esta diversidad, dado que gran parte de selva seca no está bien representada en áreas naturales protegidas.

Agradecimientos

De manera muy especial a las personas que facilitaron nuestro trabajo en campo y permiso para acceder a sus propiedades: don Heraclio Juárez Orantes y don Pablo González López. A Ever Vázquez Pérez y David Bonilla por su ayuda en el trabajo de campo, así como a Yasminda García del Valle. Los autores agradecen el apoyo financiero otorgado por la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas y la Comisión Federal de Electricidad, en especial a Lidia Vázquez Hernández y Horacio Rodríguez López por sus atenciones. Adrián Sarabia Rangel por la elaboración de la figura 1. A Juan Carlos Windfield y Aaron T. Dossey por las observaciones hechas al manuscrito. A los 2 revisores anónimos por las valiosas correcciones y comentarios que mejoraron sustancialmente el manuscrito.

Literatura citada

- Arizmendi, M. C. y L. Márquez-Valdelamar. 2000. Áreas de importancia para la conservación de las aves en México. Cipamex, México, D. F. 440 p.
- Arriaga, L., J. M. Espinoza, C. Aguilar, E. Martínez, L. Gómez y E. Loa (eds.). 2000. Regiones terrestres prioritarias de México. Escala de trabajo 1:1 000000. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México, D. F.
- Bezaury, J. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano en el contexto mundial. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. C. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de cultura económica. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. p. 21-31.
- Bruce, J. 1986. Amphibians and reptiles. *In* Inventory and monitoring of wildlife habitat, A. Y. Cooperrider, R. J. Boyd y H. R. Stuart (eds.). U.S. Department of the Interior, Bureau of Land Management, Service Center, Denver. p. 267-290.
- Carvajal-Cogollo, J. E. y J. N. Urbina-Cardona. 2008. Patrones de diversidad y composición de reptiles en fragmentos de bosque seco tropical en Córdoba, Colombia. *Tropical Conservation Science* 1:397-416.
- Castro-Franco, R. y M. G. Z. Bustos. 2003. Lagartijas de Morelos, México: Distribución, hábitat y conservación. *Acta Zoología Mexicana* 88:123-142.
- Ceballos, G. y A. García. 1995. Conserving neotropical biodiversity: the role of dry forest in México. *Conservation Biology* 9:1349-1356.
- Ceballos, G., A. García, I. Salazar y E. Espinoza. 2010. Conservación de los vertebrados: Patrones de distribución, endemismos y vulnerabilidad. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. C. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de cultura económica. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. p. 369-386.
- Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. User's Guide and application published, <http://purl.oclc.org/estimates>; última consulta: 12.IX.2012.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1995. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *In* Biodiversity: measurement and estimation, D. L. Hawksworth (ed.). The Royal Society, Chapman & Hall. Londres. p. 101-118.
- Comisión Federal de Electricidad (CFE) y Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. 2011. Proyecto Hidrológico Chicoasén II. Manifestación de Impacto Ambiental Regional. Tuxtla Gutiérrez. 452 p.
- Comisión Nacional del Agua (CNA). 2009. Servicio Meteorológico Nacional. Datos de precipitación y temperatura media anual. Estaciones Meteorológicas Copainalá y Chicoasén II.
- Comisión Nacional del Agua (CNA). 1998. Cuencas Hidrológicas. Escala 1:250000. México.
- Duellman, W. E. 1987. Lizards in an Amazonian rain forest community: resource utilization and abundance. *National Geographic Research* 3:489-500.
- Fernández-Badillo, L. y I. G. Goyenechea-Mayer. 2010. Anfibios y reptiles del valle del Mezquital, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:705-712.
- Fitzgerald, L. A. 2012. Finding and capturing reptiles. *In* Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring, R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (eds.). University of California Press, Los Ángeles. p. 77-80.
- García, A. 2006. Using ecological niche modeling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25-46.
- García, A. 2010. Reptiles y anfibios. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. C. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de cultura económica. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México, D. F. p. 165-178.
- García, A. y A. Cabrera-Reyes. 2008. Estacionalidad y estructura de la vegetación en la comunidad de anfibios y reptiles de Chamela, Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana* 24:91-115.
- García, A., H. Solano-Rodríguez y O. Flores-Villela. 2007. Patterns of alpha, beta and gamma diversity of the herpetofauna in Mexico's Pacific lowlands and adjacent interior valleys. *Animal Biodiversity and Conservation* 30.2:169-177.
- Gaviño, G., C. Juárez y H. Figueroa. 1977. Técnicas biológicas

- selectas de laboratorio y de campo. Limusa, México, D. F. 251 p.
- Gray-Lovich, K. y R. E. Lovich. 2012. Describing microhabitats. *In* Reptile biodiversity: standard methods for inventory and monitoring, R. W. McDiarmid, M. S. Foster, C. Guyer, J. W. Gibbons y N. Chernoff (eds.). University of California Press, Los Ángeles. p. 53-55.
- Heyer, R. W., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. Hayek y M. S. Foster. 1994. Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 409 p.
- Hidalgo, J. A. 2008. Diversidad de reptiles del Parque Nacional Cañón del Sumidero, Chiapas, México. Tesis, Escuela de Biología. Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez. 194 p.
- Inegi (Instituto nacional de estadística y geografía) 2000. Carta de uso de suelo y vegetación. Inventario Nacional Forestal. Escala 1:250000.
- IUCN (Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza) 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.1. <http://www.iucnredlist.org>; última consulta: 19.III.2012.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. *In* Biodiversity, E. O. Wilson y F. M. Peters (eds.). National Academy Press, Washington, D. C. p. 130-137.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science, Malden. 256 p.
- Martín-Regalado, C. N., R. M. Gómez-Ugalde y M. E. Cisneros-Palacios. 2011. Herpetofauna del Cerro Guiengola, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Zoológica Mexicana* 27:359-376.
- Moreno, C. E. y G. Halffter. 1999. Assessing the completeness of bat biodiversity inventories using species accumulation curves. *Journal of Applied Ecology* 37:1-13.
- Pérez-Farrera, M. A. y E. Espinoza. 2010. Depresión central-Comalapa, Chiapas. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. C. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de cultura económica. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México, D. F. p. 543-547.
- Pisani, G. R. y J. Villa. 1974. Guía de técnicas para la preservación de anfibios y reptiles. Society for the study of amphibians and reptiles. *Circular Herpetológica* 2:1-24.
- Reyna-Álvarez, J., I. Suazo-Ortuño y J. Alvarado-Díaz. 2010. Herpetofauna del Municipio de Huetamo, Michoacán, México. *Biológicas* 12:40-45.
- Reyna, O. F., I. T. Ahumada, y O. H. Vázquez. 2007. Anfibios y reptiles del bosque La Primavera. Guía ilustrada. Universidad de Guadalajara, Gobierno del estado de Jalisco, Secretaría de desarrollo rural-Dirección general forestal y sustentabilidad. Guadalajara. 125 p.
- Reynoso, V. H., R. Paredes-León y A. González-Hernández. 2011. Anfibios y reptiles de Chiapas con comentarios sobre los reportes y estudios de diversidad herpetofaunística en la región, su endemismo y conservación. *In* Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica, F. Álvarez (ed.). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 459-509.
- Semarnat, 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 de 2010, Segunda Sección, México.
- Soberón, M. J. y J. B. Llorente. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7:480-488.
- Suazo-Ortuño, I., J. Alvarado-Díaz y M. Martínez-Ramos. 2011. Riparian areas and conservation of herpetofauna in a tropical dry forest in western Mexico. *Biotropica* 43:237-245.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. C. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de cultura económica. Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad. México, D. F. p. 41-51.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94:33-142.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2048.
- Urbina-Cardona, J. N., M. Olivares-Pérez y V. H. Reynoso. 2006. Herpetofauna diversity and microenvironment correlates across a pasture-edge-interior ecotone in tropical rainforest fragments in the Los Tuxtlas Biosphere Reserve of Veracruz, Mexico. *Biological Conservation* 132:61-75.
- Urbina-Cardona, N. y V. H. Reynoso. 2005. Recambio de anfibios y reptiles en el gradiente potrero-borde-interior en Los Tuxtlas, Veracruz, México. *In* Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades Alfa, Beta y Gamma, G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México, Sociedad Entomológica Aragonesa, Grupo Diversitas-México, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. México. Zaragoza. p. 191-207.
- Vite-Silva, V. D., A. Ramírez-Bautista y U. HERNÁNDEZ-SALINAS. 2010. Diversidad de anfibios y reptiles de la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztlain, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81:473-485.



Mamíferos terrestres de la península de Yucatán, México: riqueza, endemismo y riesgo

Terrestrial mammals of the Yucatán Peninsula, Mexico: richness, endemism and risk

Javier Enrique Sosa-Escalante^{1✉}, Juan Manuel Pech-Canché², M. Cristina MacSwiney³ y Silvia Hernández-Betancourt⁴

¹Centro para la Gestión de la Sustentabilidad, Calle 78, No. 578 entre 13-1 y 128 (Mérida 2000), 97217 Mérida, Yucatán, México.

²Facultad de Ciencias Biológico-Agropecuarias Región Tuxpan, Universidad Veracruzana, Km 7.5 Carretera Tuxpan-Tampico, Col. Universitaria, 92850 Tuxpan, Veracruz, México.

³Centro de Investigaciones Tropicales, Universidad Veracruzana, Ex-hacienda Lucas Martín s/n, Col. Periodistas, 91019 Xalapa, Veracruz, México.

⁴Departamento de Zoología, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad Autónoma de Yucatán, Apartado postal 4-116, Itzimná, 97285 Mérida, Yucatán, México.

✉ jeseara@prodigy.net.mx

Resumen. Se presenta un análisis de la bibliografía publicada en 110 años (1900 a 2010) sobre los mamíferos terrestres de la península de Yucatán y la composición de especies reconocida para Campeche, Yucatán y Quintana Roo, así como su endemidad y estado de conservación. Se consideran las referencias publicadas en revistas científicas periódicas, libros y capítulos de libros. Se elaboró una base de datos que incluye: autor, año, década, taxón, entidad federativa, tema principal y nacionalidad del autor de la literatura revisada. No se incluyen especies marinas, extintas, introducidas y domésticas. Se identifican las especies endémicas a la región, México y Mesoamérica, así como su categoría de riesgo nacional e internacional. El registro total de referencias fue de 633, la mayoría de Yucatán. Los murciélagos fueron el orden más estudiado. Los temas más abordados fueron taxonomía y filogenia, y la mayor producción ha sido extranjera. Se documentaron 123 especies en la península, Quintana Roo 108, Campeche 103 y Yucatán 100, 34 endémicas y 41 en riesgo. Se detectaron vacíos de información sobre los mamíferos terrestres en diferentes temáticas y se identificó la necesidad de estimular estudios detallados que amplíen el conocimiento de éstos en la península de Yucatán.

Palabras clave: mastozoología, Campeche, Quintana Roo, lista sistemática.

Abstract. In this study we present an analysis of the published literature in 110 years (1900-2010) on terrestrial mammals of the Yucatán Peninsula and the composition of species known to Campeche, Yucatán and Quintana Roo, its endemism and conservation status. We considered references published in journals, books and book chapters. We created a database that included the author, year, decade, taxa, state, theme and nationality of the author, among others of the revised literature. This work does not include marine species, extinct, introduced, and domestic ones. We identify the endemic species of the region, Mexico and Mesoamerica, and their risk category both at national and international level. We recorded a total of 633 references, most from Yucatán. Bats were the most studied order. The topics mostly studied included the taxonomy and phylogeny and the majority of the scientific production has been produced by foreigners. We documented 123 species in the peninsula, 108 Quintana Roo, 103 Campeche and 100 in Yucatán, 34 endemic and 41 at conservation risk. Information gaps are detected on this group in different disciplines and we identified the need for detailed studies that expand the understanding of this group in the Yucatán Peninsula.

Key words: mammalogy, Campeche, Quintana Roo, systematic list.

Introducción

La información sobre los mamíferos terrestres de México es numerosa y variada. A pesar de que los avances en su conocimiento han sido valorados (Ramírez-Pulido y

Britton, 1981; Ramírez-Pulido y Mudespacher, 1987; Arita y León-Paniagua, 1993; Ceballos et al., 2002), existen pocos esfuerzos por recopilar la información en obras sintéticas de fácil acceso que incluyan un análisis de las publicaciones concernientes a los mamíferos de México (Gómez y Terán, 1981; Guevara-Chumacero et al., 2001).

A nivel nacional se han descrito patrones de riqueza, endemismo y el estado de conservación de este grupo

Recibido: 12 septiembre 2012; aceptado: 16 abril 2013

de vertebrados (Arita, 1993; Ceballos y Rodríguez, 1993; Flores-Villela y Gerez, 1994; Fa y Morales, 1998), lo cual ha favorecido el conocimiento de las cifras totales de especies de mamíferos terrestres nativos de México como alternativa a la demanda histórica de contar con inventarios biológicos (Cervantes et al., 1994).

Los listados faunísticos han sido de gran utilidad como punto de referencia en el trabajo de campo y de laboratorio, así como en aspectos sobre el conocimiento y conservación de los mamíferos, pues representan información básica para la toma de decisiones (Cervantes et al., 1994). Sin embargo, a escala regional, el número de especies registrada para cada entidad federativa cambia frecuentemente, debido a la publicación de nuevos registros, la descripción de nuevas especies y los cambios taxonómicos y de nomenclatura. Esto muestra la importancia de actualizar periódicamente las compilaciones existentes y, sobre todo, producir las regionales y estatales que sean accesibles al público en general.

Si bien existen publicaciones de las que se puede extraer la composición de especies de mamíferos presente en las Provincias Biogeográficas y estados de la República (Hall, 1981; Ramírez-Pulido et al., 1996, 2005; Villar-Ramírez y Cervantes, 2003; Ceballos y Oliva, 2005), que hacen referencia a una fuente de consulta especializada de tipo taxonómico e incluso a ejemplares colectados en territorio mexicano y depositados en colecciones nacionales e internacionales (López-Wilchis y López-Jardines, 1998, 1999, 2000; Lorenzo et al., 2006, 2012), aún son comunes los problemas que se presentan debido a la falta de acceso a la literatura sobre un tema de estudio, ya que las publicaciones se encuentran principalmente en revistas extranjeras, en otros idiomas e inaccesibles por su rareza o elevado costo de suscripción.

Los inconvenientes son mayores cuando investigadores, profesores o estudiantes se inician en el estudio de los mamíferos de alguna región determinada, o bien, necesitan conocer lo que existe en su área de trabajo. Más aún, puede provocar imprecisiones cuando se requiere priorizar sobre determinadas líneas de investigación, las necesidades de una zona y, en muchos casos, promueve la duplicación de esfuerzos e ineficiencia al otorgar subsidios financieros. Lo anterior se manifiesta en muchas regiones del país, en particular, en la península de Yucatán.

En el presente estudio se realizó un análisis de la bibliografía publicada en 110 años (1900 a 2010) sobre los mamíferos terrestres de la península de Yucatán, con el objeto de facilitar el estudio de los mamíferos terrestres en la región, impulsar el desarrollo de la mastozoología en el sureste de México, detectar vacíos e identificar necesidades acordes con las condiciones de la península. Además, se presenta la composición de especies de

mamíferos terrestres para Campeche, Yucatán y Quintana Roo, así como su endemidad y estado de conservación. Se espera estimular el estudio e investigación detallada de la diversidad de mamíferos terrestres de la península de Yucatán.

Materiales y métodos

Investigación mastozoológica. La bibliografía se obtuvo en bibliotecas nacionales y extranjeras, mediante el contacto directo con investigadores e instituciones, y a través de revisiones de bases de datos: Current Contents, Zoological Abstract, Zoological Records, ISI Web of Science, JSTOR, Scielo y Directory of Open Access Journals. Los trabajos de Gómez y Terán (1981), Hall (1981), Ramírez-Pulido et al. (1983, 1996, 2005), Ceballos et al. (2005) y Ceballos y Oliva (2005) contribuyeron de manera notable al conocimiento sobre las referencias de cada especie y evitaron la duplicación de información y esfuerzo.

Se consideró: 1) mamíferos terrestres voladores y no voladores; 2) información publicada en revistas periódicas, la serie Mammalian Species, libros y capítulos de libros; 3) bibliografía publicada a partir de muestreos o generada mediante el análisis de ejemplares depositados en colecciones nacionales o extranjeras, o que la fuente original indicara localidades de los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo; 4) referencias publicadas entre 1900 y 2010; 5) se excluyeron resúmenes, memorias de congresos, simposios, reuniones, informes internos o externos, tesis o similares.

La información contenida en las referencias se organizó en fichas bibliográficas vertidas originalmente en un procesador de texto convencional y, posteriormente, capturadas en una base de datos del programa File Maker Pro Versión 5.5v1, 1984-2001 (File Maker Inc.). De cada referencia se incluyó un resumen del contenido.

Las publicaciones se ubicaron geográficamente con base en el estado o los estados de la península de Yucatán que hicieran referencia, incluyendo combinaciones entre los mismos: Campeche y Yucatán, Campeche y Quintana Roo, Yucatán y Quintana Roo. Los trabajos que incluyeron localidades de los 3 estados, se contabilizaron para toda la península.

Las referencias se agruparon por año y década, por número y de forma simple acumulada. Cuando una referencia tenía más de un autor, pero todos del mismo país de origen, se consideró como nacional (mexicano) o extranjero, según correspondiera. Sin embargo, cuando una publicación presentó una combinación de autores nacionales y extranjeros, ésta fue clasificada considerando el origen del primer autor. Cada trabajo publicado se ubicó en un tema principal de acuerdo con su contenido con base

en lo propuesto por Carleton et al. (1993) y la reagrupación temática siguiendo a Guevara-Chumacero et al. (2001).

Las publicaciones de Mammalian Species sobre mamíferos con distribución en la península de Yucatán, se analizaron independientemente del resto de las citas de acuerdo con Guevara-Chumacero et al. (2001). Se realizó un análisis sobre la cantidad de los fascículos publicados por año y década, la nacionalidad del autor o de los autores y el taxón referido, sin que en ningún campo fuera contabilizado en el global de las referencias.

Lista sistemática de los mamíferos terrestres de la península de Yucatán. Este trabajo considera los cambios históricos taxonómicos y de nomenclatura de los mamíferos de México con distribución en la península de Yucatán. La nomenclatura sigue la propuesta a nivel mundial por Wilson y Reeder (2005), con algunas excepciones consideradas por Villa-Ramírez y Cervantes (2003), Ceballos et al. (2005) y Ramírez-Pulido et al. (2005) para las especies mexicanas. Se excluyen especies marinas (Cetáceos, Sirénidos, Otáridos y Fósidos), extintas, introducidas (*Mus musculus*, *Rattus norvegicus* y *R. rattus*) y domésticas con poblaciones silvestres (perros y gatos).

Desde el punto de vista legal, las especies y subespecies endémicas son las reconocidas en la Nom-059-Semarnat-2010 (Semarnat, 2010). Adicionalmente, con el propósito de caracterizar mejor el endemismo en la región, se incluyeron las especies endémicas de México y Mesoamérica con distribución en la península de Yucatán según lo señalado por Ceballos et al. (2005). El estado de conservación incluye las categorías de riesgo establecidas por la normativa mexicana (Semarnat, 2010) y las especies catalogadas en peligro de extinción que pueden ser afectadas por el comercio ilegal (Cites, 2012).

Complementariamente, se revisó el acervo biológico depositado en las Colecciones Mastozoológicas del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM), de la Facultad de Ciencias de la UNAM, de la Universidad Autónoma Metropolitana (UAM) Unidad Iztapalapa, de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN), de El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) Unidades San Cristóbal de Las Casas y Chetumal, así como del Campus de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Yucatán. Las compilaciones realizadas por López-Wilchis y López-Jardines (1998, 1999, 2000) fueron relevantes para ubicar ejemplares colectados en la península de Yucatán que están depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá. La revisión de colecciones científicas permitió relacionar colectas citadas en las referencias bibliográficas y asignar la distribución de las especies en cada estado de la península de Yucatán.

Resultados

Investigación mastozoológica. En total se registraron 633 referencias publicadas entre 1900 y 2010 sobre los mamíferos terrestres de la península de Yucatán. El mayor número de publicaciones exclusivas para un solo estado, se registró en Yucatán con 216 y el menor en Quintana Roo con 92; mientras que 133 referencias abarcaron localidades de los 3 estados de la península de manera simultánea. De forma anidada, todas las publicaciones que incluyen determinado estado, se observó el mismo patrón, ya que Yucatán registró 424 referencias, Campeche 290 y Quintana Roo 280 (Fig. 1).

Durante el periodo de estudio (1900-2010), en la península de Yucatán se cuenta con 4 759 registros de mamíferos distribuidos en 490 localidades, siendo el estado de Yucatán el más estudiado con 2 501 registros en 207 localidades, seguido de Quintana Roo con 1 192 registros en 166 localidades y Campeche con 1 066 registros en 117 localidades (Fig. 2).

El orden Chiroptera fue el más estudiado en la península de Yucatán con 197 publicaciones (31%), seguido del Rodentia con 107 (17%) y Carnívora con 69 (11%). Los órdenes menos estudiados son Cingulata y Lagomorpha con 4 y 3 publicaciones cada uno y Pilosa que únicamente registró 1 referencia. Del total de las publicaciones, 21% realizaron estudios concernientes a mamíferos pertenecientes a más de un orden taxonómico (Fig. 3).

El número de publicaciones mastozoológicas en la península de Yucatán presenta 2 grandes periodos: el

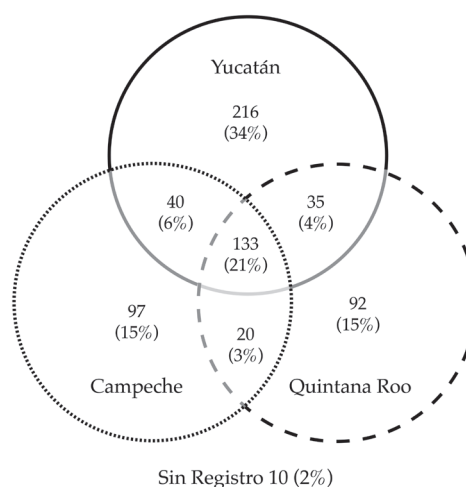


Figura 1. Diagrama del número y porcentaje de las referencias publicadas de los mamíferos terrestres por estado en la península de Yucatán, durante el periodo 1900-2010. Total de publicaciones 633.



Figura 2. Ubicación geográfica de las localidades de registro de los mamíferos terrestres de la península de Yucatán, durante el periodo 1900-2010.

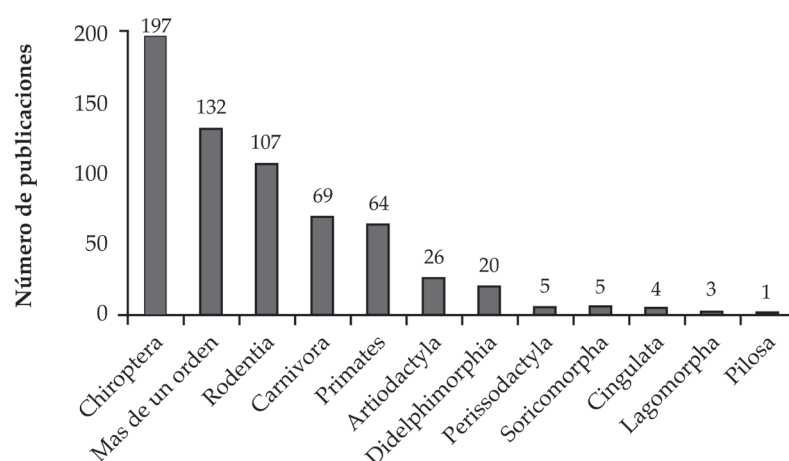


Figura 3. Número de referencias publicadas por orden de los mamíferos terrestres en la península de Yucatán, durante el periodo 1900-2010.

primero de 1900 a 1950, con el 13% de las citas y 2 descensos entre 1910-1930 y 1940-1950. El segundo de 1951 a 2010, con el 87% de las referencias y con un ascenso continuo en la producción de artículos. Las décadas que registraron el menor número de trabajos fueron los años veinte y cuarenta, con el 1 y 2% con respecto al total, respectivamente; mientras que el mayor se presentó en la última década del siglo XX (18%) y en la primera del siglo XXI (42%) (Fig. 4a).

Del total de los trabajos, 332 (52%) han sido publicados sólo por autores extranjeros, 204 (32%) sólo por mexicanos y 97 (15%) en coautoría entre personas de ambos orígenes. Dentro éste último grupo, en 62 (64%) referencias el primer autor ha sido mexicano y en 35 (36%) extranjero. En todo el periodo de estudio, la mayoría de los trabajos (429= 68%) se publicaron con participación extranjera. Antes de 1950, la participación de mexicanos era marginal y el número de referencias publicadas por autores extranjeros

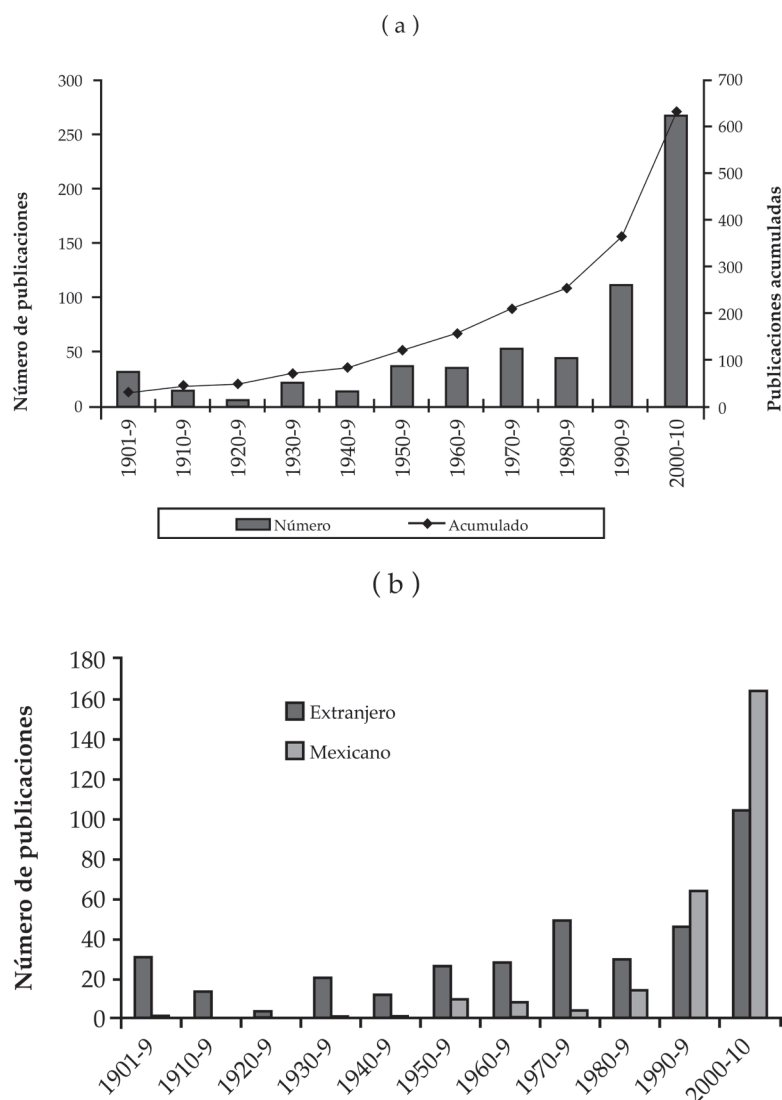


Figura 4. Número de publicaciones sobre los mamíferos terrestres en la península de Yucatán por década (a) y por origen de los autores y coautores (b), durante el periodo 1900-2010.

fue mayor hasta la década de los ochenta. A partir de 1990 la situación se invierte, ya que el número de trabajos por mexicanos inicia a ser superior que los publicados por extranjeros (Fig. 4b).

Los temas más abordados son la taxonomía y filogenia con 217 referencias (34%) y distribución con 143 (23%), mientras que los aspectos reproductivos y de colecciones son los menos estudiados con 15 (2%) y 11 (1.7%) publicaciones, respectivamente. Las publicaciones relativas a la conservación y ecología representan el 9 y 7% del total, respectivamente (Fig. 5).

En total, la revista *Mammalian Species* ha incluido 70 publicaciones que hacen referencia a igual número de

especies con distribución en la península de Yucatán, de las cuales, 46 (66%) nombran localidades de registro para Campeche, Yucatán y Quintana Roo. Entre 1980 y 1989 se publicaron el mayor número de fascículos (34), y de 1970 a 1979 el menor (2), siendo los años de mayor producción 1989 y 1995 (8 y 6, respectivamente); la mayoría han sido publicados por extranjeros (53= 76%) y el orden más abordado fue Chiroptera (40= 57%) (Fig. 6).

Lista sistemática de los mamíferos terrestres de la península de Yucatán. El análisis detallado de las publicaciones realizadas de 1900 a 2010, arroja una lista de 123 especies de mamíferos terrestres con distribución en la península de Yucatán, comprendidas en 89 géneros, 27

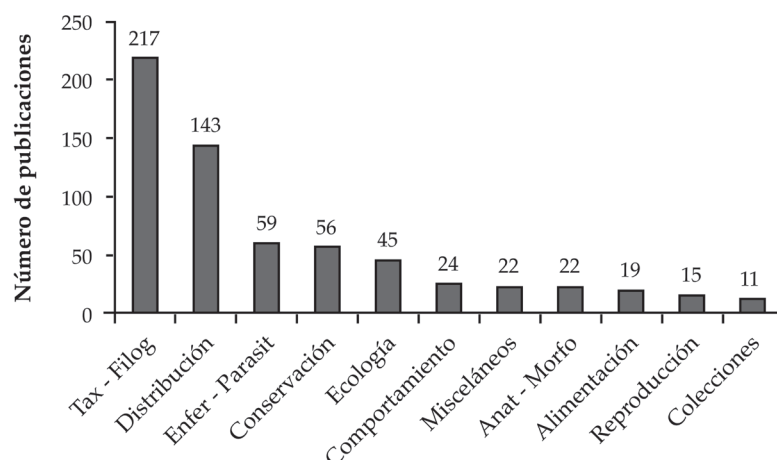


Figura 5. Número de publicaciones sobre los mamíferos terrestres en la península de Yucatán por tema abordado, durante el periodo 1900-2010.

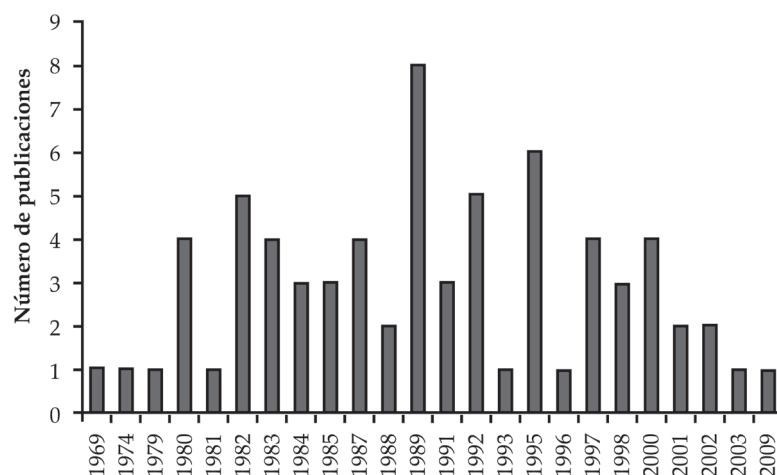


Figura 6. Número de fascículos monográficos publicados en Mammalian Species sobre los mamíferos terrestres en la península de Yucatán, desde el inicio de la serie monográfica en 1969 hasta 2010.

subfamilias, 29 familias, 8 subórdenes y 11 órdenes. Los órdenes con mayor número de especies son el Chiroptera (64) y Rodentia (20), que juntos representan el 68% de la mastofauna, siendo los murciélagos filostómidos y los pequeños roedores cricétidos, los más representativos con 28 y 12 especies, respectivamente. En contraparte, los Órdenes Cingulata, Soricomorpha y Perissodactyla sólo están representados por *Dasyus novemcinctus*, *Cryptotis mayensis* y *Tapirus bairdii*, respectivamente (Apéndice).

El estado con el mayor número de mamíferos registrados es Quintana Roo con 108 especies, seguido de Campeche con 103 y Yucatán con 100. El 70% (86 especies) han sido registrados en los 3 estados, el 13% (16 especies) en 2 y el 17% (21 especies) sólo en 1. Por categoría

taxonómica, la mayor diferencia se registró en el número de géneros, ya que de los 89 presentes en la península, 81 están en Quintana Roo, 78 en Campeche y 77 en Yucatán. Cinco géneros sólo han sido registrados en Yucatán (*Cyclopes*, *Tylomys*, *Macrotus*, *Promops* y *Canis*), 4 en Quintana Roo (*Diclidurus*, *Rhynchonycteris*, *Platyrrhinus* y *Tadarida*) y 2 en Campeche (*Diaemus* y *Vampyressa*) (Apéndice).

De las 123 especies de mamíferos registradas en la península de Yucatán, 33 son uniespecíficas (no tienen subespecies). Sin embargo, en la lista sistemática (Apéndice) se presentan 12 adicionales registradas a nivel específico (*Cyclopes didactylus*, *Peromyscus yucatanicus*, *Oryzomys melanotis*, *Tylomys nudicaudus*, *Sylvilagus brasiliensis*,

Saccopteryx bilineata, *Eumops underwoodi*, *Tadarida brasiliensis*, *Eptesicus fuscus*, *Lasiurus ega*, *Rhogeessa parvula* y *Mazama americana*), ya que a pesar de tener subespecies, éstas no fueron asignadas por los autores. El resto de las especies son politípicas con un total de 87 subespecies con distribución en la península.

De acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010, 5 mamíferos son considerados endémicos, también catalogadas en riesgo y exclusivas de la isla de Cozumel, Quintana Roo y la isla del Carmen, Campeche. Veintitrés especies son consideradas endémicas a Mesoamérica y 6 a México. Además, en la península se distribuyen 41 especies y subespecies catalogadas en riesgo por la normativa mexicana, de las cuales 8 están sujetas a protección especial, 20 amenazadas y 13 en peligro de extinción. Doce especies están incluidas en los Apéndices I y II de la Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas (Cites, por su siglas en inglés) (Apéndice).

Discusión

La mastozoología en la península de Yucatán. La información integrada representa el conocimiento actual sobre la mastofauna de la península de Yucatán y se estima que el número de referencias registrado representa el 95% de la literatura producida relacionada con mamíferos en Campeche, Yucatán y Quintana Roo. A pesar de que se excluyeron los trabajos realizados antes de 1900 y después de 2010, los resultados representan lo más relevante de la información generada hasta la fecha.

El número total de referencias registrado en este trabajo ($n=633$; 110 años de 1900-2010), representa el 30% de lo contabilizado para todo el país en un intervalo de tiempo similar ($n=2\,129$; 105 años de 1890-1995) (Guevara-Chumacero et al., 2001). Esto se debe a que a nivel nacional la información fue generada cuando aún no transcurrían los 15 años de mayor producción de la mastozoología mexicana (1996-2010), y a que probablemente no se contabilizaron muchas publicaciones de cobertura regional (principalmente libros y capítulos de libro). Sin embargo, el número de publicaciones registrado para la península, proporciona una idea clara de su importancia en el estudio de los mamíferos de México.

La distribución espacial de los registros no ha sido uniforme, ya que históricamente se han realizado en lugares carismáticos o de importancia arqueológica, más que ecológica (por ejemplo, Chichen Itzá), así como en lugares de fácil acceso por la presencia de vías de comunicación terrestre (carreteras). A nivel regional se puede considerar que existen 3 grandes zonas en las cuales la presencia de registros de mamíferos es escasa: 1) la zona

norte de Campeche, 2) la zona central de Quintana Roo colindante con el sureste de Yucatán y 3) la franja costera del sur de Quintana Roo (Fig. 2).

En la península de Yucatán los grupos que han sido más estudiados son los murciélagos, roedores y carnívoros, patrón similar a lo registrado para todo México (Ramírez-Pulido et al., 2009). Los 2 primeros son los órdenes con mayor número de especies y los carnívoros no presentan graves problemas taxonómicos para la separación de especies, siempre han representado organismos carismáticos (especies bandera) y han sido uno de los grupos más vulnerables a las actividades del hombre, a tal grado, que actualmente representan el 28% de todos los mamíferos considerados en riesgo en la península de Yucatán (Semarnat, 2010).

Se observó una tendencia a un incremento acumulado en la producción científica de 1900 a 2010 al igual que a nivel nacional, acentuándose a partir de la década de 1950 (Guevara-Chumacero et al., 2001). De 1900 a 1949, los acontecimientos sociopolíticos en el mundo y el país, tuvieron efectos negativos en el número de publicaciones sobre mamíferos de México y en la península de Yucatán. En contra parte, durante la segunda mitad del siglo XX hubo una tendencia ascendente, que se explica principalmente por el aumento substancial del número de investigadores e instituciones con interés en la mastozoología y al incremento de las vías de comunicación. Hasta 1995 se habían registrado 197 referencias para Yucatán, 125 para Campeche y 95 para Quintana Roo, haciendo un total de 417 publicaciones (Guevara-Chumacero et al., 2001). De forma acumulada, este trabajo documenta aproximadamente el 88% de esa cifra hasta la década de los noventa y registra un incremento del 58% en los últimos 15 años.

Al igual que en todo México, los extranjeros prácticamente se encargaron de delinear el desarrollo de la mastozoología en la península de Yucatán (Ramírez-Pulido et al., 2009). Sin embargo, el liderazgo fue tomado por mexicanos provenientes de instituciones del centro del país y en los últimos 15 años por autores con residencia en la región.

El estudio de los mamíferos en Campeche, Yucatán y Quintana Roo ha estado centrado principalmente en temas de taxonomía, filogenia, distribución, enfermedades y parasitismo, situación que también ha prevalecido a nivel nacional (Guevara-Chumacero et al., 2001; Ramírez-Pulido et al., 2009). A partir de 1970, se observó una mayor diversificación en los temas abordados, ya que se publicaron con mayor frecuencia contribuciones de comportamiento, reproducción, alimentación, conservación y ecología. En los últimos 15 años se presentó un incremento notable de trabajos sobre los últimos 2 temas,

que en suma alcanzaron el 16% del total en 110 años. A nivel nacional, de 1990 a 1995 se registró un incremento de publicaciones con enfoques ecológicos, lo cual permitió obtener el 9% del total de 1880 a 1995, 2 puntos porcentuales más que lo registrado en la península de Yucatán de 1900 a 2010. En contraparte, los estudios sobre conservación en Campeche, Yucatán y Quintana Roo, representaron 8.4 puntos porcentuales más de lo registrado a nivel nacional con 0.6% (Guevara-Chumacero et al., 2001).

En la revista *Mammalian Species* hasta 1995 existían 206 contribuciones sobre mamíferos de México, publicados con una frecuencia irregular (la mayoría entre 1987-1995) y por autores extranjeros (91%) (Guevara-Chumacero et al., 2001). En comparación, en la península de Yucatán hasta 1995 existían 52 referencias (25%) de las reportadas a nivel nacional, en 24 de los 41 años (1969-2010) se incluyeron fascículos sobre especies con distribución en la región y la minoría fue publicada por autores mexicanos (17%). Si bien, en los últimos 15 años se incrementaron 18 artículos, de 2005 a 2010 únicamente fue publicada una referencia. La serie ha incluido 14 especies de las 34 consideradas con algún grado de endemismo y 17 de las 40 con alguna categoría de riesgo en la península (Ceballos et al., 2005; Semarnat, 2010).

Es necesario hacer esfuerzos para realizar investigaciones que incluyan la evaluación de la diversidad de mamíferos que albergan las Áreas Naturales Protegidas (federales, estatales, municipales y privadas), evaluar Zonas Prioritarias para la Restauración Ecológica que sean requeridas en los ordenamientos ecológicos territoriales; obtener información que permita la protección efectiva de formaciones clave para el mantenimiento de la biodiversidad regional; por ejemplo, cenotes, aguadas, lagunas, cavernas y petenes; prevenir los efectos adversos de especies invasoras y las consecuencias del cambio climático sobre los mamíferos silvestres, en especial los endémicos; verificar en campo posibles especies extirpadas; realizar estudios de autoecología sobre el estado de las poblaciones y proponer Normas Oficiales Regionales acordes con las condiciones económicas, sociales y ambientales de la península de Yucatán.

Los estudios de taxonomía, filogenia y distribución deben privilegiar la identificación y revisión de especies empleando técnicas moleculares y genéticas; la consolidación de las colecciones de mamíferos terrestres que existen en Campeche, Yucatán y Quintana Roo; y la confirmación de algunas especies registradas hace muchos años o las reportadas sólo una vez. Los avances en zoonosis hasta la fecha obtenidos, deben contribuir a la erradicación de las enfermedades de mayor prevalencia en la región, tanto en humanos como en animales domésticos,

o disminuir su incidencia a través de esquemas preventivos o mediante la generación de vacunas.

Los mamíferos no sólo deben ser las especies a las que se dirige el aprovechamiento, sino también tienen que ser incluidos como grupos parámetro en el monitoreo del estado de salud de los hábitats en donde se desarrollan esquemas legales como: Umas (Unidad de manejo para la conservación y aprovechamiento sustentable de la vida silvestre), sistemas agroforestales, unidades de manejo forestales, plantaciones comerciales, áreas de reforestación, entre otros, para evaluar realmente si están protegiendo la biodiversidad. El estudio de los mamíferos debe estimularse con la creación de una revista regional con alcances nacionales e internacionales, con la formación de asociaciones regionales, con la elaboración de un atlas o portal público a través de medios masivos electrónicos de las especies con distribución en la península, así como promover la participación social mediante acciones que muestren a las comunidades humanas, urbanas y rurales, la importancia de los mamíferos en la salud y economía cotidiana de las familias.

Lista sistemática de los mamíferos terrestres de la península de Yucatán. Las 123 especies de mamíferos terrestres registradas en la península de Yucatán, representan aproximadamente el 26 y 2% de la mastofauna terrestre reconocida para México y el mundo, respectivamente (Ceballos et al., 2005; Ceballos y Oliva, 2005; Ramírez-Pulido et al., 2005; Wilson y Reeder, 2005) y el 58% de las especies reportadas para la frontera sur del país, incluyendo Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo juntos (Lorenzo et al., 2008).

En México, los roedores son el orden con mayor número de especies; sin embargo, en la península de Yucatán el primer lugar lo ocupan los quirópteros, que representan aproximadamente el 47% de los murciélagos del país y el 52% del total de especies de la región, lo cual concuerda con lo descrito para escalas locales tropicales donde llegan a representar localmente hasta el 50% de las especies de mamíferos presentes (Patterson et al., 2003). El 8% de los roedores de México se distribuyen en la península (Ceballos y Oliva, 2005) con una escasa riqueza de cricétidos (12 especies), posiblemente debido a que las cadenas montañosas y la erupción de volcanes en la porción norte de Chiapas, han sido una barrera para muchas especies de ratones (Espinoza et al., 2006). Todos los primates de México están presentes en la región y sólo el Orden *Erinaceomorpha* está ausente (Ramírez-Pulido et al., 2005; Wilson y Reeder, 2005).

Las diferencias en el número de linajes filogenéticos se observa mejor a nivel de familias y géneros terrestres, ya que aproximadamente el 78 y 55%, respectivamente, de los que se reconocen para el país están presentes en la

península de Yucatán (Ceballos et al., 2005). La historia biogeográfica de la región ha configurado la composición de la mastofauna actual, pues se distribuyen tanto familias de origen Neártico; por ejemplo, Sciuridae, Felidae y Tapiridae, representados en la península por especies típicamente consideradas tropicales; por ejemplo, *Sciurus deppei*, *Panthera onca* y *T. bairdii*, así como taxa de origen Neotropical representados por primates (*Alouatta pigra* y *Ateles geoffroyi*), marsupiales, murciélagos, cingulatos (*D. novemcinctus*), pilosos (*Tamandua mexicana*) y algunos roedores (*Dasyprocta punctata* y *Cuniculus paca*) (MacFadden, 2006; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010).

Un estudio reciente que incluye una lista taxonómica con ausencia y presencia de las especies en los 3 estados, reconoce 116 especies para la península, 110 para Campeche, 86 para Yucatán y 108 para Quintana Roo (Lorenzo et al., 2008). Sin embargo, no señalan la presencia de otras 8 especies en la península (*Alouatta palliata*, *O. melanotis*, *S. brasiliensis*, *Coendu mexicanus*, *Tadarida brasiliensis*, *Molossus molossus*, *E. fuscus* y *Myotis nigricans*) e incluso, no reconocen registros existentes para un estado en particular; por ejemplo, 5 especies para Yucatán como *Pteronotus personatus* (MacSwiney et al., 2006), *Micronycteris schmidtorum* (Hernández-Betancourt et al., 1996), *Lonchorhina aurita* (MacSwiney et al., 2007), *E. underwoodi* (Arroyo-Cabrales y Álvarez, 1990) y *Tayassu pecari* (Gaumer, 1917).

En contra parte, debido a que no se encontraron registros específicos, en este trabajo no se reconoce la presencia de 5 especies para Quintana Roo (*Tlacuatzin canescens*, *Mimon crenulatum*, *V. thyone*, *E. underwoodi* y *Promops centralis*) y 7 para Campeche (*Rhynchonycteris naso*, *Platyrrhinus helleri*, *Eumops auripendulus*, *Eumops glaucinus* y *Molossus sinaloae*= *M. alvarezii*, *Promops centralis* y *Mustela frenata*).

La riqueza de especies en los últimos 15 años se incrementó aproximadamente entre 9 y 11 especies. Algunos mamíferos posiblemente han ampliado su distribución natural hacia la península como resultado de la deforestación ocasionada por actividades antropogénicas; por ejemplo, *Canis latrans*, pero la mayoría simplemente han sido registrados gracias al incremento del esfuerzo de colecta, sitios de estudio y uso de nuevas tecnologías; por ejemplo, *Sylvilagus floridanus*, *Diaemus youngi*, *Micronycteris brachyotis*= *Lampronnycteris brachyotis*, *Vampyrum spectrum*, *Chiroderma villosum*, *Pteronotus personatus*, *E. underwoodi*, *Bauerus dubiaquercus*, *Galictis vittata* y *Spilogale angustifrons*= *S. putorius*, lo que ha aumentado el número de especies para un estado en particular y para toda la península de Yucatán (Sosa-Escalante et al., 1997; Hernández-Huerta et al., 2000; Sosa-Escalante et al., 2001; Escalona-Segura et al., 2002;

MacSwiney et al., 2003, 2006; Martínez-Kú et al., 2007; Montiel et al., 2008; Escobedo y Lorenzo, 2011; González-Ruiz et al., 2011; Tejedor, 2011; Hernández-Dávila et al., 2012).

Los cambios de nomenclatura han tenido un menor impacto en el inventario de los mamíferos de la península, ya que el listado taxonómico de 123 especies (Apéndice), puede estar sobrevalorado en 1 especie (*Artibeus intermedius*) o subestimado en 2 (*Vampyressa pusilla* y *Mazama temama*), según el autor que se refiera (Ceballos et al., 2005; Ramírez-Pulido et al., 2005; Wilson y Reeder, 2005). Generalmente, la mayoría de las especies tienen sinónimos, en este trabajo se presentan los 33 casos más comunes, lo que ocasiona diferencias entre los nombres con los que fueron reportadas con los actualmente válidos. Además, hoy los intervalos de distribución reconocidos para ciertas especies excluyen a México e incluso existen determinaciones que se consideran erróneas.

Si bien la mastofauna de la península de Yucatán es menos diversa que la de otras regiones del centro y occidente de México, sus atributos taxonómicos y filogenéticos la diferencian de la de otras zonas de Centro y Sur América (Arita, 1997; Schipper et al., 2008). Por ejemplo, presenta pocas especies endémicas, baja riqueza de especies restringidas y un mayor número de especies con intervalos de distribución amplios, por lo que la probabilidad de que se registren los mismos mamíferos en 2 sitios, es elevada (Arita y Rodríguez 2002; Arita y Vázquez-Domínguez, 2003).

Otra característica de la península de Yucatán es su baja diversidad beta si se compara con otras regiones de México (Arita y Rodríguez, 2002), lo cual ha sido explicado como resultado de la topografía homogénea, la falta de barreras geográficas y la baja heterogeneidad de hábitats (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010). También se reconoce que las semejanzas existentes en las características geológicas, fisiográficas, edáficas, hidrológicas, vegetacionales y climáticas en toda la península, presentan un gradiente de norte a sur y son factores importantes en el desarrollo de una fauna peculiar y en la presencia de un efecto de peninsularidad (Barrera, 1962) o de Simpson (Simpson, 1964). En general, para mamíferos terrestres se ha visto que la riqueza se incrementa de norte a sur, la cual varía de 90 especies en la porción norte, a 130 en el sur y para murciélagos de 31 a 85 especies (Arita, 1997; Vázquez-Domínguez y Arita, 2010).

Endemismo. En la península de Yucatán habita el 3% de las 151 especies y subespecies endémicas de mamíferos terrestres enlistados en la normativa mexicana (Semarnat, 2010), el 4% de las 159 especies endémicas al país y el 42% de las 55 a Mesoamérica (Ceballos et al., 2005). Esto significa, que el 28% (n= 34) de los mamíferos terrestres

de la península presentan algún grado de endemismo, lo cual se aproxima al patrón descrito para la Provincia Biogeográfica (5 especies), la región Neotropical en México (10 especies) y la Zona de Transición Mexicana (22 especies) (Morrone, 2005; Escalante et al., 2007; García-Marmolejo et al., 2008).

El número de especies endémicas de México y Mesoamérica (6 y 23, respectivamente) con distribución en la península de Yucatán es menor que el registrado para Chiapas (9 y 50), Veracruz (16 y 58) y Oaxaca (26 y 74) (Flores-Villela y Gerez, 1994), lo cual ha sido explicado por su historia geológica reciente, tiempo de emersión y estabilidad geotectónica, o simplemente por la falta de datos (Ortega et al., 2000; Escalante et al., 2002; García-Marmolejo et al., 2008). Actualmente se reconoce que no existe un gradiente distintivo de las especies endémicas de mamíferos debido a que la mayoría se distribuyen ampliamente dentro de la península (Vázquez-Domínguez y Arita, 2010); algunas exclusivas de Mesoamérica llegan hasta la base de las tierras altas de Chiapas y Guatemala como *Sciurus yucatanensis* y *A. pigra*, y otras endémicas a México como *Rhogeessa aeneus* y *Corynorhinus mexicanus*, no han sido registradas en estados mexicanos colindantes a la Provincia Biogeográfica (Lorenzo et al., 2008).

De las 6 especies endémicas de México con distribución en la península de Yucatán, sólo *Procyon pygmaeus* está incluida a nivel específico en la Nom-059-Semarnat-2010 como endémica y en peligro de extinción. En contra parte, *Reithrodontomys spectabilis*, a pesar de que sólo ha sido registrada en Quintana Roo en todo el sur-sureste de México y es considerada endémica del estado (Lorenzo et al., 2008), es catalogada como una especie amenazada y “no endémica” (Semarnat, 2010). Estas 2 especies probablemente sean las más vulnerables de todos los mamíferos de la península, que junto con las 4 subespecies consideradas endémicas por la normativa mexicana, tienen una distribución restringida a islas, que suelen tener menos mamíferos que las zonas continentales de superficie equivalente, pero habitualmente albergan más especies y subespecies que no se encuentran en ningún otro lugar.

En el golfo de México y mar Caribe, frente a las costas de Campeche, Yucatán y Quintana Roo se reconocen por lo menos 19 islas y 22 islotes, bajos, cayos, arrecifes y bancos (ISLA, 2011), pero sólo en Ciudad del Carmen, isla Mujeres y Cozumel existen registros del número de mamíferos presente (Jones et al., 1974; Engstrom et al., 1989; López-Forment et al., 1996; Martínez-Meyer et al., 1998), por lo que su estudio es importante debido al impacto que el desarrollo de infraestructura urbana puede tener en sus poblaciones (Fuentes-Montemayor et al., 2009).

Riesgo. Actualmente, el 33% de las especies y subespecies de la mastofauna terrestre registrada en la península de

Yucatán tienen una categoría de riesgo: 6% sujetas a protección especial, 16% amenazadas y 11% en peligro de extinción. En esta Provincia Biogeográfica se distribuye el 17% de las 248 especies y subespecies de mamíferos terrestres enlistados en la Nom-059-Semarnat-2010 para todo México, el 12% de las 67 sujetas a protección especial, el 16% de las 123 amenazadas, el 27% de las 48 en peligro de extinción y ninguna está oficialmente extinguida.

Los 13 mamíferos en peligro de extinción según la Nom-059-Semarnat-2010 presentan una elevada vulnerabilidad e incluso es probable que *T. bairdii* haya sido extirpado de Yucatán. Aunque se carece de información sobre el estado de las poblaciones, se reconoce que mientras menor sea el área de endemismo mayor es el riesgo que las especies se extingan o sean extirpadas de un área en particular (Primack et al., 2001). En este sentido, en la península existe un conjunto de mamíferos terrestres que además de estar en riesgo, también son considerados endémicos a México o Mesoamérica. Dicho conjunto lo conforman 2 grupos, uno formado por las 4 subespecies enlistadas como endémicas en la Norma Oficial, *P. pygmaeus* y *R. spectabilis*; y otro constituido por 7 especies endémicas de Mesoamérica, y al mismo tiempo en peligro de extinción como *A. pigra* y *A. geoffroyi*, amenazadas como *Otonyctomys hatti*, *C. mexicanus* y *Lophostoma evotis* y sujetas a protección especial como *C. mayensis* y *Bassariscus sumichrasti*, que no han sido reportadas en los estados colindantes a la península de Yucatán (Lorenzo et al., 2008).

En la Nom-059-Semarnat-2010, por primera vez se incluyó a nivel subespecífico a *T. pecari ringens* en peligro de extinción y *Caluromys derbianus* cambió de sujeta a protección especial a amenazada con respecto a la Nom-059-Semarnat-2001. Todas las demás especies con distribución en Campeche, Yucatán y Quintana Roo se han mantenido en el nivel de riesgo oficial (Semarnat, 2010).

En la península de Yucatán se distribuye el 64% de las 11 especies de mamíferos terrestres incluidas en el Apéndice I reguladas contra la explotación excesiva debido al comercio internacional en México y el 36% de las 14 incluidas en el Apéndice II (Cites, 2012; Conabio, 2012). Las únicas especies registradas en la región incluidas en Cites que al mismo tiempo están en peligro de extinción y son endémicas a Mesoamérica, son *A. pigra* y *A. geoffroyi*, hecho que por un lado refuerza su protección y, al mismo tiempo, muestra su vulnerabilidad ante el comercio ilegal. Sólo *L. longicaudis* incluida en el Apéndice I, no tiene otra categoría de riesgo o endemismo en la normativa mexicana, sin embargo, es posible que esté enfrentando problemas de supervivencia principalmente en Yucatán.

En 11 años se han asegurado o decomisado 655 piezas, productos y subproductos, 455 kilogramos de carne y 1

570 ejemplares de por lo menos 29 especies de mamíferos terrestres nativos de la península (Profepa, 2012). Durante el periodo 2000-2011, todas las especies con distribución en la península de Yucatán incluidas en los Apéndices I y II de Cites han sido aseguradas o decomisadas por la autoridad correspondiente, así como por lo menos 9 especies en peligro de extinción, 4 amenazadas y 6 endémicas a Mesoamérica. El mayor número de ejemplares asegurados o decomisados han sido de *P. tajacu* (355), *A. geoffroyi* (328), *Odocoileus virginianus* (299), *Nasua narica* (103) y *Mazama sp.* (36 ejemplares); aunque también han sido registrados ejemplares de *P. onca* (26), *Leopardus wiedii* (23) y *Leopardus pardalis* (21), entre otras. Es importante que se valore la extracción anual de mamíferos silvestres de su hábitat natural, legal o ilegalmente, así como los resultados de las irregularidades cometidas por los poseedores de cualquier tipo de autorización.

En la península de Yucatán es necesario mitigar, detener y revertir los efectos adversos que ocasionan sobre los mamíferos terrestres y sus hábitats, actividades como la deforestación, la tala ilícita, los cambios de uso de suelo y los desarrollos de infraestructura sin autorización, así como la ocupación de la zona federal marítimo-terrestre sin concesión, el comercio ilegal de vida silvestre, entre otras. Es indispensable contribuir en la elaboración de políticas públicas, aplicar la información científica con la que ya se cuenta y subsanar el vacío de información existente en regiones de alta prioridad para la conservación y protección biológica, sin importar si están o no protegidas, o si representan sistemas naturales o inducidos. En el corto, mediano y largo plazos, los mastozoólogos deben ser piezas fundamentales para lograrlo.

Agradecimientos

A Bernardo Villa-Ramírez (q.e.p.d.), por su incansable lucha a favor de la conservación de los mamíferos silvestres de México. A V. Sánchez-Cordero por su colaboración académica. A F. Moreno-Herrero por el apoyo brindado a JESE durante su estancia en España. A L. González-Herrera y J. González-Moreno por sus comentarios y apoyo brindado. A C. Alavés-Tadeo por su ayuda en la obtención y digitalización de referencias. A C. Muñoz y L. Ruíz por la edición de la figuras. A las Colecciones Mastozoológicas citadas dentro del texto. A los 2 revisores anónimos que con sus observaciones mejoraron este escrito. A todas las personas que nos brindaron información.

Literatura citada

Arita, H. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, R.

- Medellín y G. Ceballos (eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., Publicaciones Especiales Número 1, México, D. F. p. 109-128.
- Arita, H. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, Mexico. *Journal of Animal Ecology* 66:83-97.
- Arita, H. y L. León-Paniagua. 1993. Diversidad de mamíferos terrestres. *Ciencias* 7:13-22.
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. *Ecography* 25:541-550.
- Arita, H. y E. Vázquez-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 y A. Larqué-Saavedra (eds.). Academia Mexicana de Ciencias, Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán, Mérida. p. 60-80.
- Arroyo-Cabrales, J. y T. Álvarez. 1990. Restos óseos de murciélagos procedentes de las excavaciones en las grutas de Loltún. Instituto Nacional de Antropología e Historia, Serie Prehistoria, Colección Científica, México D. F. 103 p.
- Barrera, A. 1962. La península de Yucatán como Provincia Biótica. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 23:71-105.
- Carleton, M., R. Fisher, A. Gardner, L. Gordon, H. Kafka, C. Ludwig y D. Schmidt. 1993. Twenty-year index to *Journal of Mammalogy*. Volumes 51-70 inclusive, 1970-1989, The American Society of Mammalogists, Allen Press, Inc., Lawrence, Kansas. 222 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. Medellín e Y. Domínguez-Castellanos. 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 9:21-71.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y R. A. Medellín. 2002. The mammals of Mexico: composition, distribution and conservation status. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University* 218:1-27.
- Ceballos, G. y G. Oliva (coordinadores). 2005. Los mamíferos silvestres de México. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 986 p.
- Ceballos, G. y P. Rodríguez. 1993. Diversidad y conservación de los mamíferos de México: II. Patrones de endemidad. In *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, R. Medellín y G. Ceballos (eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., Publicaciones Especiales Número 1, México, D. F. p. 87-108.
- Cervantes, F., A. Castro-Campillo y J. Ramírez-Pulido. 1994. Mamíferos terrestres nativos de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica* 65(1):177-190.
- Cites, 2012. Especies de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Disponible en: <http://www.cites.org/esp/disc/species.php>; última consulta: 23.II.2012.
- Conabio, 2012. Especies Cites. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_

- internacional/doctos/especies_cites.html; última consulta: 01.III.2012.
- Engstrom, M., C. Schmidt, J. Morales y R. Dowler. 1989. Records of mammals from isla Cozumel, Quintana Roo, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 34(3):413-415.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. Morrone. 2002. Patrones de distribución geográfica de los Mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 87:47-65.
- Escalante, T., C. Szumik y J. Morrone. 2007. Áreas de endemismo de los mamíferos de México: reanálisis y comparación con estudios previos. *Darwiniana* 45:41-43.
- Escalona-Segura, G., J. Vargas-Contreras y L. Interián-Sosa. 2002. Registros importantes de mamíferos para Campeche, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 6:166-170.
- Escobedo, E. y C. Lorenzo. 2011. Nuevos registros de *Sylvilagus floridanus* en la Península de Yucatán, México. *Therya* 2(3):279-283.
- Espinoza, E., I. Sánchez, M. García y C. Lorenzo. 2006. Análisis de la distribución de roedores de la Familia Muridae en el Sur de México. *In* Genética y mamíferos mexicanos: presente y futuro. E. Vázquez-Domínguez y D. Hafner (eds.). New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin, Number 32. Albuquerque. p. 47-54.
- Fa, J. y L. Morales, 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. *In* Diversidad biológica de México, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (compiladores). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 315-352.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 439 p.
- Fuentes-Montemayor, E., A. Cuarón, E. Vázquez-Domínguez, J. Benítez-Malvido, D. Valenzuela-Galván y E. Andresen. 2009. Living on the edge: roads and edge effects on small mammal populations. *Journal of Animal Ecology* 78:857-865.
- García-Marmolejo, G., T. Escalante y J. Morrone. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical* 15(1):41-65.
- Gaumer, G. 1917. Monografía de los mamíferos de Yucatán. Talleres gráficos, Secretaría de Fomento, Mérida. 331 p.
- Gómez, A. y R. Terán. 1981. Contribución para el estudio de los vertebrados terrestres mexicanos. Tesis, Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 644 p.
- González-Ruiz, N., J. Ramírez-Pulido y J. Arroyo-Cabrales. 2011. A new species of Mastiff Bat (Chiroptera: Molossidae: Molossus) from Mexico. *Mammalian Biology* 76:461-469.
- Guevara-Chumacero, L., R. López-Wilchis y V. Sánchez-Cordero. 2001. 105 años de investigación mastozoológica en México (1890-1995): Una revisión de sus enfoques y tendencias. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 83:35-72.
- Hall, R. 1981. *The mammals of North America*, Volume 1 y 2. John Wiley and Sons, New York. 1181 p.
- Hernández-Betancourt, S., V. Sánchez-Cordero, J. Sosa-Escalante y A. Segovia-Castillo. 1996. Lista anotada de los mamíferos terrestre de la Reserva de Dzilám, Yucatán, México. VIII. Listados faunísticos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 39 p.
- Hernández-Dávila, A., J. Vargas, N. Martínez-Méndez, B. Lim, M. Engstrom y J. Ortega. 2012. DNA barcoding and genetic diversity of phyllostomid bats from the Yucatán Peninsula with comparisons to Central America. *Molecular Ecology Resources* 12:590-597.
- Hernández-Huerta, A., V. J. Sosa, J. M. Aranda y J. Bello. 2000. Noteworthy records of small mammals from the Calakmul Biosphere Reserve in the Yucatán Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 45:340-344.
- ISLA, 2011. Listado de islas de México. Sitio web de Conservación del territorio insular mexicano, A.C. Disponible en: <http://www.isla.org.mx>; última consulta: 28.XII.2011.
- Jones, K. Jr., H. Genoways y T. Lawlor. 1974a. Annotated checklist of mammals of the Yucatán Peninsula, Mexico. II. Rodentia. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University* 22:1-24.
- López-Forment, W., I. Lira y C. Mudespacher. 1996. Mamíferos: su biodiversidad en las islas mexicanas. AGT Editor, S. A., México, D. F. 182 p.
- López-Wilchis, R. y J. López-Jardines. 1998. Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá, Volumen 1. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. 323 p.
- López-Wilchis R. y J. López-Jardines. 1999. Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá, Volumen 2. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. 470 p.
- López-Wilchis R. y J. López-Jardines. 2000. Los mamíferos de México depositados en colecciones de Estados Unidos y Canadá, Volumen 3. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. 421 p.
- Lorenzo, C., E. Espinoza, M. Briones y F. Cervantes (eds.). 2006. Colecciones mastozoológicas de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D. F. 572 p.
- Lorenzo, C., E. Espinoza, E. Naranjo y J. Bolaños. 2008. Mamíferos terrestres de la frontera sur de México. *In* Avances en el estudio de los mamíferos de México II. C. Lorenzo, E. Espinoza y J. Ortega (eds.). Asociación Mexicana de Mastozoología, A.C., México, D. F. p. 147-164.
- Lorenzo, C., S. Álvarez, E. Arellano, J. Arroyo, J. Bolaños, M. Briones, F. Cervantes, Juan Chablé, L. Corral, M. Cortés, P. Cortés, M. Paz, C. Elizalde, E. Escobedo, E. Espinoza, E. Estrella, J. Gallo-Reynoso, D. García, H. Garza, A. González, F. González, R. González, N. González, D. Guzmán, A. Guzmán, S. Hernández-Betancourt, Y. Hortelano, I. Iñiguez, A. Jiménez, Y. Kantum, L. León, C. López, J. López-Soto, J. López-Vidal, N. Martín, J. Martínez, S. Mejenes, B. Morales,

- R. Muñiz, J. Niño, A. Núñez, C. Pozo, J. Ramírez-Pulido, O. Retana, I. Ruán, C. Selem, J. Vargas y M. Zúñiga. 2012. Los mamíferos de México en las colecciones científicas de Norteamérica. *Therya* 3:239-262.
- MacFadden, J. 2006. Extinct mammalian biodiversity of the ancient New World Tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 21:157-165.
- MacSwiney, C., B. Bolívar, F. Clarke y P. Racey. 2006. Nuevos registros de *Pteronotus personatus* y *Cynomops mexicanus* (Chiroptera) en el estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 10:80-87.
- MacSwiney, C., J. Sosa-Escalante y C. Selem-Salas. 2003. Ampliación en la distribución de *Eumops underwoodi* Goodwin, 1940 (Chiroptera: Molossidae) en la Península de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 7:55-57.
- MacSwiney, C., P. Vilchis, F. Clarke y P. Racey. 2007. The importance of cenotes in conserving bat assemblages in the Yucatán, Mexico. *Biological Conservation* 136:499-509.
- Martínez-Kú, D., G. Escalona-Segura y J. Vargas-Contreras. 2007. Primer registro del zorrillo manchado del sur *Spilogale angustifrons* Howell 1902 para el estado de Campeche, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 23:175-177.
- Martínez-Meyer, E., M. Martínez-Morales y J. Sosa-Escalante. 1998. First record of the Kinkajou, *Potos flavus* (Carnivora: Procyonidae) from isla Cozumel, Quintana Roo, México. *The Southwestern Naturalist* 48(1):101-102.
- Montiel, S., P. León y A. Estrada. 2008. Riqueza y diversidad de quirópteros en hábitats-isla en una región naturalmente fragmentada de Mesoamérica. In *Evaluación y conservación de la biodiversidad de paisajes fragmentados de Mesoamérica*, J. Sáenz y C. Harvey (eds.). Editorial INBIO, Costa Rica. p. 373-392.
- Morrone, J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76(2):207-252.
- Ortega, F., R. Sedlock y R. Speed. 2000. Evolución tectónica de México durante el Fanerozoico. In *Biodiversidad taxonómica y biogeográfica de artrópodos de México: hacia una síntesis de conocimiento*, Volumen II, J. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. p. 3-59.
- Patterson, B., M. Willig y R. Stevens. 2003. Trophic strategies, niche partitioning and patterns of ecological organization. In *Bat ecology*, T. H. Kunz y M. B. Fenton (eds.). University of Chicago Press. Chicago, Illinois. p. 536-579.
- Primack, R., F. Massardo, R. Rozzi y R. Dirzo. 2001. Vulnerabilidad a la extinción. In *Fundamentos de conservación biológica, perspectivas latinoamericanas*, R. Primack, R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo (eds.). Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 161-182.
- Profepa. 2012. Sistema integral de información estratégica de la Procuraduría Federal de Protección al Ambiente. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. Gobierno Federal, México, D. F.; última consulta: 29.I.2012.
- Ramírez-Pulido, J. y M. Britton. 1981. An historical synthesis of the mexican mammalian taxonomy. *Proceedings of the Biological Society Washington* 91:1-17.
- Ramírez-Pulido, J., A. Castro-Campillo, J. Arroyo-Cabrales y F. Cervantes. 1996. Lista taxonómica de los mamíferos terrestres de México. *Occasional Papers Museum, Texas Tech University* 158:2-62.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Müdspacher. 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia* 38:49-67.
- Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 21:21-82.
- Ramírez-Pulido, J., R. López-Wilchis, C. Müdspacher e I. Lira. 1983. Lista y bibliografía reciente de los mamíferos de México. Universidad Autónoma Metropolitana, Unidad Iztapalapa, México, D. F. 363 p.
- Ramírez-Pulido, J., L. Talavera-Cisneros y N. González-Ruiz. 2009. La Zoología: pasado, presente y futuro. La enciclopedia de la ciencia y la tecnología en México. Universidad Autónoma Metropolitana, Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Disponible en: <http://www.izt.uam.mx/cosmosecm/ZOOLOGIA.html>; última consulta: 13.I.2012.
- Schipper, J., J. Chanson, F. Chiozza, N. Cox, M. Hoffmann, et al., 125 autores. 2008. The status of the world's land and marine mammals: diversity, threat, and knowledge. *Science* 322:225-230.
- Semarnat. 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 de 2010, Segunda Sección, México. Estados Unidos Mexicanos. Subsecretaría de Fomento y Normatividad Ambiental de la Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, México, D. F. 78 p.
- Simpson, G. 1964. Species density of North American recent mammals. *Systematic Zoology* 12:57-73.
- Sosa-Escalante, J., S. Hernández-Betancourt y A. Segovia-Castillo. 2001. *Chiroderma villosum* (Chiroptera: Phyllostomidae) en el estado de Yucatán, México. *Revista Mexicana de Mastozoología* 5:68-71.
- Sosa-Escalante, J., S. Hernández-Betancourt, A. Segovia-Castillo y V. Sánchez-Cordero. 1997. First record of the coyote *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. *The Southwestern Naturalist* 42(4):494-495.
- Tejedor, A. 2011. Systematics of funnel-eared bats (Chiroptera: Natalidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 353:1-140.
- Vázquez-Domínguez, E. y H. Arita. 2010. The Yucatán Peninsula: biogeographical history 65 million years in the making. *Ecography* 33:212-219.

Villa-Ramírez, B. y F. Cervantes. 2003. Los mamíferos de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Grupo Editorial Iberoamérica, México D. F. 140 p.

Wilson, D. E. y D. M. Reeder (eds.). 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, Third edition. John Hopkins University Press, Baltimore. 2142 p.

Apéndice. Lista sistemática de los mamíferos terrestres de la península de Yucatán. La secuencia filogenética de los órdenes, subórdenes, familias, subfamilias y tribus es con base en Wilson y Reeder (2005). Las especies y subespecies se listan alfabéticamente; estas últimas siguiendo a Ramírez-Pulido et al. (2005). Las abreviaturas en las columnas significan: Cam= Campeche, Yuc= Yucatán, Qro= Quintana Roo, Ren= riesgo y endemismo, Sim= se indican los principales nombres científicos con los cuales históricamente han sido nombradas algunas especies (incluye sinónimos y los cambios de nomenclatura y taxonómicos). El grado de endemismo es el establecido en la Nom-059-Semarnat-2010 (E= especie endémica y Ee= subespecie endémica) y el propuesto por Ceballos et al. (2005): Em= endémica de Mesoamérica y Ex= endémica de México. Las categorías de riesgo son las estipuladas en la normativa mexicana (Semarnat, 2010) (Pr= especies sujetas a protección especial, Prs= subespecies sujetas a protección especial, A= especie amenazada, Aa= subespecie amenazada, P= especie en peligro de extinción, Pp= subespecie en peligro de extinción) y en la Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres (Cites, 2012) (CI= Apéndice I, CII= Apéndice II).

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
Clase Mammalia					
Orden Didelphimorphia					
Familia Didelphidae					
Subfamilia Caluromyinae					
<i>Caluromys derbianus</i> (Waterhouse, 1841)	X		X	A	
<i>Caluromys derbianus fervidus</i> (Thomas, 1913)	X		X		
Subfamilia Didelphinae					
<i>Didelphis marsupialis</i> Linnaeus, 1757	X	X	X		
<i>Didelphis marsupialis cauae</i> J. A. Allen, 1900	X	X	X		
<i>Didelphis virginiana</i> Kerr, 1792	X	X	X		
<i>Didelphis virginiana californica</i> Bennett, 1833	X				
<i>Didelphis virginiana yucatanensis</i> J. A. Allen, 1901	X	X	X		
<i>Marmosa mexicana</i> Merriam, 1897	X	X	X	Em	
<i>Marmosa mexicana mayensis</i> Osgood, 1913	X	X	X		
<i>Philander opossum</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Philander opossum pallidus</i> (J. A. Allen, 1901)	X	X	X		
<i>Tlacuatzin canescens</i> (J. A. Allen, 1893)	X	X			Marmosa canescens
Orden Cingulata					
Familia Dasypodidae					
Subfamilia Dasypodinae					
<i>Dasypus novemcinctus</i> Linnaeus, 1758	X	X	X		
<i>Dasypus novemcinctus mexicanus</i> Peters, 1864	X	X	X		
Orden Pilosa					
Suborden Vermilingua					
Familia Cyclopedidae					
<i>Cyclopes didactylus</i> (Linnaeus, 1758)		X		P	
Familia Myrmecophagidae					
<i>Tamandua mexicana</i> (Saussure, 1860)	X		X	X	
<i>Tamandua mexicana mexicana</i> (Saussure, 1860)	X	X	X	Pp	
Orden Primates					
Suborden Haplorrhini					

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
Familia Atelidae					
Subfamilia Alouattinae					
<i>Alouatta palliata</i> (Gray, 1849)	X	X	X	P,CI	
<i>Alouatta pigra</i> Lawrence, 1933	X	X	X	P,CI,Em	
Subfamilia Atelinae					
<i>Ateles geoffroyi</i> Kuhl, 1820	X	X	X	P,CII,Em	
<i>Ateles geoffroyi yucatanensis</i> Kellogg y Goldman, 1944	X	X	X		
Orden Rodentia					
Suborden Sciuromorpha					
Familia Sciuridae					
Subfamilia Sciurinae					
<i>Sciurus deppei</i> Peters, 1863	X	X	X	Em	
<i>Sciurus deppei vivax</i> Nelson, 1901	X	X	X		
<i>Sciurus yucatanensis</i> J. A. Allen, 1877	X	X	X	Em	
<i>Sciurus yucatanensis yucatanensis</i> J. A. Allen, 1877	X	X	X		
<i>Sciurus yucatanensis baliolus</i> Nelson, 1901	X				
Suborden Castorimorpha					
Familia Heteromyidae					
Subfamilia Heteromyinae					
<i>Heteromys desmarestianus</i> Gray, 1868	X	X	X		
<i>Heteromys desmarestianus desmarestianus</i> Gray, 1868	X	X	X		
<i>Heteromys gaumeri</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	X	X	X	Em	
Familia Geomyidae					
<i>Orthogeomys hispidus</i> (Le Conte, 1852)	X	X	X	Em	
<i>Orthogeomys hispidus yucatanensis</i> (Nelson y Goldman, 1929)	X	X	X		
Suborden Myomorpha					
Familia Cricetidae					
Subfamilia Neotominae					
<i>Peromyscus leucopus</i> (Rafinesque, 1818)	X	X	X		
<i>Peromyscus leucopus castaneus</i> Osgood, 1904	X	X	X		
<i>Peromyscus leucopus cozumelae</i> Merrian, 1901			X	Aa,Ee	
<i>Peromyscus yucatanicus</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	X	X	X	Em	
<i>Reithrodontomys gracilis</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	X	X	X	Em	
<i>Reithrodontomys gracilis gracilis</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	X	X	X		
<i>Reithrodontomys gracilis insularis</i> Jones, 1964	X			Aa,Ee	
<i>Reithrodontomys spectabilis</i> Jones y Lawlor, 1965	X			A,Ex	
Subfamilia Sigmodontinae					
<i>Oligoryzomys fulvescens</i> (Saussure, 1860)	X	X	X		
<i>Oligoryzomys fulvescens mayensis</i> (Goldman, 1918)	X	X			
<i>Oryzomys couesi</i> (Alston, 1877)	X	X	X		
<i>Oryzomys couesi couesi</i> (Alston, 1877)	X	X	X		
<i>Oryzomys couesi cozumelae</i> Merrian, 1901			X	Aa,Ee	

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
<i>Oryzomys melanotis</i> Thomas, 1893	X	X	X	Ex	
<i>Oryzomys rostratus</i> Merriam, 1901	X	X	X	Em	
<i>Oryzomys rostratus megadon</i> Merriam, 1901	X		X		
<i>Oryzomys rostratus yucatanensis</i> Merriam, 1901	X	X	X		
<i>Sigmodon hispidus</i> (Say y Ord, 1825)	X	X	X	Em	<i>Sigmodon toltecus</i>
Subfamilia Tylomyinae					
<i>Otonyctomys hatti</i> Anthony, 1932	X	X	X	A,Em	
<i>Otodylomys phyllotis</i> Merriam, 1901	X	X	X	Em	
<i>Otodylomys phyllotis phyllotis</i> Merriam, 1901	X	X	X		
<i>Tylomys nudicaudus</i> (Peters, 1866)		X		Em	
Suborden Hystricomorpha					
Familia Erethizontidae					
Subfamilia Erethizontinae					
<i>Coendu mexicanus</i> (Kerr, 1792)	X	X	X	A,Em	<i>Sphiggurus mexicanus</i>
<i>Coendu mexicanus yucataniae</i> Thomas, 1902	X	X	X		
Familia Dasypodidae					
<i>Dasypoda punctata</i> Gray, 1842	X	X	X		
<i>Dasypoda punctata yucatanica</i> Goldman, 1913	X	X	X		
Familia Cuniculidae					
<i>Cuniculus paca</i> (Linnaeus, 1766)	X	X	X		<i>Agouti paca</i>
<i>Cuniculus paca nelsoni</i> Goldman, 1913	X	X	X		
Orden Lagomorpha					
Familia Leporidae					
<i>Sylvilagus brasiliensis</i> (Linnaeus, 1758)		X			
<i>Sylvilagus floridanus</i> (J. A. Allen, 1890)	X	X	X		
<i>Sylvilagus floridanus yucatanicus</i> (Miller, 1899)	X	X	X		
Orden Soricomorpha					
Familia Soricidae					
Subfamilia Soricinae					
<i>Cryptotis mayensis</i> (Merriam, 1901)	X	X	X	Pr,Em	<i>Cryptotis nigrescens mayensis</i>
Orden Chiroptera					
Familia Emballonuridae					
Subfamilia Emballonurinae					
<i>Diclidurus albus</i> Wied-Neuwied, 1820			X		
<i>Peropteryx kappleri</i> Peter, 1867	X				
<i>Peropteryx kappleri kappleri</i> Peter, 1867	X			Prs	
<i>Peropteryx macrotis</i> (Wagner, 1843)	X	X	X		
<i>Peropteryx macrotis macrotis</i> (Wagner, 1843)	X	X	X		
<i>Rhynchonycteris naso</i> (Wied-Neuwied, 1820)			X	Pr	
<i>Saccopteryx bilineata</i> (Temminck, 1938)	X	X	X		

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
Familia Phyllostomidae					
Subfamilia Desmodontinae					
<i>Desmodus rotundus</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	X	X	X		
<i>Desmodus rotundus murinus</i> Wagner, 1840	X	X	X		
<i>Diaemus youngi</i> (Jentink, 1893)	X			Pr	
<i>Diphylla ecaudata</i> Spix, 1823	X	X	X		
Subfamilia Glossophaginae					
Tribu Glossophagini					
<i>Glossophaga soricina</i> (Pallas, 1766)	X	X	X		
<i>Glossophaga soricina handleyi</i> Webster y Jones, 1980	X	X	X		
Subfamilia Phyllostominae					
<i>Chrotopterus auritus</i> (Peters, 1856)	X	X	X	A	
<i>Chrotopterus auritus auritus</i> (Peters, 1856)		X	X		
<i>Lamproncycteris brachyotis</i> (Dobson, 1879)	X	X	X	A	<i>Micronycteris brachyotis</i>
<i>Lonchorhina aurita</i> Tomes, 1863	X	X	X	A	
<i>Lonchorhina aurita aurita</i> Tomes, 1863	X		X		
<i>Lophostoma brasiliense</i> (Peters, 1866)	X		X	A	<i>Tonatia brasiliense</i>
<i>Lophostoma evotis</i> Davis y Carter, 1978	X	X	X	A,Em	<i>Tonatia evotis</i>
<i>Macrotus waterhousii</i> Gray, 1843		X		Em	
<i>Macrotus waterhousii mexicanus</i> de Saussure, 1860		X			
<i>Micronycteris microtis</i> (Gray, 1842)	X	X	X		<i>Micronycteris megalotis</i>
<i>Micronycteris microtis mexicana</i> Miller, 1898	X	X	X		
<i>Micronycteris schmidtorum</i> Sanborn, 1935	X	X	X	A	
<i>Mimon cozumelae</i> (Gray, 1838)	X	X	X	A	<i>Mimon bennettii</i>
<i>Mimon crenulatum</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	X			A	
<i>Mimon crenulatum keenani</i> Handley, 1960	X				
<i>Trachops cirrhosus</i> (Spix, 1823)	X		X	A	
<i>Trachops cirrhosus coffini</i> Goldman, 1925	X		X		
<i>Vampyrus spectrum</i> (Linnaeus, 1758)	X		X	P	
Subfamilia Carollinae					
<i>Carollia perspicillata</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Carollia perspicillata azteca</i> Saussure, 1860	X	X	X		
<i>Carollia sowelli</i> Baker, Solari y Hoffmann, 2002	X	X	X	Em	<i>Carollia brevicauda</i>
Subfamilia Stenodermatinae					
Tribu Sturnirini					
<i>Sturnira lilium</i> (É. Geoffroy St.-Hilaire, 1810)	X	X	X		
<i>Sturnira lilium parvidens</i> Goldman, 1917	X	X	X		
Tribu Stenodermatini					
<i>Artibeus intermedius</i> J. A. Allen, 1897	X	X	X		
<i>Artibeus intermedius intermedius</i> J. A. Allen, 1897	X	X			

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
<i>Artibeus jamaicensis</i> Leach, 1821	X	X	X		
<i>Artibeus jamaicensis yucatanicus</i> J. A. Allen, 1904	X	X	X		
<i>Artibeus litutatus</i> (Olfers, 1818)	X	X	X		
<i>Artibeus litutatus palmarum</i> J. A. Allen y Chapman, 1897	X	X	X		
<i>Centurio senex</i> Gray, 1842	X	X	X		
<i>Centurio senex senex</i> Gray, 1842	X	X	X		
<i>Chiroderma villosum</i> Peters, 1860	X	X	X		
<i>Chiroderma villosum jesupi</i> J. A. Allen, 1900	X	X	X		
<i>Dermanura phaeotis</i> Miller, 1902	X	X	X		<i>Artibeus phaeotis</i>
<i>Dermanura phaeotis phaeotis</i> Miller, 1902	X	X	X		
<i>Platyrrhinus helleri</i> (Peters, 1866)			X		
<i>Uroderma bilobatum</i> Peters, 1866	X		X		
<i>Uroderma bilobatum molaris</i> Davis, 1968	X		X		
<i>Vampyressa thyone</i> Thomas, 1909	X				<i>Vampyressa pusilla</i>
Familia Mormoopidae					
<i>Mormoops megalophylla</i> Peters, 1864	X	X	X		
<i>Mormoops megalophylla megalophylla</i> Peters, 1864	X	X	X		
<i>Pteronotus davyi</i> Gray, 1838	X	X	X		
<i>Pteronotus davyi fulvus</i> (Thomas, 1892)	X	X	X		
<i>Pteronotus parnellii</i> (Gray, 1843)	X	X	X		
<i>Pteronotus parnellii mesoamericanus</i> Smith, 1972	X	X	X		
<i>Pteronotus parnellii mexicanus</i> (Miller, 1902)	X	X			
<i>Pteronotus personatus</i> (Wagner, 1843)	X	X	X		
<i>Pteronotus personatus psilotis</i> (Dobson, 1878)	X				
Familia Noctilionidae					
<i>Noctilio leporinus</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Noctilio leporinus mastivus</i> (Vahl, 1797)	X	X	X		
Familia Natalidae					
<i>Natalus mexicanus</i> Miller, 1902	X	X	X		<i>Natalus stramineus</i>
<i>Natalus mexicanus saturatus</i> Dalquest y Hall, 1949	X	X	X		
Familia Molossidae					
Subfamilia Molossinae					
<i>Cynomops mexicanus</i> (Jones y Genoways, 1967)	X		X	Pr	<i>Molossops greenhalli</i> , <i>Cynomops greenhalli</i>
<i>Eumops auripendulus</i> (Shaw, 1800)			X		
<i>Eumops auripendulus auripendulus</i> (Shaw, 1800)			X		
<i>Eumops bonariensis</i> (Peters, 1874)	X	X	X		
<i>Eumops bonariensis nanus</i> (Miller, 1900)		X	X	Prs	<i>Eumops nanus</i>
<i>Eumops glaucinus</i> (Wagner, 1843)		X			
<i>Eumops glaucinus glaucinus</i> (Wagner, 1843)		X			
<i>Eumops underwoodi</i> Goodwin, 1940	X	X			
<i>Molossus aztecus</i> Saussure, 1860			X		<i>Molossus bondae</i>

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
<i>Molossus molossus</i> (Pallas, 1766)	X	X	X		
<i>Molossus rufus</i> É.Geoffroy St.-Hilaire, 1805	X	X	X		<i>Molossus ater</i>
<i>Molossus alvarezi</i> González-Ruiz, Ramírez-Pulido y Arroyo-Cabral, 2011		X	X		<i>Molossus sinaloae</i>
<i>Nyctinomops laticaudatus</i> (É.Geoffroy St.-Hilaire, 1805)	X	X	X		
<i>Nyctinomops laticaudatus yucatanicus</i> Miller, 1902	X	X	X		
<i>Promops centralis</i> Thomas, 1915		X			
<i>Promops centralis centralis</i> Thomas, 1915		X			
<i>Tadarida brasiliensis</i> (L. Geoffroy St.-Hilaire, 1824)			X		
Familia Vespertilionidae					
Subfamilia Vespertilioninae					
Tribu Eptesicini					
<i>Eptesicus furinalis</i> (D'Orbigny, 1847)	X	X	X		
<i>Eptesicus furinalis gaumeri</i> (J.A. Allen, 1897)	X	X	X		
<i>Eptesicus fuscus</i> (Palisot de Beauvois, 1796)			X		
Tribu Lasiurini					
<i>Lasiurus blossevillei</i> (Lesson y Garnot, 1826)	X		X		
<i>Lasiurus blossevillei teliotis</i> (H. Allen, 1891)			X		
<i>Lasiurus ega</i> (Gervais, 1856)	X	X	X		<i>Lasiurus ega xantinus</i>
<i>Lasiurus intermedius</i> H. Allen, 1862	X	X	X		
<i>Lasiurus intermedius intermedius</i> H. Allen, 1862		X	X		
Tribu Nycticeiini					
<i>Rhogeessa aeneus</i> Goodwin, 1958	X	X	X	Ex	
<i>Rhogeessa parvula</i> H. Allen, 1866			X	Ex	
<i>Rhogeessa tumida</i> H. Allen, 1866	X		X		
Tribu Plecotini					
<i>Corynorhinus mexicanus</i> G.M. Allen, 1916		X	X	Ex	<i>Plecotus mexicanus</i>
Subfamilia Antrozoinae					
<i>Bauerus dubiaquercus</i> (Van Gelder, 1959)	X		X	Em	<i>Antrozous dubiaquercus</i>
Subfamilia Myotinae					
<i>Myotis elegans</i> Hall, 1962	X	X	X	Em	
<i>Myotis keaysi</i> J.A. Allen, 1914	X	X	X		
<i>Myotis keaysi pilosatibialis</i> Laval, 1973	X	X	X		
<i>Myotis nigricans</i> (Schinz, 1821)	X	X			
<i>Myotis nigricans nigricans</i> (Schinz, 1821)	X	X			
Orden Carnivora					
Suborden Feliformia					
Familia Felidae					
Subfamilia Felinae					
<i>Herpailurus yagouaroundi</i> (Lecepede, 1809)	X	X	X	A,CII	<i>Felis yagouaroundi</i> , <i>Puma yagouaroundi</i>
<i>Herpailurus yagouaroundi fossata</i> (Mearns, 1901)	X	X	X		

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
<i>Leopardus pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	P,CI	<i>Felis pardalis</i>
<i>Leopardus pardalis pardalis</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Leopardus wiedii</i> (Schinz, 1821)	X	X	X	P,CI	
<i>Leopardus wiedii yucatanica</i> (Nelson y Goldman, 1931)	X	X	X		
<i>Puma concolor</i> (Linnaeus, 1771)	X	X	X	CII	<i>Felis concolor</i>
<i>Puma concolor mayensis</i> (Nelson y Goldman, 1929)	X	X			
Subfamilia Pantherinae					
<i>Panthera onca</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	P,CI	<i>Felis onca</i>
<i>Panthera onca goldmani</i> (Mearns, 1901)	X	X	X		
Suborden Caniformia					
Familia Canidae					
<i>Canis latrans</i> Say, 1820		X			
<i>Canis latrans goldmani</i> Merriam, 1904		X			
<i>Urocyon cinereoargenteus</i> (Schreber, 1775)	X	X	X		
<i>Urocyon cinereoargenteus fraterculus</i> Elliot, 1896	X	X	X		
Familia Mustelidae					
Subfamilia Lutrinae					
<i>Lontra longicaudis</i> (Olfers, 1818)	X	X	X	CI	<i>Lutra longicaudis</i>
<i>Lontra longicaudis annectens</i> (Major, 1897)	X	X		Aa	
Subfamilia Mustelinae					
<i>Eira barbara</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	P	
<i>Eira barbara senex</i> (Thomas, 1900)	X	X	X		
<i>Galictis vittata</i> (Schreber, 1776)	X	X	X	A	
<i>Galictis vittata canaster</i> Nelson, 1901	X	X	X		
<i>Mustela frenata</i> Lichtenstein, 1831		X	X		
<i>Mustela frenata perda</i> (Merriam, 1902)		X	X		
Familia Mephitidae					
<i>Conepatus semistriatus</i> (Boddaert, 1784)	X	X	X		
<i>Conepatus semistriatus yucatanicus</i> Goldman, 1943	X	X			
<i>Spilogale angustifrons</i> Howell, 1902	X	X	X		<i>Spilogale putorius</i>
<i>Spilogale angustifrons yucatanensis</i> Burt, 1938		X	X		
Familia Procyonidae					
<i>Bassariscus sumichrasti</i> (Saussure, 1860)	X	X	X	Pr,Em	
<i>Bassariscus sumichrasti campechensis</i> (Nelson y Goldman, 1932)	X	X	X		
<i>Nasua narica</i> (Linnaeus, 1766)	X	X	X		<i>Nasua nasua</i>
<i>Nasua narica nelsoni</i> Merriam, 1901			X	Aa,Ee	
<i>Nasua narica yucatanica</i> J. A. Allen, 1904	X	X	X		
<i>Potos flavus</i> (Schreber, 1774)	X	X	X	Pr	
<i>Potos flavus chiriquensis</i> J. A. Allen, 1904	X	X	X		
<i>Procyon lotor</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X		
<i>Procyon lotor shufeldti</i> Nelson y Goldman, 1931	X	X	X		
<i>Procyon pygmaeus</i> Merriam, 1901			X	P,E,Ex	

<i>Lista sistemática</i>	<i>Cam</i>	<i>Yuc</i>	<i>Qro</i>	<i>Ren</i>	<i>Sim</i>
Orden Perissodactyla					
Familia Tapiridae					
<i>Tapirus bairdii</i> (Gill, 1865)	X	X	X	P,CI	
Orden Artiodactyla					
Familia Tayassuidae					
<i>Pecari tajacu</i> (Linnaeus, 1758)	X	X	X	CII	<i>Tayassu tajacu</i>
<i>Pecari tajacu yucatanensis</i> (Merriam, 1901)	X	X	X		
<i>Pecari tajacu nanus</i> (Merriam, 1901)			X		
<i>Pecari tajacu nelsoni</i> Goldman, 1926		X	X		
<i>Tayassu pecari</i> (Link, 1795)	X	X	X	CII	
<i>Tayassu pecari ringens</i> Merriam, 1901	X	X	X	Pp	
Familia Cervidae					
Subfamilia Capreolinae					
<i>Mazama americana</i> (Erxleben, 1777)	X	X	X		
<i>Mazama pandora</i> Merriam, 1901	X	X		Em	
<i>Odocoileus virginianus</i> (Zimmermann, 1780)	X	X	X		
<i>Odocoileus virginianus yucatanensis</i> (Hays, 1872)	X	X			



Evaluation of black bear (*Ursus americanus*) diet and consequences in its conservation in Sierra de Picachos, Nuevo León, Mexico

Evaluación de la dieta del oso negro (*Ursus americanus*) y las consecuencias en su conservación en la sierra de Picachos, Nuevo León, México

Luis Antonio Juárez-Casillas^{1✉} and Cora Varas²

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

²School of Natural Resources and the Environment, Arizona Fish and Wildlife Research Unit, Tucson, Arizona, 85721, USA.

✉ ljuarez @ibiologia.unam.mx

Abstract. Black bears (*Ursus americanus*) are considered endangered in Mexico. In northern Mexico, bears are considered responsible for preying on livestock, damaging private property, and crops; therefore they are killed to protect locals' livelihoods. There is a need to understand bears' ecological requirements in order to create conservation plans that include human-bear conflict resolution and that reduce the hunting of this endangered species. We studied the diet of black bears in the Sierra de Picachos located in the Northeast portion of the State of Nuevo León, Mexico. Our objective was to determine the diet of black bears during 3 consecutive seasons (i.e., dry, rainy, and post-rainy), and to determine the presence and frequency of livestock and crops remains in bear scats. We collected 169 scats from December 2004 to November 2005, and estimated diet composition using percentage of occurrence and volume of each food item. Plants were the most common item (73.4%), animals (16.8%), and undetermined wood fragments (9.3%). There was no statistically significant difference among seasons. Our analysis also failed to find cattle residues in any of the scats; therefore, black bears in the study site either do not or rarely feed upon livestock. We recommend that management plans include informing local people on bear behavior. Also, specific actions to avoid bear proximity should be implemented along with government actions aimed at improving bear habitat that minimize bear-human conflict in the area.

Key words: Ursidae, habitat use, bear-human conflicts.

Resumen. El oso negro (*Ursus americanus*) es considerado en peligro de extinción en México y se cree que depreda ganado, destruye propiedad privada y cultivos, por lo que los pobladores locales los cazan para proteger su subsistencia. Existe la necesidad de investigar los requerimientos ecológicos de este úrsido para crear planes de conservación que minimicen conflictos entre humanos y osos. Se estudió la dieta del oso negro en la sierra de Picachos, ubicada en la región noreste de Nuevo León, México. Nuestro objetivo fue determinar la dieta del oso negro durante 3 temporadas (secas, lluvias y post-lluvias) y determinar la presencia y frecuencia de ganado y cultivos en los excrementos. Se recolectaron 169 excrementos de diciembre del 2004 a noviembre del 2005 y se estimó la composición de su dieta en porcentaje de presencia y en volumen de cada alimento. Las plantas fueron los elementos más comunes (73.4%), seguido de los animales (6.8%) y fragmentos sin determinar (9.3%). No hubo diferencias estadísticamente significativas entre estaciones. No hubo señales de ganado en las heces. Se recomienda un plan de gestión que incluya información a la población local sobre el comportamiento del oso y acciones específicas para mejorar el hábitat de estos animales y así minimizar los conflictos entre humanos y osos.

Palabras claves: Ursidae, uso del hábitat, conflictos oso-humano.

Introduction

Black bears (*Ursus americanus*) are considered endangered in Mexico (Nom-059-Semarnat-2010) despite their status, they are threatened by fragmentation, loss of

habitat, and poaching (Medellin et al., 2005). Black bears are known to feed on a variety of vegetation, insects and other animals (Holcrof and Herrero, 1991; Bull and Wertz, 2001). They have an opportunistic foraging behavior, and they are influenced by the availability of their food sources (Pelton, 2003). Black bear diet studies in Canada (MacHutchon, 1989), the US (Bull and Wertz, 2001; Greenleaf et. al., 2009), and Mexico (Sierra-Corona et

Recibido: 17 septiembre 2012; aceptado: 13 marzo 2013

al., 2005; Niño-Ramírez 1989; Doan-Crider, 1995) have shown bears eating mostly plants and insects, with a lower percentage of vertebrates, from < 3% in Yukon (MacHutchon, 1989) to > 28% in the Rocky Mountain National Park (Baldwin and Bender, 2009). However, some of these studies are of limited local value because bear diet changes among habitats, years, and seasons.

Black bear habitat overlaps with people in parts of its distribution; bears are perceived as a threat to private property, crops and cattle. Private property damage by bears is common in rural areas; bears become accustomed to feeding from trash or food left outside households (McKinney and Delgadillo, 2004). Occasionally black bears destroy beehives, gardens and private infrastructure in search of food. In some cases, ranchers attract bears inadvertently by placing artificial feeders to supplement food for deer (mostly corn or other commercial foods). Deer feeders are an attraction for bears and many of them become accustomed to the feeders. Black bear predation on mule deer (*Odocoileus hemionus*), white tail deer (*Odocoileus virginianus*), elk (*Cervus elaphus*), moose (*Alces alces*), cattle (*Bos taurus*), and sheep (*Ovis aries*) has been documented in United States and Canada (Murie, 1948; Smith and Follmann, 1993; Singer et al., 1997). Furthermore, black bears are considered as significant predators of calves in areas such as Alaska (Franzmann et al., 1980), Idaho, Wyoming, Alberta, and Minnesota (Schlegel, 1976; Kunkel and Mech, 1994; Horstman and Gunson, 1982).

In Mexico, black bear habitat overlaps with extensive cattle ranching and farmlands, which are the main source of local income. When bears become a nuisance, they are trapped and eliminated to protect cattle and crops. However, the role of bear predation on cattle and local crops in Nuevo León, Mexico, is unknown. Knowledge of bear diet in local areas provides insight into local food items, habitat selection, if and when they feed on cattle or crops. Thus, this information will aid in the effective management of bears in the area.

Fecal analysis is a common method to study diets of large and elusive animals such as black bears (Bull and Wertz, 2001). Food items collected from scats are identified and related to diets through frequency, relative density, or volume (Hellgren, 1993). Our objective is to provide information on the seasonal importance of food items in the diet of black bears inhabiting the Sierra de Picachos, Nuevo León, Mexico.

Materials and methods

Study area. The study area included a region in the south central area of the Sierra de Picachos (Fig. 1), located in the Sierra Madre Oriental, in the sub-province of the Sierras

y Llanuras Coahuilenses, in the State of Nuevo León, Mexico. It has an area of 1 405 km², between 25°50'55" and 26°19'22" N, 99°42'57" al 100°06'40" W (Conabio, 2004). The mean annual temperature is 18° C (low annual mean temperature is 12° C, and the high annual mean temperature is 22° C). The annual rainfall is between 500 cc -2 500 cc (García, 1981). The topography is irregular and the altitude ranges from 400-1 200 m asl (Detenal, 1978). The soil is predominantly litosol with secondary soils of rendzina and limestone regosol (www.inegi.org.mx). Sierra de Picachos includes 3 types of vegetation: scrub, pine, and oak forest (Ramos-Silva, 2004). There is poaching pressure on some wildlife species (e.g., black bear, mountain lion [*Puma concolor*], bobcat [*Lynx rufus*], and jaguarundi [*Puma yagouaroundi*]). The study site is on private land and it is considered a well-conserved sky island (Programa de manejo de la zona sujeta a conservación estatal cerro Picachos, 2002).

Scat Collection. We collected 169 scats along roads and trails opportunistically during weekly hikes in the study area during December of 2004-November of 2005, which covered 3 seasons: dry season (January-July), rainy season (August-October), and post-rainy season (November-December). Each scat was placed in individually labeled paper bags. We assigned each scat a number and recorded date of collection and location (Universal Transverse Mercator coordinates). Scats were air dried to avoid mold from growing until they were processed.

Scat Analysis. We placed the scats individually in cloth bags and washed them by water displacement until clean. We dried the samples at room temperature and separated hair, insects, and plants manually to identify the diet components from each sample. For the identification of the plant material we created a reference collection of plants from the study area. We used electron microscope at the laboratory of plant development at the Facultad de Ciencias, UNAM.

We used patterns in the hair medulla and cortex to determine mammal species using reference catalogues (Arita, 1985; Baca-Ibarra y Sánchez-Cordero, 2004). We present the results as percent occurrence (PO) and importance index (PV). The PO was expressed as the number of times they appeared as a food component in the total number of feces collected (Martínez-Meyer, 1994; Hidalgo, 1998):

$$PO = Fi/N \times 100$$

where: Fi is the total number of scats where food component i is present and N is the total number of scats.

For each element the importance index (PV) was quantified in cubic centimeters (cc) for each month and

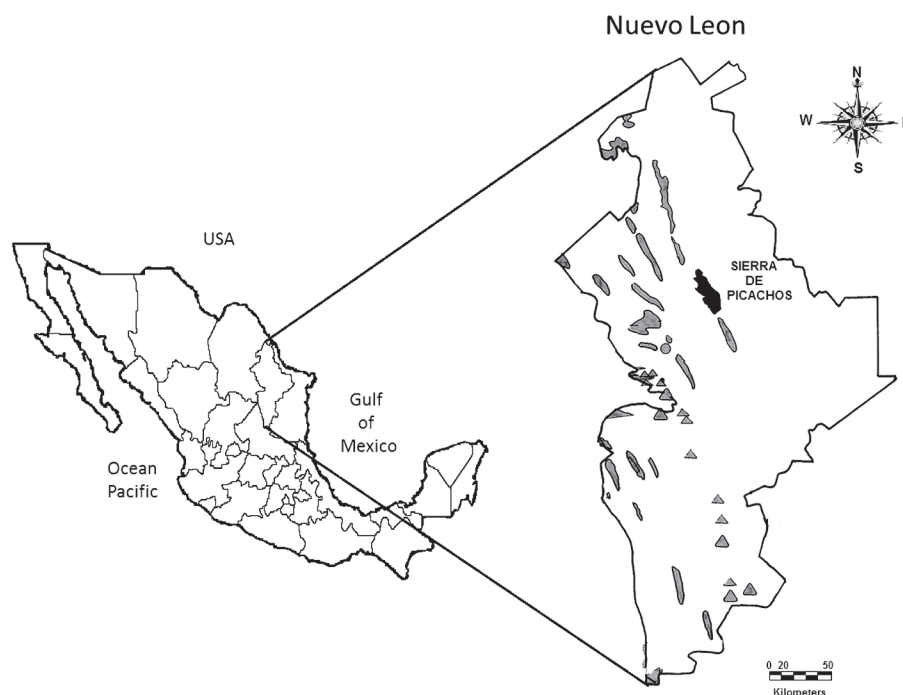


Figura 1. Location of the study area at the state of Nuevo León, Mexico.

for each season. Volumes < 0.2 cc were considered as a trace items. Importance index was calculated as (Niño-Ramírez, 1989):

$$PV = V / \sum V \times 100,$$

where: V is the volume of the samples and $\sum V$ is the sum of the volume of all samples.

We also quantified the importance (I) of each food item as Craighead y Sumner (1982):

$$I = 100 I_m / \sum I_m$$

where: I= importance in percentage; I_m = is given by: $(100 PA / \sum PA) + (100 v / \sum v)$.

To estimate which season had the most trophic diversity (H'), we used the Shannon-Weaver index (Moreno, 2001):

$$H' = \frac{(N \log N) - (\sum f_i \log f_i)}{N}$$

where N is the number of all items in all samples and f_i is the presence of food items i.

We used IBM SPSS Statistics 11 to do the Anova test to determine if the differences in the diversity of component among seasons were statistically significant using $p < 0.05$ (Pardo and Ruiz, 2002).

Results

Scat analysis. Twenty different food items were detected, 73.4% plants, 16.8% animals (i.e., 16.1% invertebrates, 0.7% mammals), and debris (9.8%; mostly pulverized wood fragments and sand). We identified 12 items to the species level, 1 to genus, 4 to a family level, and we were unable to identify 2 items. The hair pattern of the medulla and cortex of the guard hairs found in the scats corresponded to white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) and armadillo (*Dasypus novemcinctus*).

Variation in the percentage of occurrence (PO) of food components. We identified 12 food items: 10 plants, and 2 animals during the dry season (January-July); 12 food items: 8 plants, and 4 animal species during the rainy season (August-October), and 10 different food items from the scats during the post-rainy season (November-December). However, the percent occurrence of the components identified in the scats did not vary between the different months and seasons ($p = 0.65$).

The food items consumed in greatest proportion was the Texas Persimmon (*Diospyros texana*; 19.7%), followed debris, small unidentified and undigested plant fragments and sand; (16.2%), acorns (*Quercus* spp.; 17.7%), thick leaf milk berry (*Chiococca pachyphylla*; 11.8%), prickly pear fruit (*Opuntia* spp.; 10.1%), fiber (undigested and unidentified plant pieces; 7.5%), sotol (*Dasylirion*

texanum; 6.1%), and grapes (*Vitis cinerea*; 4.5%). Within the invertebrate items, mostly beetles (Coleoptera) were found (4.7%), ants, and bees were also found in a smaller percentage as well as other items (0.9%). We found the remains of an armadillo in one scat sample and white-tailed deer in another.

Variation in the percentage of volume (PV) of food components. The total plant material was 4 088 cc, which accounted for 72.71% of total consumption. Animal matter was 64 cc (1.14%), and debris accounted for 1 470 cc (26.15%). The 3 items with the largest PV value present were acorns (16.7%), fiber (14.76%), and Texas Persimmon (13.91%).

Importance of each food item. In general, oak acorns had the highest importance value (17.65%), followed by fiber (13.87%) and then Texas Persimmon (12.04%), other food items had low importance values (< 7.0%).

Trophic diversity. The Shannon-Weaver diversity index (H') was similar during the 3 seasons (dry= 0.85, rainy= 0.87 and post-rainy= 0.88). The Anova test showed no statistically significant differences in the frequency analysis in food items consumed between seasons ($p= 0.65$).

Discussion

The analysis of the scats revealed that black bear diet in the Sierra de Picachos, Nuevo León, Mexico is mostly plants with a low percentage of non-cattle animal items, being insects. These results are consistent with previous studies in Sierra Madre Oriental (Delgadillo-Villalobos, 2001) and other studies in North America (Beeman and Pelton, 1980; Eagle and Pelton, 1983; Maehr and Brady, 1984). During this study, black bears presented a broad food spectrum with little variability in composition between seasons; however the percentage of different items changes between years and localities when results are compared with other studies in Mexico and other parts of North America.

It has been reported that the diet of black bears correlates with the fruiting season of each plant species. Since there is production of acorns all year round, we did not detect any variation on diet in relation with fruiting season. Seed production is highly variable and usually asynchronous, suggesting that reproductive strategies are different between the species of oak (Marroquín, 1997). The high consumption of acorns is probably due to the relative abundance in the region and to the high-energy content; acorns are also relatively high in fat and carbohydrates; additionally contain proteins, vitamins, calcium, and phosphorus (Landers et al., 1979; Eagle and Pelton, 1983).

Fiber consumption in our study site was high compared with other items, but lower than in other studies (Beeman and Pelton, 1980; Graber and White, 1981; Hellgren and Vaughan, 1988). This could be due to the fact that the fruits that are available are richer in water and sugar. Also, the consumption of debris seems to be mostly associated with the consumption of ants (Hellgren, 1993; Noyce et al., 1997). Invertebrates, consisting mainly of ants and beetles, were present in the diet of black bears over 9 months of the study. Their presence could be explained as a source of specific nutrients and amino acids that cannot be obtained from other dietary sources; they are also a rich source of nitrogen and lipids (Noyce et al., 1997). We found very few bees in the scats analyzed, it seems that in our study bees may be related to the consumption of honey; however, Landers et al. (1979), Maehr and Brady (1984) reported bees in stomach contents, but they reported higher amounts of bees than this study.

The consumption of prickly pear (*Opuntia* spp.) was about 50%, higher than the percentages found by Hellgren (1993) in the Big Bend area in Texas (7 to 17%) and Doan-Crider (1995) that reported a similar percentage fruit density in scats analyzed in the foothills of the Burro, Coahuila. Notably, thick leaf milkberry (*Chiococca pachyphylla*) is a species frequently consumed and important for black bear in the Sierra de Picachos; however, this plant species has not been reported in black bear diet for other populations. We found a small percentage of Laredo Oregon-grape (*Mahonia trifoliata*) intake, although there was a high density of fruiting in our study area. This contrasts with a report by Hellgren (1993) in Big Bend National Park, where this fruit was one of the dominant food components in the diet of black bears between the months of May-June.

Bears in the area eat the fruit of *Persea pachypoda* but we found no support for bears consuming the leaves. In contrast, Landers et al (1979) found that black bears from southeastern North Carolina eat only leaves and no fruits of *Persea borbonia*. Hellgren (1993) reported bears eating sotol (*Dasylirion wheeleri*) in the study area in small amounts, similar results were presented by Silva-Hurtado (2004). The Texas persimmon (*Diospyros texana*) was one of the most common fruits consumed by bears, the equivalent of which occurs in the Big Bend National Park during the months of September and October (Doan-Crider, 1995).

For the Sierra de Picachos it has been reported that black bears have killed foals, goats, and sheep (Jiménez-Guzmán et al., 1999); there were also reports of bears eating carrion. Mammals represent a small portion of bear diet; this study, as well as other scat studies in the area has shown a low presence (16.8%) of vertebrate remains and an even lesser presence of cattle and goat remains (Niño-

Ramírez, 1989). We found only small amount of deer and no cattle remains in the diet; therefore we cannot confirm previous reports.

In black bear diet, plants were the most common item, animals and mainly insects were the next most common items, and undetermined wood fragments were least common. There was no statistically significant difference among seasons. We found only small amounts of deer remains, but it is unknown if these were taken through predation or consumed as carrion. Our analysis also failed to find cattle residue in any of the scats; therefore, black bears in this study site either do not, or rarely feed upon livestock. Cattle predation should be managed by personnel trained to differentiate predation by bear, cougar, coyote and bobcat (*Lynx rufus*). The misidentification of livestock deaths due to black bears, usually results in unnecessary trapping and in many cases the elimination of the species.

Another concern is presence of corn in black bear diet, which warrants further monitoring given the propensity of bears to eat crops such as corn and oats. Bears break and smash corn stalks in the process of consuming the entire cob and they can damage large areas of cropland. In the Sierra de Picachos, cornfields are a significant source of income and food for local communities. Fencing has proven to be effective in deterring bears from eating crops, and if possible energizing fences with 3 000 volts should keep bears away. However these fences are expensive and can be cost-prohibitive. Ranchers often face the choice of comparing the cost of bears eating corn vs. the cost of implementing preventive measures, such as fencing or hunting. Therefore, these considerations and trade-offs need to be understood by wildlife managers when developing prevention programs that diminish the hunting of bears in order to protect crops.

Black bears are currently listed as an “endangered species” and it is imperative to assure their long-term survival. Management actions, public involvement and outreach need to be implemented to foster the understanding and participation of local communities in the efforts to protect this endangered species. Bears live where there is shelter, water and food, in some cases these requirements overlap with ranches, farms and even towns. Bear-human conflict is not a new problem, but it is essential to remediate the conflict for the sake of bear survival. We have to find a way for bears to coexist with people. Government officials could implement an extensive and targeted outreach campaign (flyers/signs and/or workshops) for local communities with information regarding how to deal with bear presence on their lands. Specific actions can prevent damage caused by bears, such as not feeding bears, not approaching or harassing

bears, keeping garbage in containers with locking lids, storing livestock feed and pet food in closed containers or inside buildings with closed doors, erecting fences around gardens and crops, among others. Also, there is a need for more governmental action to protect bear habitat and deter bear presence in human settlements such as the removal of invasive woody species, implementing water conservation and erosion control activities. Community-based actions combined with governmental actions would improve black bear habitat and should help maintain the availability of food, water and cover for bears and minimize bear-human conflicts.

Acknowledgments

This paper constitutes a partial fulfillment of the Graduate Program in Biological Sciences of UNAM. L. A. Juárez-Casillas acknowledges the scholarship and financial support provided by the Conacyt and UNAM. We thank the specialists from the National Herbarium (MEXU), UNAM, and the Herbarium (UANL), especially to Martha Virginia Olvera-García. We would like to thank Andrés M. Sada for allowing us to collect samples on his ranch; the researchers from the Organización Vida Silvestre, A. C., Marivel Medrano-Padilla and Cecilia Hernández-Cavazos for their help in the sample collection; Marcela González-Álvarez at the UANL Herbarium for helping in the identification of seeds.

Literature cited

- Arita, H. T. 1985. Identificación de los pelos de guardia dorsales de los mamíferos silvestres del Valle de México. Thesis, Facultad de Ciencias, UNAM. Mexico, D. F. 128 p.
- Baca-Ibarra, I. I. y V. Sánchez-Cordero. 2004. Catálogo de pelos de guardia dorsal en mamíferos del estado de Oaxaca, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 75:383-437.
- Baldwin, R. A. and L. C. Bender. 2009. Food and nutritional components of diets of black bear in Rocky Mountain National Park, Colorado. Canadian Journal of Zoology 87:1000-1008.
- Beeman, L. E. and M. R. Pelton. 1980. Seasonal food and feeding ecology of black bears in the Smoky Mountains. International Conference of Bear Research and Management 4:141-147.
- Bull, E. and T. L. Wertz. 2001. The importance of vegetation, insects and Neonate Ungulates in black bear diet in Northeastern Oregon. Northwest Science 75:244-253.
- Conabio (Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad). 2004. Programa de Manejo de la Zona Sujeta a Conservación Ecológica “Cerro Picachos” Pronatura Noreste A. C.
- Craighead, J. J. and J. S. Sumner. 1982. Evaluation of grizzly bear food plants, food categories, and habitat. In A definitive

- system for analysis of grizzly bear habitat and other wilderness resources, J. J. Craighead, J. S. Sumner and G. B. Scaggs (eds.). Wildlife-Wildland Inst. New York. p. 43-84.
- Delgadillo-Villalobos, J. 2001. Ecología nutricional del oso negro en la Sierra Maderas del Carmen, Coahuila, México. Master thesis, Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, Monterrey. 96 p.
- Detenal (Dirección de estudios del territorio nacional). 1978. Carta topográfica, los nogales g14c87; escala 1:50 000. Secretaría de programación y presupuesto, Mexico, D. F.
- Doan-Crider, D. L. 1995. Food habits of the Mexican black bear, in Big Bend National Park, Texas and Serranías del Burro, Coahuila, Mexico. Master thesis, Texas A&M University-Kingsville, Kingsville. 39 p.
- Eagle, T. C. and M. R. Pelton. 1983. Seasonal nutrition of black bear in the Great Smoky Mountain National Park. International Conference of Bear Research and Management 5:94-101.
- Frantzmann, A. W., C. C. Schwartz, and R. O. Peterson. 1980. Moose calf mortality in summer on the Kenai Peninsula, Alaska. Journal of Wildlife Management 44:764-768.
- García, E., 1981. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México; 1-209 pp.
- Graber, D. M. and M. White. 1981. Black bear food habits in Yosemite National Park. International Conference of Bear Research and Management 5:1-10.
- Greenleaf, S. S., S. M. Matthews, R. G. Wright, J. J. Beecham and H. M. Leithhead. 2009. Food habits of American black bears as a metric for direct management of human-bear conflict in Yosemite Valley, Yosemite National Park, California. Ursus 20:94-101.
- Hellgren, E. C. 1993. Status, distribution, and summer food habits of black bears in Big Bend National Park. Southwestern Naturalist 38:77-80.
- Hellgren, E. C. and M. R. Vaughan. 1988. Seasonal food habits of black bears in Great Dismal Swamp, Virginia-North Carolina. Proceedings Annual Conference Southeast Association Fish and Wildlife Agencies 42:295-305.
- Hellgren, E. C. 1993. Status, distribution, and summer food habits of black bears in Big Bend National Park. International Conference of Bear Research and Management 8:77-80.
- Hidalgo, M. G. 1998. Hábitos alimentarios del coyote (*Canis latrans*) en un bosque tropical caducifolio de la Costa de Jalisco, México. Thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM. México D. F. 57 p.
- Holcroft, A. C. and S. Herrero. 1991. Black bear, *Ursus americanus*, food habits in southwestern Alberta. Canadian Field Naturalist 105:335-345.
- Horstman, L. P. and J. R. Gunson. 1982. Black Bear Predation on Livestock in Alberta Wildlife Society Bulletin 10:34-39.
- Inegi (Instituto de estadística, geografía e informática). Secretaría de programación y presupuesto 1981. Síntesis geográfica del estado de Nuevo León. www.inegi.org.mx; última consulta: 24.X.2004.
- Jiménez-Guzmán, A., M. A. Zúñiga-Ramos and J. A. Niño-Ramírez. 1999. Mamíferos de Nuevo León, México. Universidad Autónoma de Nuevo León. 178 p.
- Kunkel, K. E. and L. D. Mech. 1994. Wolf and bear predation on white-tailed deer fawns. Canadian Journal of Zoology 72:1557-1565.
- Landers, J. L., A. S. Jonson and R. L. Marchinton. 1979. Food and habitat of black bears in southeastern North Carolina. Journal of Wildlife Management 43:143-153.
- Machutchon, A. G. 1989. Spring and summer food habits of black bears in the Pelly River Valley, Yukon. Northwest Science 63:116-118.
- Maehr, D. S. and J. R. Brady. 1984. Food habits of Florida black bears. Journal of Wildlife Management 48:230-235.
- Marroquín, F. R. 1997. Algunos aspectos sobre la fenología, producción de bellota, propagación de seis especies de Encino *Quercus* L. del Estado de Nuevo León. México. Master thesis, Facultad de Ciencias Forestales, UANL, Monterrey. 140 p.
- Martínez-Meyer, E. 1994. Hábitos alimentarios de Lince (*Lynx rufus*) en la Sierra del Ajusco, México. Thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México, D. F. 65 p.
- Medellín, R. A., C. Manterola, M. Valdéz, S. G. Hewitt, D. Doan-Crider and T. E. Fullbright. 2005. History, ecology and conservation of the pronghorn antelope, bighorn sheep and black bear in Mexico. In Biodiversity, ecosystems, and conservation in northern Mexico, J. E. Cartron, G. Ceballos, R. S. Felger (eds.). Oxford University Press, New York. p. 387-404.
- Moreno, C. E. 2001. Manual de métodos para medir la biodiversidad. Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa. Serie Manuales y Tesis SEA. España 84 p.
- Murie, A. 1948. Cattle on grizzly bear range. Journal of Wildlife Management 12:57-72.
- Niño-Ramírez, J. 1989. Análisis preliminar de la dieta de verano del oso negro (*Ursus americanus*), en la Sierra Los Picachos, Higuera, Nuevo León, México. Thesis. Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, Monterrey. 33 p.
- Noyce, K. V., P. B. Kannowski and M. R. Riggs. 1997. Black bears as ant-eaters: seasonal associations between bear myrmecophagy and ant ecology in north-central Minnesota. Canadian Journal of Zoology 75:1671-1686.
- Pardo, A. and M. A. Ruiz. 2002. SPSS 11. Guía para el análisis de datos. McGraw-Hill. Madrid, España. 714 p.
- Pelton, M.R. 2003. Black bear. In Wild mammals of North America: biology, management, and conservation, G. A. Feldhammer and J. A. Chapman (eds.). The Johns Hopkins University Press, Baltimore. p. 547-555.
- Programa de manejo de la zona sujeta a conservación ecológica Cerro Picachos, Nuevo León. 2002. Pronatura Noreste A. C. Instituto Tecnológico y de Estudios Superiores de Monterrey.
- Ramos-Silva, C. 2004. Florística y etnobotánica de la vertiente norte de la Sierra de Picachos, Nuevo León, México. Thesis,

- Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, Monterrey. 56 p.
- Semarnat, 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 de 2010, Segunda Sección, México.
- Schlegel, M. 1976. Factors affecting calf elk survival in north central Idaho. A Progress Report. Proceedings of the Annual Conference of Western Association of State Fish and Game Commissioners 56:342-355.
- Silva-Hurtado, C. 2004. Hábitos alimenticios del oso negro (*Ursus americanus*) en la Sierra de San Luis, Sonora, México. Thesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, UNAM, México, D. F. 56 p.
- Singer, F.J., A. Harting, K.K. Symonds and M. B. Coughenour. 1997. Density dependence, compensation, and environmental effects on elk calf mortality in Yellowstone National Park. *Journal of Wildlife Management* 61:12-25.
- Smith, M. E. and E. H. Follmann. 1993. Black bear denning ecology in interior Alaska. *International Conference of Wildlife Management* 46:845-859.



Nota científica

Nuevos registros de helechos para Tabasco, México

New records of ferns for Tabasco, Mexico

William Cetzal-Ix^{1✉}, Eliana Noguera-Savelli² y Neptalí Ramírez-Marcial²

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Av. del Centenario km 5.5, 77000 Chetumal, Quintana Roo, México.

²El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Conservación de la Biodiversidad. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

✉ rolito22@hotmail.com

Resumen. Se registran 13 novedades de helechos para la flora de Tabasco. Las especies fueron encontradas durante una revisión de ejemplares en el herbario UJAT (Universidad Juárez Autónoma de Tabasco) para preparar una guía ilustrada de los helechos de Tabasco, México. Estas novedades incrementan la pteridoflora de Tabasco a 137 especies, 1 subespecie, 6 variedades y 2 formas. Los nuevos registros son: *Abrodictyum rigidum*, *Blechnum divergens*, *Bolbitis hastata*, *Cyathea decurrentiloba*, *Diplazium ternatum*, *Hemidictyum marginatum*, *Lindsaea arcuata*, *Mickelia bernoullii*, *M. hemiotis*, *Moranopteris taenifolia*, *Polyphlebium hymenophylloides*, *Polypodium echinolepis* y *Pteris biaurita*. Se proporciona un cuadro con información de los registros, ilustraciones de las especies y un mapa de distribución.

Palabras clave: bosque mesófilo de montaña, Huimanguillo, pteridofitas, Tacotalpa, Teapa.

Abstract. Thirteen new records of ferns for the flora of Tabasco are reported herein. The species were found during a revision of specimens in the herbarium UJAT (Universidad Juárez Autónoma de Tabasco) to prepare an illustrated guide to the ferns of Tabasco, Mexico. These additions increase the pteridoflora of Tabasco to 137 species, 1 subspecies, 6 varieties, and 2 forms. The new records are: *Abrodictyum rigidum*, *Blechnum divergens*, *Bolbitis hastata*, *Cyathea decurrentiloba*, *Diplazium ternatum*, *Hemidictyum marginatum*, *Lindsaea arcuata*, *Mickelia bernoullii*, *M. hemiotis*, *Moranopteris taenifolia*, *Polyphlebium hymenophylloides*, *Polypodium echinolepis*, and *Pteris biaurita*. A table with data from the records, illustrations of the species, and a distribution map are provided.

Key words: tropical montane cloud forests, Huimanguillo, pteridophytes, Tacotalpa, Teapa.

Las primeras recolecciones de helechos en Tabasco fueron realizados por Ghiesbreght en 1862-1865 y, más tarde por Linden, en 1890, en los municipios de Huimanguillo, Macuspana y Teapa (Rovirosa, 1909). Sin embargo, el primer estudio formal de helechos para Tabasco fue realizado por el botánico tabasqueño José Narciso Rovirosa-Andrade; en 1909, en su obra Pteridografía del sur de México registró 55 especies y 5 variedades. Posteriormente, Cowan (1983) en la Flora de Tabasco reconoció 89 especies de helechos. Estudios más recientes varían en el número de especies registradas para el estado, Magaña-Alejandro (1992) en Los helechos de Tabasco encontró 116 especies y 2 variedades; Mickel y Smith (2004) en The pteridophytes of Mexico registraron 112 especies, 2 variedades y 4 formas, y Pérez et al. (2005) en el libro de Biodiversidad de Tabasco consignan 85

especies y 1 variedad.

Durante una revisión de helechos en los herbarios del Colegio de Posgraduados, Campus Tabasco (CSAT) y de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco (UJAT) para la preparación de una guía ilustrada de los helechos de Tabasco, México, se identificaron 13 especies como nuevos registros para el estado (Cuadro 1, Figs. 1-3). La determinación de los especímenes se realizó con base en los trabajos de Davidse et al. (1995) y Mickel y Smith (2004). En el Cuadro 1 se indica la información de la etiqueta de cada ejemplar revisado; cuando los tipos de vegetación no fueron descritos en la etiqueta se dedujeron de la revisión de los mapas de vegetación del Inegi (2011). Diez de los nuevos registros aquí presentados fueron recolectados en el municipio de Huimanguillo, 1 en Huimanguillo y Teapa y otro en Tacotalpa (Cuadro 1, Fig. 1).

Agradecemos al proyecto FORDECYT 143303, Gestión y estrategias de manejo sustentable para el

Recibido: 31 enero 2013; aceptado: 09 abril 2013

Cuadro 1. Nuevos registros de helechos para Tabasco

Familia/especies	Municipio	Forma de vida	Tipo de vegetación	Altitud (m)	Distribución en México	Colector
Blechnaceae						
<i>Blechnum divergens</i> (Kunze) Mett. *	Huimanguillo	E	BMM	1 000	CHIS/GRO/OAX	GE et al. 27(UJAT).
Cyatheaceae						
<i>Cyathea decurrentiloba</i> Domin *	Huimanguillo/Teapa	T	BMM/SAP	200-1 000	CHIS/OAX/VER	GU et al. 6073; GE et al. 1, 14, 36; OR et al. 5234 (UJAT).
Dryopteridaceae						
<i>Bolbitis hastata</i> (E. Fourm.) Hennipman *	Huimanguillo	T/EP	BMM	990	CHIS/OAX/VER	GA et al. 21 (UJAT).
<i>Mickelia bernoullii</i> (Kuhn ex Christ) R. C. Moran, Labiak y Sundue	Huimanguillo	T	SAP	150-255	CHIS/OAX/VER	GU et al. 5011, 6228 (UJAT).
<i>Mickelia hemiotis</i> (Maxon) R. C. Moran, Labiak y Sundue *	Huimanguillo	T	BMM/SAP/VS	380-900	OAX/VER	GE et al. 4, 20; GU 4109, 5359; GU et al. 5080 (UJAT).
Hemidictyaceae						
<i>Hemidictyum marginatum</i> (L.) C. Presl	Huimanguillo	T/EP	BMM	870	CHIS/OAX/VER	OR 5164 (UJAT).
Hymenophyllaceae						
<i>Abrodictyum rigidum</i> (Sw.) Ebiyara y Dubuisson *	Huimanguillo	T/E	BMM	1 000	CHIS/OAX/VER	GA et al. 11 (UJAT).
<i>Polyphelebium hymenophylloides</i> (Bosch) Ebiyara y Dubuisson *	Huimanguillo	E/EP	BMM	1 000	CHIS/HGO/MEX/MOR/OAX/VER	GA et al. 24 (UJAT).
Lindsaeaceae						
<i>Lindsaea arcuata</i> Kunze *	Huimanguillo	T	BMM	980	CHIS/OAX	GE et al. 33 (UJAT).
Polypodiaceae						
<i>Moranopteris taenifolia</i> (Jenman) R. Y. Hirai y J. Prado *	Huimanguillo	E	SAP	270-900	CHIS/OAX/VER	GE 34; LO et al. 26, 26b (UJAT).
<i>Polypodium echinolepis</i> Fée *	Huimanguillo	E	BMM	900	CHIS/MICH/MOR/OAX/PUE/VER	GA et al. 9 (UJAT).
Pteridaceae						
<i>Pteris biaurita</i> L.	Tacotalpa	T	SMSP	50	CHIS/GRO/NAY/OAX/VER	GE 134 (UJAT).
Woodsiaceae						
<i>Diplazium ternatum</i> Liebm. *	Huimanguillo	T/EP	BMM	1 000	CHIS/GRO/HGO/OAX/ PUE/VER	GE et al. 3, 18, 19 (UJAT).

Forma de vida: T= terrestre; E= epífita; EP= epipétrica. Tipo de vegetación: BMM= bosque mesófilo de montaña; SAP= selva alta perennifolia; SMSP= selva mediana subperennifolia; VS= vegetación secundaria. Distribución registrada en México (basada en Mickel y Smith, 2004): CHIS= Chiapas; HGO= Hidalgo; MEX= Estado de México; MICH= Michoacán; MOR= Morelos; NAY= Nayarit; OAX= Oaxaca; VER= Veracruz. Colectores: GA= Gaspar; GE= Génico; GU= Guadarrama; LO= López; OR= Ortiz. Las especies marcadas con asterisco (*) provienen de la localidad La Antena de Microondas Huimanguillo, cerro de las Flores.

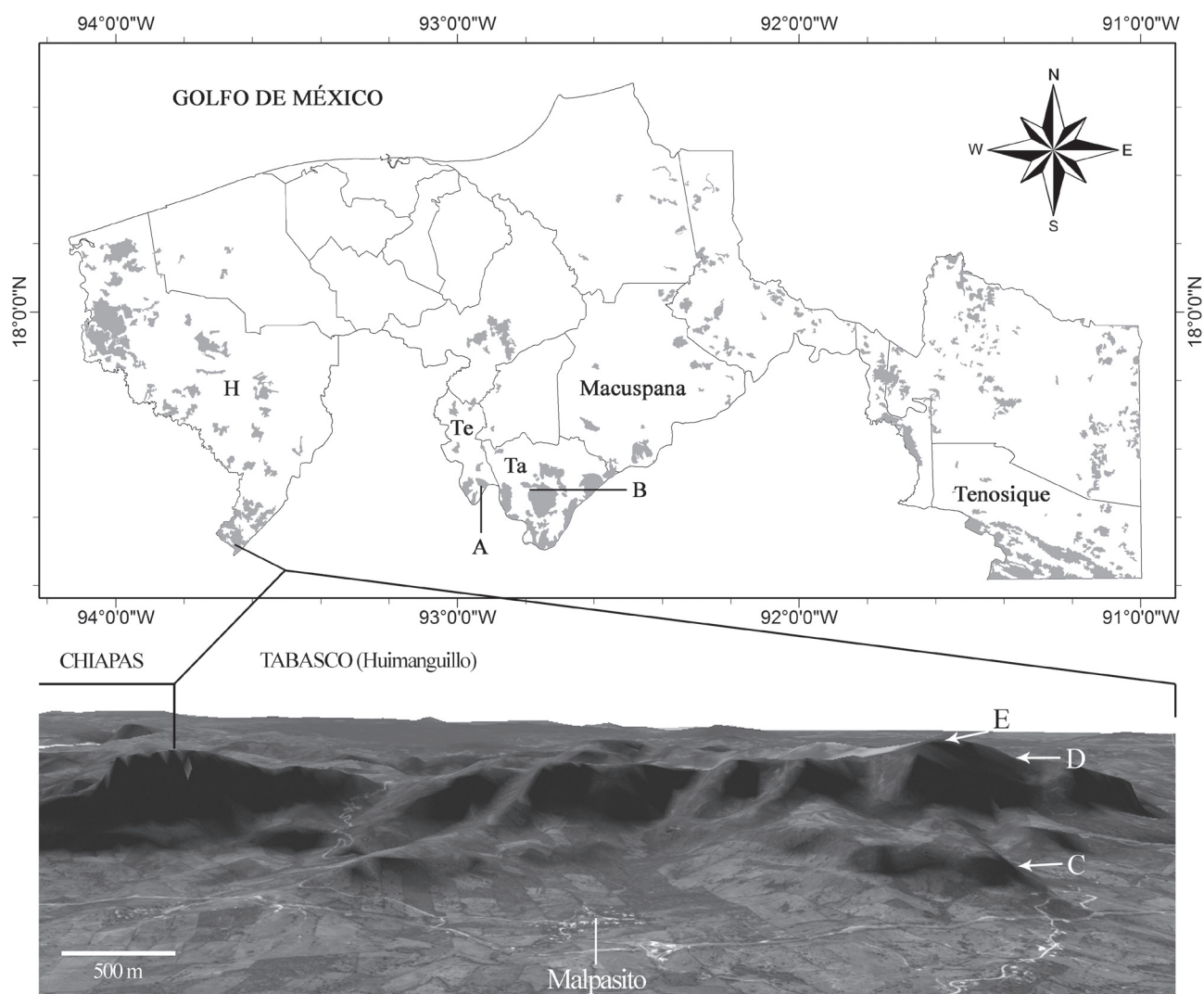


Figura 1. Ubicación de los nuevos registros de Tabasco (municipios: H= Huimanguillo, Ma= Macuspana, Ta= Tacotalpa, Te= Teapa, Teno= Tenosique). A, *Cyathea decurrentiloba*. B, *Pteris biaurita*. C, *Mickelia bernoullii*. D, *Hemictium marginatum*. E, especies restantes de la localidad La Antena de Microondas Huimanguillo, cerro de las Flores.

desarrollo regional en la cuenca hidrográfica transfronteriza Grijalva, así como a la Secretaría de recursos naturales y protección ambiental (Sernapam) de Tabasco por el financiamiento para visitar los herbarios CSAT y UJAT. El primer autor agradece al Conacyt por la beca 162579 otorgada para estudios doctorales. La segunda autora agradece al ECOSUR por la beca posdoctoral. Los autores

agradecen a las curadoras de los herbarios CSAT y UJAT por las facilidades otorgadas para la revisión del material de herbario. A Miguel Martínez-Icó de ECOSUR, por su colaboración durante la revisión de herbario. Agradecemos a Fernando Chiang-Cabrera y a los 2 revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias.

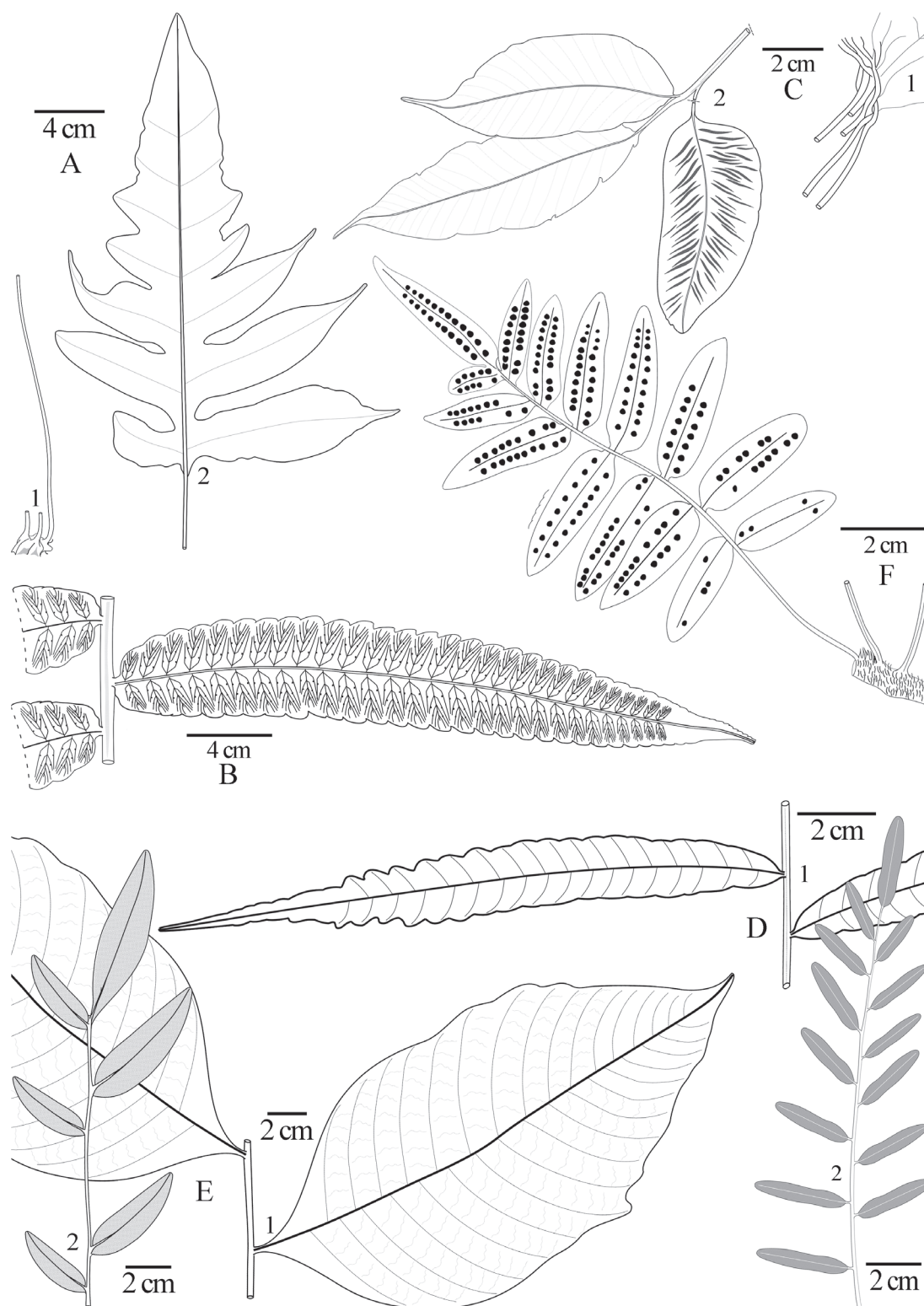


Figura 2. Nuevos registros de Tabasco. A, *Bolbitis hastata* (1, hábito; 2, lámina estéril). B, *Cyathea decurrentiloba*. C, *Diplazium ternatum* (1, hábito y rizoma; 2, fronda). D, *Mickelia bernoullii* (1, pinna estéril; 2, pinna fértil). E, *Mickelia hemiotis* (1, pinna estéril; 2, pinna fértil). F, *Polypodium echinolepis*.

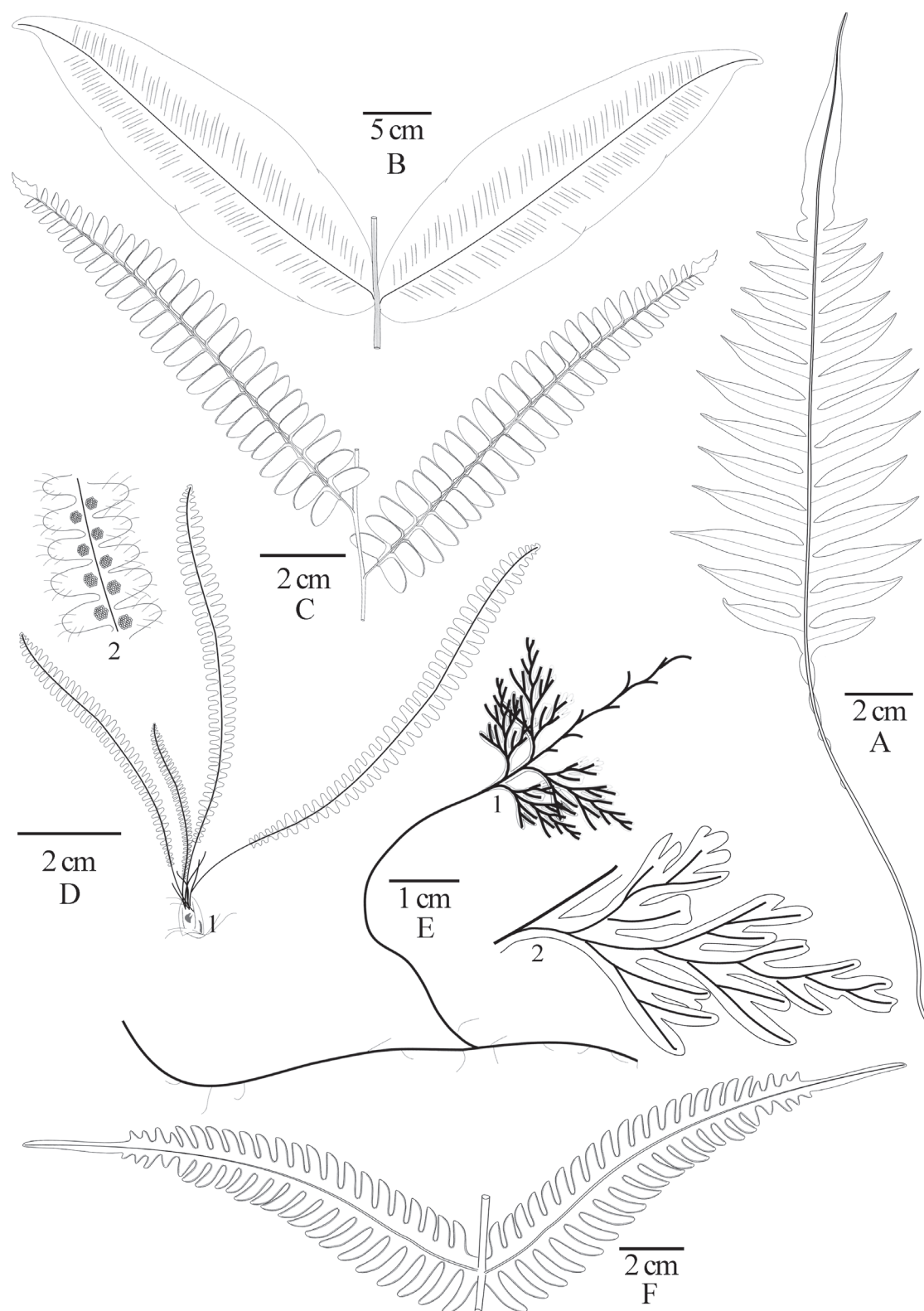


Figura 3. Nuevos registros de Tabasco. A, *Blechnum divergens*. B, *Hemidictyum marginatum*. C, *Lindsaea arcuata*. D, *Moranopteris taenifolia* (1, hábito; 2, detalle de la lámina). E, *Polyphlebium hymenophylloides* (1, hábito; 2, pinna). F, *Pteris biaurita*.

Literatura citada

- Cowan, C. P. 1983. Listados florísticos de México. I. Flora de Tabasco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 123 p.
- Davidse, G., M. Sousa S. y S. Knapp (eds.). 1995. Flora Mesoamericana. Vol. 1: Psilotaceae a Salvinaceae. Universidad Nacional Autónoma de México/Missouri Botanical Garden/The Natural History Museum, México, D. F. 470 p.
- Inegi, 2011 (Instituto nacional de estadística, geografía e informática). Vegetación de Tabasco. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, Aguascalientes, Aguascalientes. <http://mapserver.inegi.gob.mx/geografia/espanol/estados/tab/agri.cfm?c=444&e=07>; última consulta: 21.I.2013.
- Magaña-Alejandro, M. A. 1992. Helechos de Tabasco. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Villahermosa. p. 273.
- Mickel, J. T. y A. R. Smith. 2004. The pteridophytes of Mexico. Vol. 88. The New York Botanical Garden Press, Nueva York. 1055 p.
- Pérez, L. A., M. Sousa, A. A. Hanan, F. Chiang y P. Tenorio. 2005. Vegetación terrestre. In Biodiversidad del estado de Tabasco, J. Bueno, E. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM-Conabio, México, D. F. p. 65-110.
- Rovirosa, J. N. 1909. Pteridografía del sur de México. O sea clasificación y descripción de los helechos de esta región, precedida de un bosquejo de la flora general. Imprenta de Ignacio Escalante, México, D. F. 298 p.



Nota científica

Dos nuevas combinaciones en Vernonieae (Asteraceae) de México

Two new combinations in Vernonieae (Asteraceae) of Mexico

Rosario Redonda-Martínez[✉] y José Luis Villaseñor

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

✉ mrrm.unam@yahoo.com.mx

Resumen. Estudios taxonómicos recientes en la tribu Vernonieae (Asteraceae) obligan a reconsiderar la posición taxonómica de algunos taxones de la flora de México. Por tal motivo, es necesario hacer nuevas combinaciones para colocar adecuadamente en sus respectivos géneros a 2 especies previamente ubicadas en el género *Vernonia*: *Critoniopsis feddema* (McVaugh) Villaseñor y Redonda-Martínez, y *Lepidonia wendtiana* (B. L. Turner) Redonda-Martínez y Villaseñor.

Palabras clave: *Critoniopsis*, *Lepidonia*, cambios nomenclaturales.

Abstract. Recent taxonomic studies in the tribe Vernonieae (Asteraceae) make necessary to consider the taxonomic position of several taxa of the flora of Mexico. Accordingly, 2 new combinations are required to place in their proper genera 2 species formerly placed in the genus *Vernonia*: *Critoniopsis feddema* (McVaugh) Villaseñor and Redonda-Martínez, and *Lepidonia wendtiana* (B. L. Turner) Redonda-Martínez and Villaseñor.

Key words: *Critoniopsis*, *Lepidonia*, nomenclatural changes.

La tribu Vernonieae (Asteraceae) ha mantenido la circunscripción taxonómica propuesta por Cassini (1816), considerando al género *Vernonia* Schreb. s.l. como el más diverso dentro de la tribu con poco más de 1 000 especies. No obstante, dada la diversidad morfológica de este género, los problemas taxonómicos derivados de su estudio han sido constantes. Robinson y colaboradores han realizado en fechas recientes diversos estudios taxonómicos que han resultado en la segregación de nuevos géneros a partir de *Vernonia* s.l. (Robinson y Funk, 1987; Robinson, 1993; Robinson, 1999; Keeley y Robinson, 2009); algunos de esos géneros segregados corresponden a secciones previamente propuestas de *Vernonia* s.l. Tales estudios al parecer reflejan mejor las relaciones filogenéticas entre los miembros de la tribu (Keeley y Robinson, 2009), dando lugar a un arreglo taxonómico más coherente.

Mediante la constante revisión de material herborizado de la tribu Vernonieae en México y siguiendo las nuevas propuestas de clasificación (Robinson, 1999), ha sido posible identificar un par de taxones tradicionalmente incluidos en el género *Vernonia*. Siguiendo las nuevas

concepciones taxonómicas, tales especies deberían estar incluidas en los géneros *Critoniopsis* Sch. Bip. y *Lepidonia* S. F. Blake, razón por la cual se proponen 2 nuevas combinaciones.

Critoniopsis feddema (McVaugh) Villaseñor y Redonda-Martínez, comb. nov.

Basionimo: *Vernonia feddema* McVaugh, Contr. Univ. Michigan Herb. 9(4):480, 1972. Tipo: **México**. Nayarit. Municipio Tepic. Pastures and clearings ca. 5 km NE of Puga (ca. 15 km NE of Tepic). 1 000 m. 22 ago 1959, T. C. Feddema 846A (holotipo: MICH <http://quod.lib.umich.edu/h/herb2ic/x-mich1107861/mich1107861.tif>).

Distribución. Especie endémica de Nayarit, hasta el momento sólo conocida de la colección tipo.

Fenología. Florece y fructifica en el mes de agosto.

Hábitat. En bosque tropical caducifolio. En elevaciones de 1 000 m.

El género *Critoniopsis* se diferencia de otros géneros de Vernonieae por la presencia de filarios deciduos y las cabezuelas con menos de diez flores. En la propuesta taxonómica tradicional, este género se ubicaría en la subsección *Eremosia* (DC.) Benth. y Hook. f. del género *Vernonia* s.l., subgénero *Vernonia* (Jones, 1973). Sin

Recibido: 29 noviembre 2012; aceptado: 24 febrero 2013

embargo, en una propuesta posterior, Jones (1979) considera a *Eremosis* (DC.) S. B. Jones como una subsección de la sección *Vernonia* dentro del subgénero *Vernonia*. No obstante, aceptando la propuesta de clasificación de Robinson (1999), quien reubica a los miembros de dicha sección en el género *Critoniopsis*, es necesario realizar el cambio nomenclatural al género *Critoniopsis*.

Lepidonia wendtiana (B. L. Turner) Redonda-Martínez y Villaseñor, comb. nov.

Basónimo: *Vernonia wendtiana* B. L. Turner, Phytologia 82(4):275, 1997. Tipo: **México**. Oaxaca. Municipio Santa María Chimalapa. Sierra de Tres Picos, central part N side, along ridge (between arroyo Garrobo) that rises S-ward toward the main E-W ridge and cerro Picotzuc, S of "Puerto Oriental"; ca. 16.5 straight-line km SSE of La Laguna, Veracruz. 17°7'50" N, 94°27'55" O. 1 000-1 100 m. 3 abr 1996, T. Wendt et al. 6 745 (holotipo: MEXU isotipos: MO <http://images.mobot.org/tropicosdetailimages/TropicosImages2/027/84AE30B7-7E57-4807-B85F-37AC45C84BAD.jpg>!, TEX).

Distribución. Especie endémica del extremo SE de Oaxaca, hasta la fecha solamente conocida de la región de Los Chimalapas.

Fenología. Florece y fructifica en el mes de abril.

Hábitat. En bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio. En elevaciones de 600-1 100 m.

Material adicional examinado: Oaxaca: municipio Santa María Chimalapa: Cabecera del río Solozúchil, arroyo Garrobo, sierra Tres Picos. 2 abr 1996 Tenorio 19 322 (MEXU).

El género *Lepidonia* fue descrito por Blake (1936), diferenciándolo de otros miembros de la tribu Vernonieae por la presencia de páleas en el receptáculo, característica que comparte con los géneros *Bolanosa* A. Gray (Subtribu Leiboldiinae H. Rob.) de México y *Heterocoma* DC. (Subtribu Sipolisiinae H. Rob.) de Brasil. No obstante, la presencia de páleas sólo se observa en la especie tipo, aunque otras características comunes que presentan las especies de *Lepidonia* son los filarios con apéndices apicales prominentes y el vilano amarillento. La revalidación taxonómica del género *Lepidonia* fue hecha por Robinson y Funk (1987), después de realizar un análisis filogenético, por medio del cual determinan que la presencia de páleas en el receptáculo no es el único carácter para diferenciar al género, sino que además tiene otras características diagnósticas, como la presencia de pocas cabezuelas con flores numerosas, los aquenios 5-acostillados glabros y

el vilano deciduo. *Vernonia wendtiana* comparte dichas características, por lo que se considera como una especie más del género *Lepidonia* y, con el fin de mantener la congruencia de las nuevas propuestas de clasificación, se propone esta nueva combinación.

Se agradece al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Conacyt por la beca (263523) otorgada a la primera autora para realizar estudios de posgrado. A María del Rosario García-Peña por las facilidades otorgadas para consultar el material depositado en la colección tipo del Herbario Nacional de México (MEXU).

Literatura citada

- Blake, S. F. 1936. *Lepidonia* a new genus of Vernonieae, with a nomenclatural note on the name *Leiboldia*. Journal of the Washington Academy of Sciences 36:452-460.
- Cassini, A. H. G. 1816. Troisième mémoire sur les Synanthérées. Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts 76:249-275.
- Jones, S. B. Jr. 1973. Revision of *Vernonia* section *Eremosis* (Compositae) in North America. Brittonia 25:86-115.
- Jones, S. B. Jr. 1979. Synopsis and pollen morphology of *Vernonia* (Compositae: Vernonieae) in the New World. Rhodora 81:425-447.
- Keeley, S. C. y H. Robinson. 2009. Vernonieae. In Systematics, evolution and biogeography of the Compositae, V. A. Funk, A. Sussana, T. F. Stuessy y R. J. Bayer (eds.). IAPT. Vienna. p. 439-469.
- McVaugh, R. 1972. Compositarum Mexicanorum Pugillus. Contributions from the University of Michigan Herbarium 9:359-484.
- Robinson, H. 1993. A review of the genus *Critoniopsis* in Central and South America (Vernonieae: Asteraceae). Proceedings of the Biological Society of Washington. 106:606-627.
- Robinson, H. 1999. Generic and subtribal classification of American Vernoniae. Smithsonian Contributions to Botany 89:1-116.
- Robinson, H. y V. A. Funk. 1987. A phylogenetic analysis of *Leiboldia*, *Lepidonia*, and a new genus *Stramentopappus* (Vernonieae: Asteraceae). Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 108:213-228.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org>; última consulta 28.XI.2012.
- Turner, B. L. 1997. New species of *Vernonia* (s.l.), section *Leiboldia* (Asteraceae, Vernonieae), from easternmost Oaxaca, Mexico. Phytologia 82:275-277.
- University of Michigan Herbarium Vascular Plant Type Collection with Specimen Images. <http://www.quod.lib.umich.edu/cgi/i/image/image-idx?c=herb2ic>; última consulta 28.XI.2012.



Nota científica

Ulmus ismaelis (Ulmaceae) y *Pilocarpus racemosus* var. *racemosus* (Rutaceae), nuevos registros para la flora de Chiapas, México

Ulmus ismaelis (Ulmaceae) and *Pilocarpus racemosus* var. *racemosus* (Rutaceae), new records for the flora of Chiapas, Mexico

Angelita López-Cruz[✉], Héctor Gómez-Domínguez, Miguel Ángel Pérez-Farrera y J. Anahí Espinoza-Jiménez

Herbario Eizi Matuda, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento norte poniente 1150, Col. Lajas Maciel, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

✉ lopezcrz_angel@yahoo.com.mx

Resumen. Se registran *Ulmus ismaelis* Todzia et Panero (Ulmaceae) y *Pilocarpus racemosus* Vahl. var. *racemosus* (Rutaceae) como nuevas contribuciones para la flora de Chiapas, el segundo se trata de un nuevo registro de género para el estado y de una variedad para Mesoamérica. La distribución de las especies enfatiza la existencia de afinidades florísticas en los bosques del sur de México con los del Centro y Sudamérica.

Palabras clave: bosque tropical caducifolio, cañada Juan Crispín, afinidades florísticas.

Abstract. *Ulmus ismaelis* Todzia et Panero (Ulmaceae) and *Pilocarpus racemosus* Vahl. var. *racemosus* (Rutaceae) are reported as new records for Chiapas; the latter is the first report for the genus in Chiapas and a variety for Mesoamerica. The geographical distribution of this species emphasizes the floristic relationship between the southern forests of Mexico and those of Central America.

Key words: tropical dry forest, ravine Juan Crispín, floristic affinities.

La causa de la alta biodiversidad de México ha sido uno de los principales temas de discusión en el campo de la botánica en décadas recientes. Una de las explicaciones se basa en la localización del país entre 2 regiones fisiográficas: la Neártica y la Neotropical (Koleff et al., 2008; Luna-Vega, 2008). Las afinidades con el sur colocan una parte de México en el reino florístico Neotropical y sugieren que una porción importante de la flora mexicana se ha originado en América Central y del Sur. Por otra parte, muchos de los linajes que actualmente se encuentran en el Neotrópico parecen haberse originado en México y emigrado al sur, o bien, llegado a México y al Neotrópico de otras partes del mundo (Haffter et al., 2008).

Así, las floras del sur de México, Centro y Sudamérica presentan grandes similitudes (Rzedowski, 1983; Estrada-Loera, 1991; Koleff et al., 1998) y, es a través de las exploraciones botánicas donde se sientan las bases para determinar estas afinidades.

En el 2011, se realizaron diversas visitas a la cañada Juan Crispín que conecta a los municipios de Tuxtla Gutiérrez y San Fernando en el estado de Chiapas, con el propósito de elaborar un inventario florístico. Entre las especies colectadas se descubrieron 2 nuevos registros para la flora del estado: *Ulmus ismaelis* Todzia et Panero (Ulmaceae) y *Pilocarpus racemosus* Vahl. var. *racemosus* (Rutaceae). Se determinaron como nuevas contribuciones después de la revisión de literatura (Kaastra, 1982; Todzia y Panero, 1998; Linares, 2005) y de la consulta de especialistas como José L. Panero, quien colecta y describe *U. ismaelis* y Jackie Kallunki, especialista en Rutaceae; después de las revisiones en los herbarios del Instituto de Ecología (INECOL), Faustino Miranda (CHIP), Eizi Matuda (HEM), Missouri Botanical Garden (MO) y Herbario del Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (ECOSUR) y de las bases de datos en línea del MO, California Academy of Sciences (CAS), Royal Botanic Gardens (KEW), New York Botanical Garden (NY) y Field Museum (F). También se utilizaron fotografías de ejemplares de *P. racemosus* var. *racemosus*, depositados en el herbario del Instituto

Recibido: 08 enero 2013; aceptado: 21 marzo 2013

de Biología de la UNAM (MEXU) para obtener datos de hábitat y comparar características vegetativas entre éste y el ejemplar colectado en la cañada Juan Crispín.

Los individuos de *U. ismaelis* y *P. racemosus* var. *racemosus* se encontraron en vegetación riparia dentro de un paisaje dominado por Bosque Tropical Caducifolio (BTC), de acuerdo con la clasificación de Rzedowski (1996), en la Depresión Central de Chiapas a una altitud de 803 m. El área de distribución de *U. ismaelis* apoya la aseveración acerca de la existencia de afinidades biogeográficas entre los bosques de México y Centroamérica; con base en esto, podría esperarse que *P. racemosus* var. *racemosus* pronto pueda ser registrado en Centroamérica.

Ulmus ismaelis Todzia et Panero

Tipo: México. Oaxaca: distrito Santiago Juxtlahuaca, municipio Santos Reyes Tepejillo, al fondo del cañón La Cruz, 4 km al N de Santos Reyes Tepejillo sobre la carretera a Santa María Hindú, 1 525 m, 17°27'35.3" N, 97°56'02.2" O, 16 Jun 1996, Panero y Calzada 6573.

Todzia y Panero (1998) publicaron un artículo donde describen a *U. ismaelis* como una nueva especie para el

estado de Oaxaca. En ese entonces, se consideraba como una especie endémica de los bosques riparios del sistema del río Mixteco (Todzia y Panero, 1998). Sin embargo, Linares (2005) publica un nuevo rango de distribución para esta especie basada en revisiones de material de herbario e incluye a localidades de El Salvador y Honduras. La figura 1 muestra la distribución actual de *U. ismaelis* basada en las publicaciones existentes y los ejemplares colectados en la cañada Juan Crispín. Ahora se sabe que esta especie posee un amplio rango de distribución, que puede seguir aumentando a través de los trabajos de campo.

Desafortunadamente, no fue posible coincidir con la época de floración del árbol, de manera que los ejemplares de México aún no pueden compararse con las colectas con flores de Centroamérica debido a que el ejemplar tipo únicamente posee frutos. Linares (2005) comenta que los frutos de las plantas hondureñas son idénticos a los colectados por Panero y Calzada (6573), en su forma, consistencia y tamaño. Las características de los frutos encontrados son iguales a los colectados en Oaxaca, por tanto, similares a los de Centroamérica.

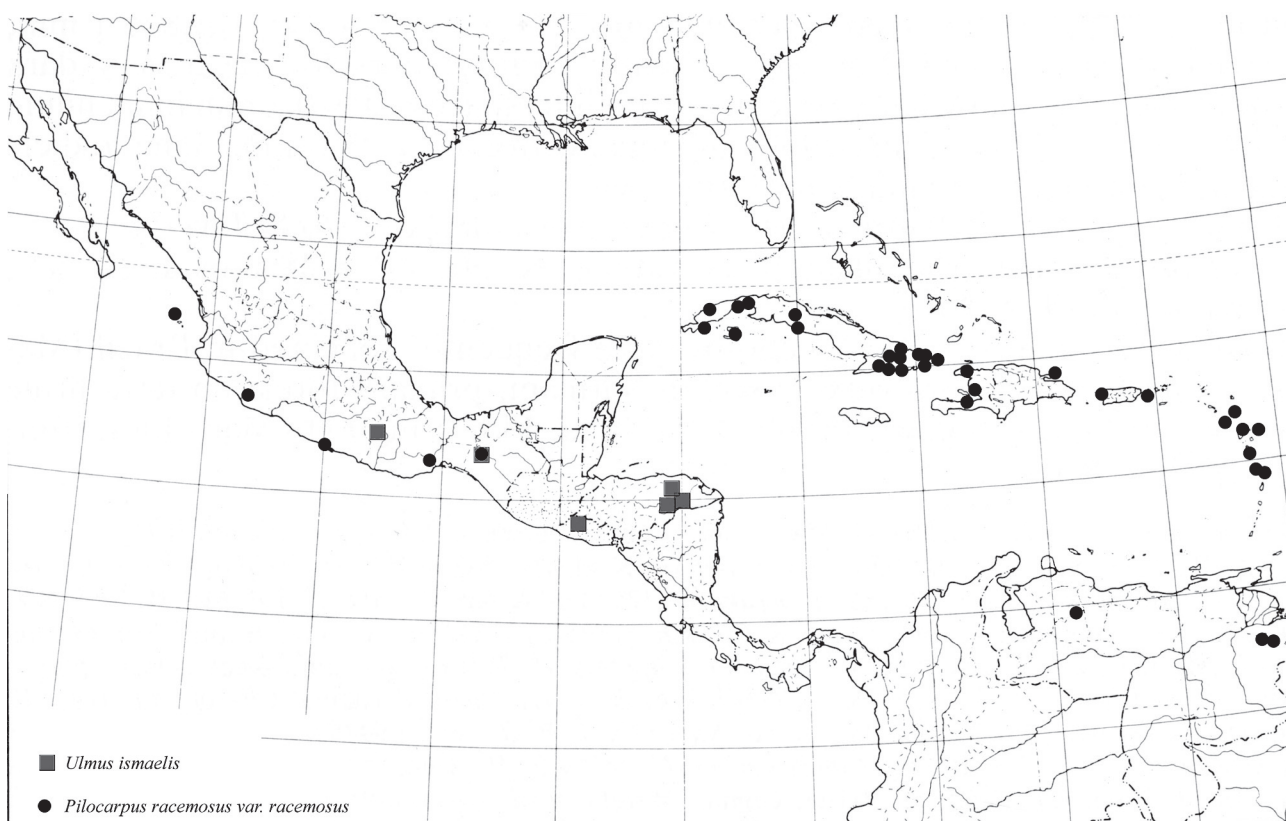


Figura 1. Distribución actual de *Ulmus ismaelis* y *Pilocarpus racemosus* var. *racemosus* (Modificado de Kaastra, 1982 y Linares, 2005).

Hábitat: *Ulmus ismaelis* se encontró creciendo cerca de un río intermitente sobre suelo rocoso. Su preferencia por ambientes rocosos y cercanos al agua son condiciones también reportadas en las localidades de Oaxaca (arroyos intermitentes) (Todzia y Panero, 1998) y de Centroamérica (vegetación riparia o cerca de cauces de agua) (Linares, 2005). Al parecer, es una especie asociada a ambientes riparios de BTC, tal vez sin importar los niveles altitudinales, que en Oaxaca se reportan a 1 500 m, en Chiapas a 800 m y en Centroamérica de 500 a 700 m. Entre las especies de *Ulmus* de México y Mesoamérica, *U. ismaelis* destaca por poseer las sámaras más grandes, de 2 a 3 cm. En la cañada Juan Crispín, los frutos maduran en el mes de junio.

Ejemplar examinado: Chiapas. Municipio de San Fernando: cañada Juan Crispín, entrada por la colonia 16 de septiembre; 16°48'52.3" N, 93°10'20.2", 803 m snm. López Cruz A. y García Ruiz G. K. 1437 (árbol de 10 m, aproximadamente), 28 de junio de 2011 (HEM).

Pilocarpus racemosus* var. *racemosus

Tipo: West Indies: Leeward Islands, Montserrat; Ryan s.n.

Es una nueva variedad para flora Mesoamericana y un nuevo registro de género para la flora de Chiapas. Está ampliamente distribuida en las Antillas; en Sudamérica existen colectas solamente de Venezuela y, en México, de acuerdo con la ubicación de las selvas secas del mundo (Bezaury, 2010) podría tratarse de un componente de los BTC del Pacífico mexicano en los estados de Michoacán, Guerrero, Nayarit, Oaxaca y Chiapas (Fig. 1). Las características del ejemplar colectado concuerdan con las descripciones de *P. racemosus* realizadas por Kaastra (1982) y Liogier (1988) en cuanto a estructuras vegetativas, frutos y semillas. *Pilocarpus racemosus* es una especie con mucha variación en sus caracteres; uno de los más visibles es el tipo de hojas. El carácter que distingue al ejemplar identificado como var. *racemosus* es la presencia de pelos translúcidos en las pérulas de las yemas terminales y cilios (Kaastra, 1982) en la región apical de las pérulas. En cuanto a características distintivas podemos mencionar que es un arbusto de 4 a 6 metros de altura, completamente glabro, excepto por la pubescencia de las yemas, carácter que la distingue de *P. racemosus* var. *yucatanus*, la cual presenta pubescencia en el pecíolo, la vena principal y la base de los foliolos (Kaastra, 1982); las hojas, en su mayoría presentan 3 foliolos con ápice mucronado; en menor proporción se observan hojas con 1, 2 o raramente 4 o 5 foliolos, a diferencia de los ejemplares colectados en Nizanda, Oaxaca, en los que se observan hojas parapinnadas y es común observar hojas con 4 a 6 foliolos; es probable que la producción de éstos esté en

función de la disponibilidad continua de agua (Strasburger et al., 1997). Las infrutescencias son largas y pueden llegar hasta 30 cm de longitud cuando los frutos están jóvenes; las glándulas son muy evidentes en las hojas y frutos maduros de ejemplares secos.

Hábitat: *Pilocarpus racemosus* var. *racemosus* comparte las condiciones de hábitat con *U. ismaelis*. De acuerdo con las revisiones de ejemplares de la base de datos del MO, en las colectas de la cañada Juan Crispín y en las publicaciones de Pérez et al. (2001) y Gallardo et al. (2005), se puede decir que es una especie que habita en ambientes riparios o asociados a condiciones altas de humedad dentro de BTC. En el sitio de colecta los frutos se empiezan a formar en diciembre y maduran en abril.

Material examinado: Chiapas. Municipio de San Fernando: cañada Juan Crispín, entrada por la colonia 16 de septiembre, 16°48'52.3" N, 93°10'20.2", 803 m snm, Angelita López Cruz 1457, 20 de diciembre de 2011; Angelita López Cruz 1489, 14 de abril de 2012. Oaxaca. Distrito Juchitán, Asunción Ixtaltepec (material fotográfico): Nizanda, arroyo Chivela. 1 km al N del Agua Tibia, 16°40'43" N, 95°0'43", 150 m snm, E. A. Pérez-García y B. Reyes Ríos, 1735, 23 de enero de 1999; a 500 m en línea recta al N de Nizanda, bosque ripario hacia el Agua Tibia, 16°40'02" N, 95°0'35", 11 m snm, E. A. Pérez-García, 2037a, 2037b, 03 de noviembre del 2000.

Ulmus ismaelis y *Pilocarpus racemosus* var. *racemosus* comparten el espacio con especies como *Aphananthe monoica*, *Bursera simaruba*, *Brosimum alicastrum*, *Eugenia breedlovei*, *Licaria caudata*, *Guatteria amplifolia*, *Ficus maxima*, *Neea psychotrioides*, *Chamaedorea plumosa*, *Bunchosia lindeniana*, *Erythroxylum havanense* y *Myriocarpa cordifolia*, entre otras. Se esperan nuevas localidades de ambas especies a lo largo de Mesoamérica o, al menos, en Guatemala, país que presenta grandes similitudes con el sur de México en cuanto a sus condiciones fisiográficas (Organista et al., 2008).

En la cañada Juan Crispín el número de individuos de estas especies es escaso y se encuentran dentro de la zona protectora forestal Villa de Allende. El sitio está a aproximadamente a 1 km al noroeste de la colonia 16 de Septiembre. A pesar de su decreto, el grado de alteración del bosque es alto, a causa del desmonte para solares o construcción de viviendas, sin mencionar la contaminación del agua del río que atraviesa la cañada con las aguas negras y desechos que genera la colonia. Sería recomendable incrementar los esfuerzos de colecta en sitios húmedos dentro de los BTC de Chiapas para descubrir nuevas localidades, determinar el grado de amenaza y, con base en esto, trabajar en la conservación de sus poblaciones.

El primer autor agradece de forma muy especial a José L. Panero de la Universidad de Texas y Jackie Kallunki del herbario New York Botanical Garden por su valiosa colaboración en la determinación de los ejemplares botánicos. De la misma forma, se agradece a Rubén Martínez-Camilo por su apoyo en la revisión de ejemplares botánicos en el MO, así como a Gabriela Santos por facilitarnos fotografías de ejemplares de *P. racemosus* var. *racemosus* depositados en el Herbario Nacional (MEXU).

Literatura citada

- Bezaury, C. J. 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, C. J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica, Conabio, México, D. F. p. 21-40.
- Estrada-Loera, E. 1991. Phytogeographic relationships of the Yucatán Peninsula. *Journal of Biogeography* 18:687-697.
- Gallardo, J. A., J. A. Meave y E. A. Pérez. 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.
- Halfiter, G., J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. *In* Capital natural de México. Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. p. 67-86.
- Kaasra, R. C. 1982. *Pilocarpinae* (Rutaceae). *Flora Neotropica* 33:153-158.
- Koleff, P., J. Soberón, H. T. Arita, P. Dávila, O. Flores-Villela, J. Golubov, G. Halfiter, A. Lira-Noriega, C. E. Moreno, E. Moreno, M. Munguía, M. Murguía, A. G. Navarro-Sigüenza, O. Téllez, L. Ochoa-Ochoa, A. T. Peterson y P. Rodríguez. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *In* Capital natural de México. Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. p. 323-364.
- Linares, J. L. 2005. Primer registro de *Ulmus ismaelis* (Ulmaceae) para Centroamérica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76:95-96.
- Luna-Vega, I. 2008. Aplicaciones de la biogeografía histórica a la distribución de plantas mexicanas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:217-241.
- Organista, D. E., C. S. Ocegueda, Z. C. Aguilar, V. O. Flores, J. Llorente-Bousquets. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *In* Capital natural de México. Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. p. 33-65.
- Pérez-García, E. A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Todzia, C. A. y J. L. Panero. 1998. A new species of *Ulmus* (Ulmaceae) from southern Mexico and a synopsis of the species in Mexico. *Brittonia* 50:343-347.
- Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Strasburger, E., F. Noll, H. Schenck y A. F. W. Schimper. 1997. Tratado de botánica, octava edición. Omega. Barcelona. 1068 p.



Nota científica

Primer registro de *Caprella scaura* y *Caprella penantis* (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) en la laguna Madre, Tamaulipas, México

First record of *Caprella scaura* and *Caprella penantis* (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) in the Laguna Madre, Tamaulipas, Mexico

Gabino A. Rodríguez-Almaraz[✉] y Víctor M. Ortega-Vidales

Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Av. Universidad s/n, Ciudad Universitaria, 66451 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.

[✉] gabino.rodriguezal@uanl.edu.mx

Resumen. Se registran por primera vez los anfípodos caprellídeos *Caprella scaura* y *C. penantis* en la laguna Madre de Tamaulipas. Ambas especies son cosmopolitas y con numerosos registros exóticos alrededor del mundo. El registro de *C. scaura* es también el primero en el suroeste del golfo de México. Este caprellídeo se recolectó entre mantos del alga verde *Ulva lactuca* adheridos en rocas de arenisca en la boca de Catán de esta laguna. Mientras que los especímenes de *C. penantis* se recolectaron entre el pasto marino *Halodule wrightii*.

Palabras clave: Caprellidea, laguna Madre, Tamaulipas.

Abstract. The caprellid amphipods *Caprella scaura* and *C. penantis* are recorded for first time in the Laguna Madre from Tamaulipas. Both species are cosmopolitan and with exotic numerous records worldwide. The finding of *C. scaura* is also the first record for the southwestern Gulf of Mexico. This caprellid was collected among green-algae *Ulva lactuca* that colonized tidal inlets at Laguna Madre. While that specimens of *C. penantis* were collected between seagrass *Halodule wrightii*.

Key words: Caprellidea, Laguna Madre, Tamaulipas.

En el golfo de México se registró un total de 13 especies de anfípodos caprellídeos (LeCroy et al., 2009), que incluye a *Caprella scaura* Templeton, 1836 y *C. penantis* Leach, 1814, ambas especies cosmopolitas (Krapp-Schickel, 1993; Guerra-García y Thiel, 2001; Escobar-Briones y Winfield, 2003; Foster et al., 2004b; LeCroy et al., 2009).

De *C. scaura sensu lato* se ha discutido si es una especie criptogénica (Somaio-Neves y Moreira da Rocha, 2008), o si es nativa del océano Índico Occidental (Templeton, 1836), con numerosas introducciones exitosas alrededor del mundo (Martínez y Adarraga, 2008), que incluye casi todos los océanos (ver, Edmonson y Mansfield, 1948; Thiel et al., 2003; Guerra-García, 2004; Guerra-García y Takeuchi, 2003, 2004; Krapp-Schickel et al., 2006; Martínez y Adarraga, 2008; LeCroy et al., 2009), excepto el Ártico (Foster et al., 2004a, b). En el océano Atlántico se ha reportado en las costas de Florida y Carolina del Sur (Foster et al., 2004a, b), en todas las islas del mar Caribe

(McCain, 1968) y costas de Brasil (Serejo, 1998; Rocha-Farrapeira, 2011).

Por otra parte, *C. penantis* ha sido registrada en las islas Británicas, Francia, España, Portugal, Sudáfrica; Nueva Escocia a Georgia; golfo de México, que incluye Florida, Mississippi, Texas y Veracruz; mar Caribe, California, islas de Hawaii, mar de Japón, Nueva Zelanda y Australia (McCain, 1968; Caine, 1983; Duffy, 1990; Cházaro-Olvera et al., 2002; Ortiz et al., 2002; Foster et al., 2004b; Winfield et al., 2006, 2007; Lecroy et al., 2009), Brasil (Mittmann y Müller, 1998), Venezuela (Díaz et al., 2005) y Colombia (Guerra-García et al., 2006).

En un estudio sobre invertebrados de la laguna Madre de Tamaulipas (LMT), efectuado durante el 2008, se recolectaron especímenes de caprellídeos que fueron identificados como *C. scaura sensu lato* y *C. penantis*, de acuerdo con las claves y descripciones taxonómicas de (McCain, 1968; Ortiz et al., 2002; Guerra-García et al., 2006; Winfield et al., 2007).

El anfípodo *C. scaura* se caracteriza morfológicamente por presentar en ambos sexos una espina cefálica aguda

Recibido: 25 abril 2012; aceptado: 11 febrero 2013

dorsal dirigida anteriormente. Mandíbula del macho, proceso incisivo con 5 dientes; lacinia mobilis derecha con al menos 2 dientes distinguibles y la izquierda con 5 dientes. Gnatópodos 1 y 2 fuertemente subquelados y setas grandes en la palma. El abdomen del macho con apéndices poco desarrollados y con una proyección mediana (McCain, 1968; Guerra-García y Thiel, 2001; Ortiz et al., 2002) (Fig. 2). Los especímenes (4 juveniles, 3 machos, 3 hembras y 3 hembras ovígeras) de *C. scaura* fueron recolectados en noviembre de 2008 sobre lechos del alga verde *Ulva lactuca* Linnaeus, 1753 que crecen sobre bloques de rocas de arenisca que conforman y protegen a la boca de Catán de la LMT (24°28'34.7" N, 97°41'05.7" O) (Fig. 1). Esta especie ha sido encontrada en sustratos duros y asociada a diferentes organismos, como algas rojas y cafés, pastos marinos, colonias de briozoarios, esponjas, erizos de mar, hidrozoos, poliquetos, moluscos bivalvos, ascidias, crustáceos decápodos, cirripedios balanos y diferentes grupos de peracaridos peracaridos (Edmondson y Mainsfield, 1948; Serejo, 1998; Guerra-García y Thiel, 2001; Thiel et al., 2003; Foster et al., 2004a, b; Krapp-Schickel et al., 2006; Martínez y Adarraga, 2008). También ha sido encontrada sobre boyas (Thiel et al., 2003), diques flotantes (Takeuchi y Sawamoto, 1998; Thiel et al., 2003; Somaio-Neves y Moreira da Rocha, 2008) y con fauna incrustante que reside en el fondo de yates (Edmondson y

Mainsfield, 1948).

La otra especie, *C. penantis* se reconoce por presentar en la cabeza un proceso romo dirigido anterodorsalmente. La mandíbula del macho con proceso incisivo con 5 dientes; lacinia mobilis derecha con 2 o 3 dientes y la izquierda con 5 dientes. Gnatópodos 1 y 2 fuertemente subquelados y setas grandes en la palma. El abdomen del macho con apéndices poco desarrollados, las hembras sin apéndices (McCain, 1968; Guerra-García y Thiel, 2001; Ortiz et al., 2002; Winfield et al., 2007) (Fig. 3). Este caprellido se encontró en febrero (6 machos y 5 hembras), mayo (15 machos) y septiembre (5 machos) de 2008. Todos los especímenes fueron recolectados entre pastos marinos (*Halodule wrightii* Asch.) que crecen en sustratos suaves de Punta Carbajal (24°30'15.6" N, 97°44'26.9" O), Punta de Piedra (24°29'23" N, 97°44'26.9" O) y Punta de Algodones (24°27'05.4" N, 97°44'49.5" O), sitios ubicados en la región central de la LMT (Fig. 1). Esta especie ha sido registrada en sistemas lagunares estuarinos y playas arenosas asociándose con algas rojas y cafés, praderas de pastos marinos como *Thalassia testudinum*, mantos de *Sargassum*, coral cornudo, hidroides epífitos, esponjas, tunicados, briozoarios, equinodermos, entre mejillones, adheridos sobre decápodos (*Libinia*) y sobre el caparazón de la tortuga *Caretta caretta* (McCain, 1968; Caine, 1983; Krapp-Schickel, 1993; Masakazu, 1999; Foster et al., 2004b;

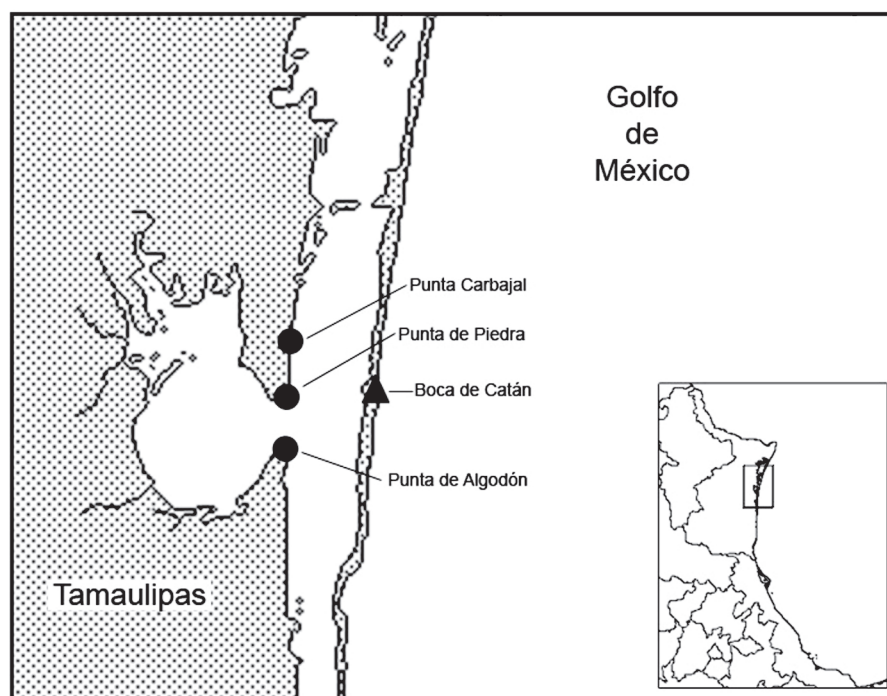


Figura 1. Hallazgos de *Caprella* en la laguna Madre de Tamaulipas (LMT). *Caprella scaura* (triángulo) y *Caprella penantis* (círculos).

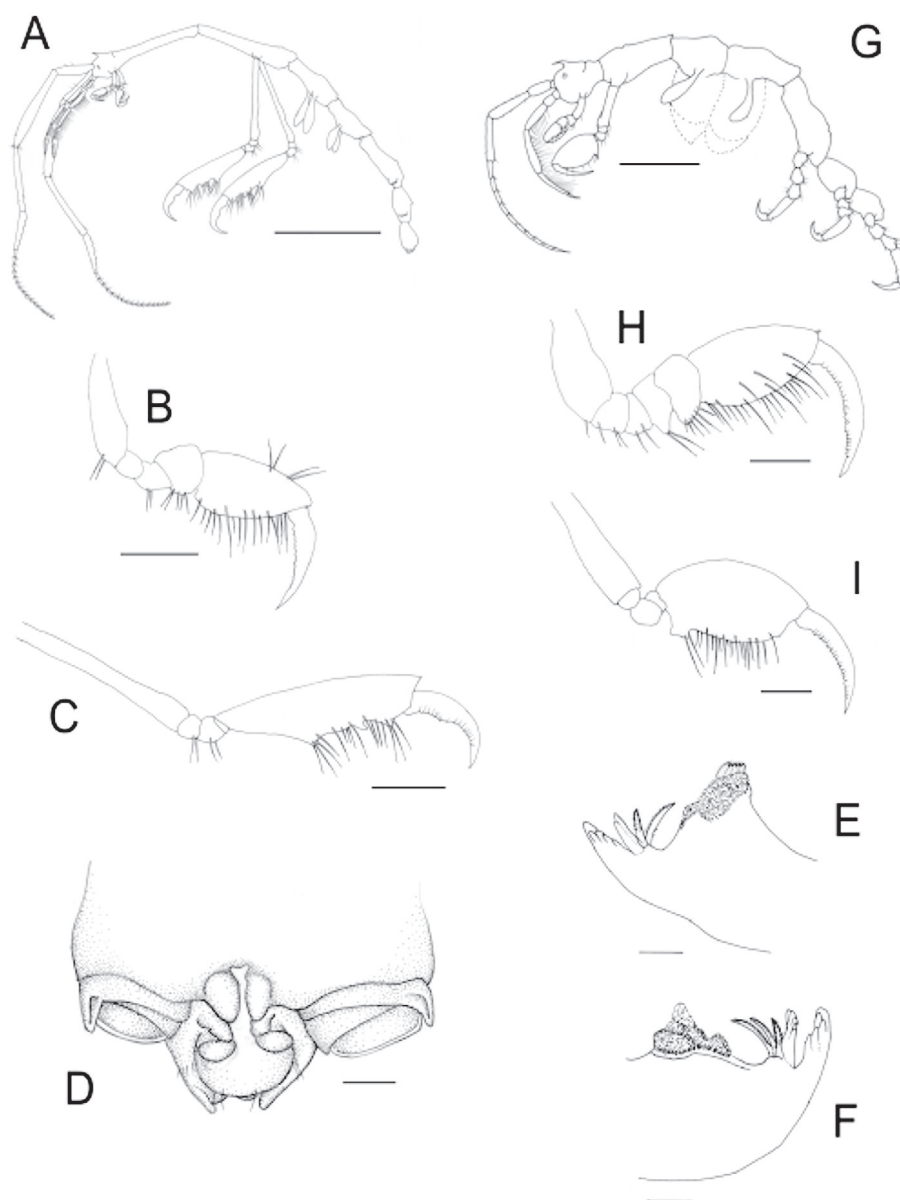


Figura 2. *Caprella scaura*. Macho. A, vista lateral; B, gnatópodo I; C, gnatópodo II; D, abdomen; E, mandíbula derecha; F, mandíbula izquierda. Hembra. G, vista lateral; H, gnatópodo I; I, gnatópodo II. (Escala: A= 2.2 mm, B e I= 0.25 mm, C= 0.50 mm, D= 100 μ m, E-F= 50 μ m, G= 1.10 mm, H= 0.125 mm).

Díaz et al., 2005; Guerra-García et al., 2006).

Los trabajos más recientes sobre anfípodos caprellídeos en aguas mexicanas del golfo de México, corresponden a Cházaro-Olvera et al. (2002), que al monitorear las bocas de 3 lagunas costeras, no registran especies de caprellídeos para la LMT. Sólo encuentran a *Caprella penantis* en la boca de la laguna Camaronera, Veracruz. El listado de anfípodos de México por Escobar-Briones et al. (2002), incluye a *C. scaura* y *C. penantis* sin especificar

su localización geográfica en el golfo de México. Ortiz et al. (2002) hallaron 25 especies de caprellídeos para el golfo de México y el mar Caribe, incluyendo a *C. scaura* y *C. penantis*. En otro estudio, Barba y Sánchez (2005) documentaron por primera vez especies de caprellídeos en la LMT, que corresponden a *Deutella abracadabra* (= *Paracaprella tenuis*), *D. californica* y *Paracaprella pusilla*; adicionalmente incluyen a *Caprella* sp., cuyos individuos fueron recolectados en sustratos suaves carente de pastos

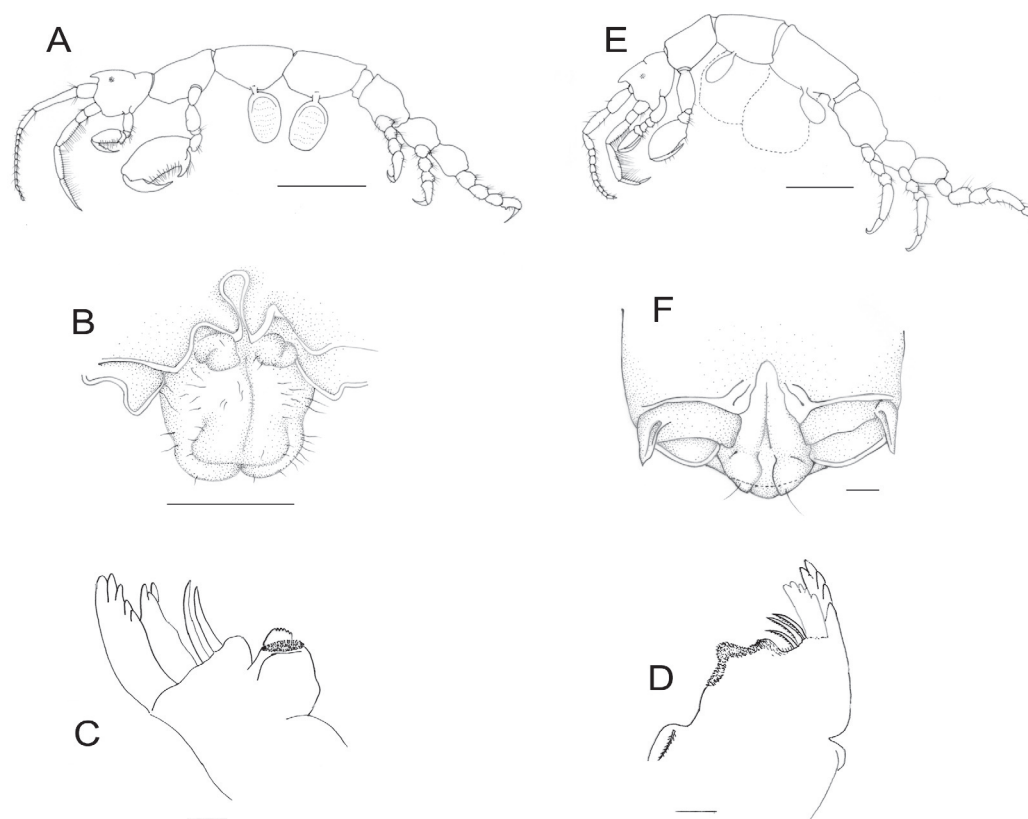


Figura 3. *Caprella penantis*. Macho. A, vista lateral; B, abdomen; C, mandíbula derecha; D, mandíbula izquierda. Hembra. E, vista lateral; F, abdomen (Escala: A= 1.4 mm, B= 200 μ m, C, D y F= 50 μ m, E= 0.50 mm).

marinos y considerados como organismos ocasionales en los 2 años de muestreo. Posteriormente, Winfield et al. (2006, 2007), en la zona suroeste del golfo de México y el norte del mar Caribe, recolectaron 9 especies de caprellidos, entre ellas a *C. penantis*.

En la laguna Madre de Texas, que es una continuación del sistema lagunar tamaulipeco, también es conocida *C. penantis* (McCain, 1968; Foster et al., 2004b). Es probable que tanto *C. scaura* como *C. penantis* tengan una mayor distribución en las costas de Tamaulipas y Texas. Sin embargo, es necesario un mayor esfuerzo de recolección en ambas costas.

Todos los especímenes de ambos caprellidos se registraron con los siguientes números; *C. scaura* (C325-06316) y *C. penantis* (C325-06315, C325-06335, C325-06360, C325-06368) de la Colección Carcinológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad de Nuevo León (FCB-UANL).

Los autores agradecen a la Conabio por apoyar este estudio a través del proyecto EJ013 "Invertebrados acuáticos y aves playeras de la laguna Madre de Tamaulipas, México". También, reconocemos al Programa

de apoyo a la investigación científica y tecnológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León (Paicyt-UANL), por otorgar recursos complementarios a través del proyecto "Invertebrados acuáticos de la Laguna Madre de Tamaulipas, México". Este trabajo forma parte de la producción académica de GAR-A, miembro de la Red Temática de la Secretaría de educación pública-Programa para el mejoramiento del profesorado (Sep-Promep): Especies exóticas de México.

Literatura citada

- 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.
- Caine, E. A. 1983. Community interactions of *Caprella penantis* Leach (Crustacea: Amphipoda) on sea whips. *Journal of Crustacean Biology* 3:497-504.
- Cházaro-Olvera, S., I. Winfield, M. Ortiz y F. Álvarez. 2002. Peracarid crustaceans from three inlets in the southwestern Gulf of Mexico: new records and range extensions. *Zootaxa* 123:1-16.
- Díaz, Y. J., J. M. Guerra-García y A. Martín. 2005. Caprellids

- (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) from shallow waters of the Caribbean coast of Venezuela. *Organisms, Diversity and Evolution* 5, Electronic Supplement 10:1-25.
- Duffy, J. E. 1990. Amphipods on seaweeds: partners or pests? *Oecologia* 83:267-276.
- Edmondson, C. H. y G. S. Mansfield. 1948. Hawaiian Caprellidae. *Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum Honolulu, Hawaii* XIX:202-218.
- Escobar-Briones, E., I. Winfield, M. Ortiz, R. Gasca y E. Suárez. 2002. Amphipoda. In *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Conabio - UNAM, México. p. 341-372.
- Escobar-Briones, E. e I. Winfield. 2003. Checklist of benthic Gammaridea and Caprellidea (Crustacea: Peracarida: Amphipoda) from the Gulf of Mexico continental shelf and slope. *Belgian Journal of Zoology* 133:37-44.
- Foster, J. M., R. W. Heard y P. M. Knott. 2004a. Northern range extensions for *Caprella scaura* Templeton, 1836 (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) on the Florida Gulf coast and in South Carolina. *Gulf and Caribbean Research* 16:65-69.
- Foster, J. M., B. P. Thoma y R. W. Heard. 2004b. Range extensions and review of the caprellid amphipods (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) from the shallow, coastal waters from the Suwannee River, Florida, to Port Aransas, Texas, with an illustrated key. *Gulf and Caribbean Research* 16:161-175.
- Guerra-García, J. M. 2004. The Caprellidea (Crustacea, Amphipoda) from Western Australia and Northern Territory, Australia. *Hydrobiologia* 522:1-74.
- Guerra-García, J. M. y M. Thiel. 2001. La fauna de caprellidos (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) de la costa de Coquimbo, centro-norte de Chile, con una clave taxonómica para la identificación de las especies. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:873-883.
- Guerra-García, J. M. y I. Takeuchi. 2003. The Caprellidea from MirsBay, Hong Kong, with the description of a new genus and two new species. *Journal of Crustacean Biology* 23:154-168.
- Guerra-García, J. M., T. Krapp-Schickel y H. G. Müller. 2006. Caprellids from the Caribbean coast of Colombia, with description of three new species and a key for species identification. *Boletín de Investigaciones Marinas Costeras* 35:149-194.
- Krapp-Schickel, T. 1993. Suborder Caprellidea. In *The Amphipoda of the Mediterranean, Part 3. Gammaridea (Melphidippidae to Talitridae), Ingolfiellidea, Caprellidea*, S. Ruffo (ed.). *Memoires de l'Institut oceanographique, Monaco*. p. 773-813.
- Krapp-Schickel, T., C. Lang, A. Libertini y R. R. Melzer. 2006. *Caprella scaura* Templeton, 1836 *sensu lato* (Amphipoda: Caprellidae) in the Mediterranean. *Organisms, Diversity and Evolution* 6, Electronic Supplement 3:1-18.
- LeCroy, S. E., R. Gasca, I. Winfield, M. Ortiz y E. Escobar-Briones. 2009. Amphipoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico. In *Gulf of Mexico: origin, waters and biota. Volume 1, Biodiversity*, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A&M University Press, College Station. p. 941-972.
- Martínez, J. e I. Adarraga. 2008. First record of invasive caprellid *Caprella scaura* Templeton, 1836 *sensu lato* (Crustacea: Amphipoda: Caprellidae) from the Iberian Peninsula. *Aquatic Invasions* 3:165-171.
- Masakazu, A. 1999. Morphological characteristics of young, maternal care behavior and microhabitats used by caprellid amphipods. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 79:629-638.
- McCain, J. C. 1968. The Caprellidea (Crustacea: Amphipoda) of the Western North Atlantic. *Bulletin of the United States National Museum* 278:1-116.
- Mittman, J. y Y. M. R. Müller. 1998. Contribution to the knowledge of *Caprella penantis* (Leach) biology (Crustacea, Amphipoda) in Anhatomirim Island, Santa Catarina. *Revista Brasileira de Zoologia* 15:95-100.
- Ortiz, M., F. Álvarez e I. Winfield. 2002. Caprellid amphipods: illustrated key for the genera and species from the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. *Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F.* 83 p.
- Rocha-Farrapeira, C. M. 2011. Invertebrados macrobentónicos detectados na costa brasileira transportados por resíduos flutuantes sólidos abiogénicos. *Revista da Gestão Costeira Integrada* 11:85-96.
- Serejo, C. S. 1998. Gammaridean and caprellidean fauna (Crustacea) associated with the sponge *Dysidea fragilis* Johnston at Arraial do Cabo, Rio de Janeiro, Brazil. *Bulletin of Marine Science* 6:363-385.
- Somaio-Neves, C. y R. Moreira da Rocha. 2008. Introduced and cryptogenic species and their management in Paranaguá Bay, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51:623-633.
- Takeuchi, I. y S. Sawamoto. 1998. Distribution of caprellid amphipods (Crustacea) in the western North Pacific based on the CSK International Zooplankton collection. *Plankton Biology and Ecology* 45:225-230.
- Thiel, M., J. M. Guerra-García, D. A. Lancellotti y N. Vásquez. 2003. The distribution of littoral caprellids (Crustacea: Amphipoda: Caprellidea) along the Pacific coast of continental Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:297-312.
- Winfield, I., E. Escobar-Briones y J. J. Morrone. 2006. Updated checklist and identification of areas of endemism of benthic amphipods (Caprellidea and Gammaridea) from offshore habitats in the SW of the Gulf of Mexico. *Scientia Marina* 70:99-108.
- Winfield, I., E. Escobar-Briones y F. Álvarez. 2007. Clave para la identificación de los anfípodos bentónicos del Golfo de México y el sector norte del Mar Caribe. *Conabio-UNAM, México D. F.* 197 p.



Research note

Mortality rates in two populations of the viviparous fish *Poeciliopsis baenschi* (Teleostei: Poeciliidae)

Tasas de mortalidad en dos poblaciones del pez vivíparo *Poeciliopsis baenschi* (Teleostei: Poeciliidae)

Alejandro Molina-Moctezuma^{1✉}, José Jaime Zúñiga-Vega¹ and Héctor Espinosa-Pérez²

¹Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

²Colección Ictiológica, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tercer circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México.

✉ alejandro.molina.moctezuma@gmail.com

Abstract. Mortality is one of the most important demographic features. Measures of size- or sex-specific mortality can help to explain local selective pressures and can also be used to construct demographic models that estimate population trends. This study estimated mortality rates for 2 populations of a viviparous freshwater fish, endemic to western Mexico (*Poeciliopsis baenschi*). We found that mortality was size- and sex-dependent and different between both populations. We compared our findings with mortality rates previously estimated for other populations of this species.

Key words: capture-mark-recapture, demography, differential mortality, Poeciliidae, survival estimates.

Resumen. La mortalidad representa uno de los parámetros demográficos más importantes. Las medidas de mortalidad específicas por tamaño y por sexo pueden ayudar a explicar presiones selectivas locales y pueden también utilizarse para construir modelos demográficos que estiman tendencias poblacionales. Estimamos las tasas de mortalidad en 2 poblaciones de un pez vivíparo dulceacuícola endémico del oeste de México (*Poeciliopsis baenschi*). Encontramos que la mortalidad depende del tamaño y del sexo y que es diferente entre ambas poblaciones. Comparamos nuestros resultados con tasas de mortalidad estimadas previamente para otras poblaciones de esta especie.

Palabras clave: captura-marcaje-recaptura, demografía, mortalidad diferencial, Poeciliidae, estimaciones de supervivencia.

The study of demographic parameters is necessary to fully understand ecological and evolutionary processes (Franco and Silvertown, 1996, 2004; Metcalf and Pavard, 2007). Mortality is one of the most important demographic features for explaining the strength and direction of selective pressures (Reznick et al., 1996; Johnson and Zúñiga-Vega, 2009). In fact, extrinsic mortality caused by biotic factors such as predation or population density, can be the most important agent of natural selection in some populations (Day et al., 2002; Reznick et al., 2002). Interestingly, differences in mortality rates among populations of the same species might indicate that the strength and direction of natural selection differs among

populations, which in turn leads to intraspecific phenotypic divergence (Langerhans, 2006). Furthermore, estimates of mortality rates can be used to construct robust demographic models that project population trends over time (Caswell, 2001). These population projections can guide and justify conservation efforts (Mills, 2007). Therefore, studies focused on estimating mortality rates are crucial for understanding the ecology and evolution of a particular species (Caswell, 2001; Williams et al., 2002).

Despite the great importance of this demographic trait, few studies have estimated mortality rates for Neotropical freshwater fish populations (Reznick and Bryant, 2007; Johnson and Zúñiga-Vega, 2009), and are especially scarce for those endemic to Mexico (cf. Arce-Urbe, 2006; Canto-Maza and Vega-Cendejas, 2007). *Poeciliopsis baenschi* (family Poeciliidae) is one of the few species for which

Recibido: 13 diciembre 2012; aceptado: 23 abril 2013

mortality rates have been estimated (Zúñiga-Vega et al., 2012a). The results of this previous study on *P. baenschi* were as follows: 1) mortality rates were similar between sexes despite a marked sexual dimorphism in size, 2) mortality differed among populations, 3) the intensity of mortality varied depending on size, with individuals of intermediate sizes experiencing different mortality rates compared to individuals of smaller and larger sizes, and 4) the effect of size on mortality rates differed markedly among populations. Thus, all these results could explain, at least partially, the phenotypic differences that have been observed among populations of *P. baenschi* (Scott and Johnson, 2010).

The main objective of the present study is to estimate and analyze mortality rates of 2 populations of *P. baenschi*. We also aim to compare mortalities in these 2 populations with those previously estimated by Zúñiga-Vega et al. (2012a) in 4 other populations of this species. Our results can lead to a better understanding of intraspecific differences in mortality among populations of freshwater fishes and to a broader knowledge of the ecology of this species.

Poeciliopsis baenschi is a viviparous fish endemic to a few fluvial systems in the states of Jalisco and Colima, Mexico (Miller et al., 2005). We selected 2 populations of this species that represent 2 independent fluvial systems without connection with those sites studied by Zúñiga-Vega et al. (2012a). Both populations are located in the State of Colima. Site 1 is located at the Río Coahuayana (18°54.6' N, 103°39.8' W) and site 2 is located at the Río Armería (19°10.4' N, 103°49.7' W). Other freshwater fishes coexisting with *P. baenschi* at both sites are *Poeciliopsis turrubarensis*, *Poecilia butleri*, as well as other members of the family Goodeidae. The blue tilapia, *Oreochromis aureus*, an exotic cichlid fish that preys on poeciliids (Jiménez-Badillo and Nepita-Villanueva, 2000), also occurs at site 1.

We conducted capture-mark-recapture experiments on *P. baenschi* during October and November of 2010. For this purpose, in the 2 rivers studied we selected one or 2 focal pools that kept the fish partially isolated from the main current of the rivers in order to avoid migration. Each population was sampled 5 times (one sampling event per week). On each sampling event we captured as many fish as possible using hand-held seine nets (1.3 m depth \times 5 m length, 8 mm mesh size). During every sampling event 4 persons searched, captured, and marked fish from 9:00 until 17:00 hrs. Thus, the sampling effort was the same in all sampling events. Once captured, each fish was anesthetized using 3-aminobenzoic acid ethyl ester (MS-222). Fish were then sexed (males were identified by the presence of the gonopodium), measured, and

marked individually (only on the initial capture) with visible implant elastomer (VIE) tags (Northwest Marine Technology Inc.) injected in the caudal peduncle. In all 5 sampling events, fish that were previously marked were registered as recaptures. These recaptured fish were also once again sexed and measured. Weekly sampling allowed us to obtain individualized recapture (encounter) histories for each marked fish (Lebreton et al., 1992; Johnson and Zúñiga-Vega, 2009).

We used the encounter histories to estimate mortality rates (1-estimated survival rates) of adult individuals (see Scott and Johnson, 2010; Zúñiga-Vega et al., 2012a). Survival rates were calculated by means of maximum likelihood procedures implemented in the program Mark (White and Burnham, 1999). This software uses the individual encounter histories to estimate survival (ϕ) and recapture (p) probabilities. To estimate these parameters we used a Cormack-Jolly-Seber framework, which has the following main assumptions (Amstrup, 2005): 1) every marked animal present in the population at sampling period i has the same probability of survival until sampling period $i + 1$; 2) marks are neither lost nor overlooked and are recorded correctly; 3) all emigration from the sampled area is permanent, and 4) the fate of each animal with respect to capture and survival probability is independent of the fate of any other animal. In general, these assumptions were met by our data. However, we recognize that even though we selected partially isolated pools to avoid in-and-out migration, some temporary emigration might have occurred. Therefore, our survival estimates may be slightly underestimated.

We fitted a total of 32 different models to our mark-recapture data. Through these models we tested 3 different effects (size, sex and population) and their interactions on both parameters (except for size which only affected the survival probability). Constant models ("null" models that indicate no effect of size, sex, population or their interactions) were also tested on both ϕ and p . To identify the best-fitting model, we used an adjusted version of the Akaike's information criterion that is appropriate for small sample sizes (AIC_c ; Akaike, 1973; Burnham and Anderson, 2002). A difference between 2 models in their AIC_c scores (ΔAIC_c) larger than 2 indicates considerable support for a real difference in the fit of such 2 models (Johnson and Omland, 2004). We also calculated AIC_c weights (w_i), which are measures of the relative support in the data for each model (Burnham and Anderson, 2002). Based on these AIC_c weights we calculated model-weighted average estimates of ϕ and p as per Burnham and Anderson (2002). These weighted estimates of weekly ϕ and p (for each sex and for each population) take into account the weight of evidence for each competing model and, therefore, are

more robust than estimates derived from any single model alone (Johnson and Omland, 2004). We also report the estimated relationships between size and survival for each sex and for each population.

We marked a total of 704 individuals (315 in site 1 and 389 in site 2). Of these, 545 were females (265 in site 1 and 280 in site 2) and 159 were males (50 in site 1 and 109 in site 2). Recapture probabilities varied between sites and sexes. Females from site 1 had the highest recapture probability (females from site 1 [mean \pm SE]= 0.325 \pm 0.08, males from site 1= 0.255 \pm 0.18, females from site 2= 0.168 \pm 0.09, males from site 2= 0.145 \pm 0.09).

The best-fitting model (Table 1) indicated an interaction among sex, site and size affecting ϕ and an effect of site on p . According to this model, survival in site 1 decreases in larger sizes whereas in site 2 survival increases in larger sizes. The relative support for this model was 32% ($w_i=0.32$). However, another model resulted in $\Delta AIC_c < 2$ compared to the best-fitting model, indicating model uncertainty. This model corresponded to a null (constant) model for ϕ with an interaction between site and sex affecting p . All other models had $\Delta AIC_c > 2$ when compared to the best-fitting model. Model-weighted estimates of weekly survival do not allow to detect differences between sexes or between populations because of the wide confidence intervals for 3 of the 4 estimated survival rates (Fig. 1A).

Our results revealed an important difference compared to the mortality patterns reported by Zúñiga-Vega et al. (2012a) for 4 populations of *P. baenschi*. This interesting difference is the effect of sex on survival that is strongly supported by our mark-recapture data (Table 1). In contrast, Zúñiga-Vega et al. (2012a) failed to detect a statistical effect of sex on survival. In study site 1, males

Table 1. Model selection results for 2 populations of *Poeciliopsis baenschi*. Each model represents a biological hypothesis about variation in survival (ϕ) and recapture (p) probabilities. We tested 3 different effects (size, sex and population) and their interactions on both parameters (except size which only affected survival); (constant) represents the null model. We show the Akaike information criterion (AIC_c), the difference in the AIC_c scores between each model and the best-fitting model (ΔAIC_c) and the relative support for each competing model (w_i). We only show here models with $w_i > 0.05$

Model	AIC_c	ΔAIC_c	w_i
$\phi(\text{site} \times \text{sex} \times \text{size}) p(\text{site})$	1210.77	0.00	0.32
$\phi(\text{constant}) p(\text{site} \times \text{sex})$	1212.53	1.76	0.13
$\phi(\text{sex}) p(\text{site})$	1212.96	2.19	0.11
$\phi(\text{site} \times \text{size}) p(\text{site} \times \text{sex})$	1213.76	2.99	0.07
$\phi(\text{size}) p(\text{site} \times \text{sex})$	1214.42	3.65	0.05

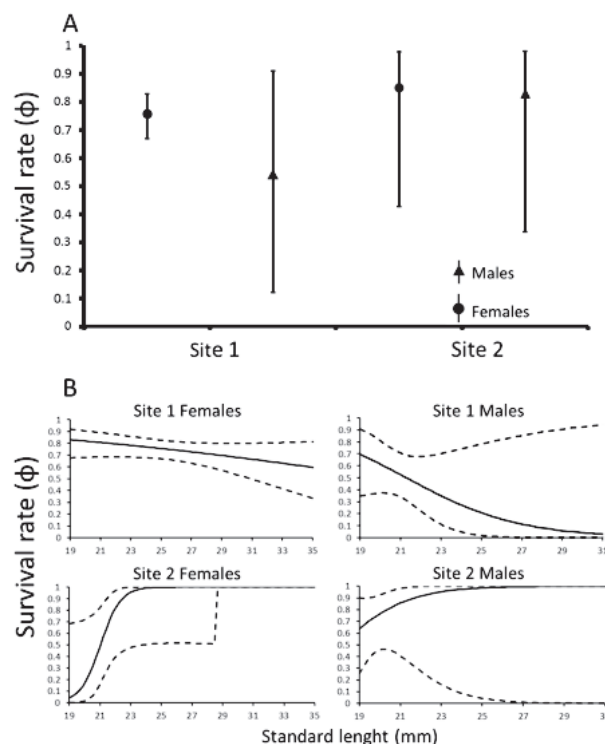


Figure 1. A), model-weighted estimates of weekly survival rates (ϕ) for each site and sex. Error bars represent 95% confidence intervals. B), relationships between size of individuals (standard length) and weekly survival rate for each site and sex. Dotted lines represent 95% confidence intervals.

appeared to suffer lower survival compared to females, whereas in site 2 no differences between sexes in survival were evident (just as in all other 4 populations studied by Zúñiga-Vega et al., 2012a). In *Poeciliopsis* species males harass females to gain copulations (Macías-García and González-Zuarth, 2005). This behavior may increase their mortality risk since they become more conspicuous to predators (Magurran and Nowak, 1991). Further research is needed to test whether some additional factors occurring exclusively in site 1, such as increased mating attempts, brighter coloration, or increased activity of predators are causing higher than expected mortality rates in males of *P. baenschi* from this population.

In addition, our estimated survival rates, particularly those for females in site 1 and for both sexes in site 2 (Fig. 1A) are relatively high (> 0.7) and similar to those observed in the Purificación and Chandiablo rivers (Zúñiga-Vega et al., 2012a). However, we recognize that the precision of our estimates is low (excepting for female survival in site 1).

Our best fitting model indicates an interaction between size and site affecting ϕ (Table 1). In other words, we

found that the effect of the size on ϕ differs between populations. In site 1, the larger individuals (both males and females) had a lower survival probability, whereas in site 2, the larger individuals (both males and females) had a higher survival probability. These different relationships between size and mortality might reflect different selective pressures occurring in these 2 populations. A potential explanation focuses on differences between these 2 sites in the size and abundance of predatory fishes. In site 1, the water volume of the river is larger than that in site 2 (see Zúñiga-Vega et al., 2012b for a complete description of the study sites). Therefore, larger individuals of the cichlids *Cichlasoma istlanum* and *Oreochromis aureus* are present at this site 1. These larger individuals might prey selectively on larger *P. baenschi* causing the observed lower survival probability for larger fish at site 1. Additionally, higher mortality in smaller fish at site 2 might result from increased intraspecific competition affecting young or small individuals as population density in this site 2 is notably higher than that in site 1 (148.1 individuals/m³ and 23.8 individuals/m³, respectively; Zúñiga-Vega et al., 2012b). The derived prediction is that smaller individuals are being favored in site 1, whereas larger individuals are being favored in site 2. These different selective patterns should result in phenotypic divergence between these 2 populations, with smaller individuals in site 1 and larger individuals in site 2. This prediction deserves future research.

We thank Pedro Mendoza-Hernández for field assistance. Fieldwork was conducted under permit no. FAUT-0240 issued by the Semarnat-México. Funding for this research was provided by the DGAPA-UNAM through the project PAPIIT IN206309-3 as well as by the Conacyt through the project 129675. We also thank all the students from UNAM that provided field assistance.

Literature cited

- Amstrup, S. C., T. L. McDonald and B. F. J. Manly. 2005. Handbook of Capture-Recapture Analysis. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 313 p.
- Arce-Uribe, E. 2006. Abundancia y distribución poblacional de *Poblana alchichica* (Pisces: Atherinopsidae) charal endemico del Lago Alchichica, Puebla. Tesis, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 58 p.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, New York. 488 p.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Construction, analysis, and interpretation. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 722 p.
- Canto-Maza, W. G. and M. E. Vega-Cendejas. 2007. Distribucion, abundancia y preferencias alimenticias del pez sapo *Opsanus phobetron* (Batrachoididae) en la laguna costera de Chelem, Yucatan, Mexico. Revista de Biología Tropical 55:979-988.
- Day, T., P. A. Abrams and J. M. Chase. 2002. The role of size-specific predation in the evolution and diversification of prey life histories. Evolution 56:877-887.
- Franco, M. and J. Silvertown. 1996. Life history variation in plants: an exploration of the fast-slow continuum hypothesis. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B-Biological Sciences 351:1341-1348.
- Franco, M. and J. Silvertown. 2004. Comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. Ecology 85:531-538.
- Jiménez-Badillo, M. L. and M. R. Nepita-Villanueva. 2000. Espectro trófico de la tilapia *Oreochromis aureus* (Perciformes: Cichlidae) en la presa Infiernillo, Michoacán-Guerrero, México. Revista de Biología Tropical 48:487-494.
- Johnson, J. B. and J. J. Zúñiga-Vega. 2009. Differential mortality drives life-history evolution and population dynamics in the fish *Brachyrhaphis rhabdophora*. Ecology 90:2243-2252.
- Johnson, J. B. and K. S. Omland. 2004. Model selection in ecology and evolution. Trends in Ecology and Evolution 19:101-108.
- Langerhans, R. B. 2006. Evolutionary consequences of predation: avoidance, escape, reproduction, and diversification. In Predation in organisms: a distinct phenomenon, A. M. T. Elewa (eds.). Springer-Verlag, Heidelberg, Germany. p. 177-220.
- Lebreton, J. D., K. P. Burnham, J. Clobert and D. R. Anderson. 1992. Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals. A unified approach with case studies. Ecological Monographs 62:67-118.
- Macías-García, C. and C. A. González-Zuñiga. 2005. Reproductive behavior of viviparous fish and intersexual conflict. In Viviparous fishes, M. C. Uribe and H. J. Grier (eds.). New Life Publications, Homestead, Florida. p. 290-302.
- Magurran, A. E. and A. M. Nowak. 1991. Another battle of the sexes: the consequences of sexual asymmetry in mating costs and predation risk in the guppy, *Poecilia reticulata*. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 246:31-38.
- Metcalf, C. J. E. and S. Pavard. 2007. Why evolutionary biologists should be demographers. Trends in Ecology and Evolution 22:205-212.
- Miller, R. R., W. L. Minckley and S. M. Norris. 2005. Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press, Chicago. 652 p.
- Mills, L. S. 2007. Conservation of wildlife populations. Demography, genetics and management. Blackwell Publishing, Malden, Massachusetts. 424 p.
- Reznick, D. N. and M. J. Bryant. 2007. Comparative long-term mark-recapture studies of guppies (*Poecilia reticulata*): differences among high and low predation localities in growth and survival. Annales Zoologici Fennici 44:152-160.
- Reznick, D. N., M. J. Bryant and F. Bashey. 2002. *r*- and *K*-

- selection revisited: the role of population regulation in life history evolution. *Ecology* 83:1509-1520.
- Reznick, D. N., M. J. Butler IV, F. H. Rodd and P. Ross. 1996. Life-history evolution in guppies (*Poecilia reticulata*) 6. Differential mortality as a mechanism for natural selection. *Evolution* 50:1651-1660.
- Scott, L. E. and J. B Johnson. 2010. Does sympatric environments predict life history and morphological diversification in the Mexican livebearing fish *Poeciliopsis baenschi*?. *Biological Journal of the Linnean Society* 100:608-618.
- White, G. C. and K. P. Burnham. 1999. Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird Study* 46:120-138.
- Williams, B. K., J. D. Nichols and M. J. Conroy. 2002. Analysis and management of animal populations. Academic Press, San Diego. 817 p.
- Zúñiga-Vega, J. J., F. R. Rodríguez-Reyes, C. Olivera-Tlahuel, R. J. Maceda-Cruz, C. M. Molina-Zuluaga and J. B. Johnson. 2012a. Intraspecific variation in mortality rates of the livebearing fish *Poeciliopsis baenschi*. *Environmental Biology of Fishes* 95:259-273.
- Zúñiga-Vega, J. J., A. L. Hernández-Rosas, A. Molina-Moctezuma, H. A. Pérez-Mendoza, F. R. Rodríguez-Reyes, Y. M. Bravo-Espinosa and H. Espinosa-Pérez. 2012b. Population abundance and sex ratio of the viviparous freshwater fish *Poeciliopsis baenschi* (Poeciliidae) throughout its range in western Mexico. *Western North American Naturalist* 72: 357-368.



Nota científica

Primer registro de *Crocodylus moreletii* (Reptilia: Crocodylia) para Hidalgo, México

First record of *Crocodylus moreletii* (Reptilia: Crocodylia) for Hidalgo, Mexico

Sol de Mayo Araucana Mejenes-López[✉] y Maribel Hernández-Bautista

Colecciones Biológicas del Instituto Tecnológico de Huejutla, Dirección General de Educación Superior Tecnológica. Carretera Huejutla-Chalahuiyapa, km 5.5, Huejutla de Reyes, Apartado postal 94, 43000 Hidalgo. México.

✉ solmejenes@hotmail.com

Resumen. Presentamos el primer registro del cocodrilo de pantano *Crocodylus moreletii* para el estado de Hidalgo, México. El ejemplar fue cazado por lugareño en un estero cercano al río de la comunidad de Congreso Permanente Agrario, a 13 km al E de Huejutla, a una elevación de 90 m snm.

Palabras clave: distribución, cocodrilo de pantano, cráneo, Huejutla, cacería.

Abstract. We present the first record of Morelet's crocodile *Crocodylus moreletii* for Hidalgo, Mexico. The crocodile was hunted in the estuary near the river by a local from the community Congreso Permanente Agrario, 13 km E from Huejutla at an elevation of 90 m asl.

Key words: distribution, Morelet's crocodile, skull, Huejutla, hunting.

Para el estado de Hidalgo, la riqueza de reptiles ha sido establecida en 20 familias, 59 géneros y 119 especies (Flores-Villela, 1993; Flores-Villela y Canseco-Márquez, 2004; Ramírez et al., 2010). A la fecha, el orden Crocodylia no ha sido registrado para la entidad, siendo *Crocodylus moreletii* la especie con posibilidades de encontrarse presente en el estado de Hidalgo. El cocodrilo de pantano se distribuye en la llanura del golfo de México y en la península de Yucatán, desde el nivel del mar hasta cerca de los 900 m de altitud (Domínguez-Laso, 2006). Su distribución abarca desde el estado de Tamaulipas y continúa por los estados de San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Chiapas, Campeche, Yucatán y Quintana Roo (Álvarez del Toro, 1974). Smith y Smith (1977) recopilaron información sobre las localidades registradas para *C. moreletii*, siendo la localidad de Tanchachín en el estado de San Luis Potosí el registro más cercano al estado de Hidalgo.

En esta nota se registra por primera vez la presencia de *C. moreletii* para el estado de Hidalgo. El 19 de noviembre del 2005, el joven Feliciano Franco-Hernández, de 13 años de edad, residente de la comunidad de Congreso Permanente Agrario donó a las autoras (MHB y SMAML) un cráneo de

C. moreletii (Fig. 1). Años después a la donación del cráneo, el 2 de diciembre del 2012, se realizó una entrevista al Sr. Onésimo Hernández, de 65 años de edad, miembro de la misma comunidad y mencionó que el Sr. Feliciano Franco-Hernández, padre del joven, era cazador local y el mismo Sr. Onésimo Hernández quien lo acompañaba cuando se encontraron con el cocodrilo en el mes de agosto de 1988 en el estero llamado El Ciego (21°08'19"-21°08'31" N, 98°17'13"-98°17'17" O) y con un rifle calibre 22 le disparó en la cabeza. El cráneo se encuentra depositado en la colección de anfibios y reptiles del Instituto Tecnológico de Huejutla, con el número de colección ITAH-1668. El cráneo presenta la joroba preorbital reducida (Ross, 1987; Platt y Rainwater, 2005; Fig. 1) y la sutura premaxilar es transversal (Pérez-Higareda et al., 1991), las cuales son caracteres derivados que permiten identificarlo como *C. moreletii*. El cráneo tiene 241 mm de longitud dorsal (LDC), 90 mm del ancho del hocico (AH), 222 mm de longitud del hocico (LH) y 134 mm de anchura (AC). Con base en los modelos lineales de Platt et al. (2009), se estimó la longitud total y la longitud hocico-cloaca del ejemplar. La longitud total (LT) estimada fue de 1 900 mm, mientras que la longitud hocico-cloaca fue de 800 mm, lo que sugiere que era un ejemplar adulto según la clasificación de Platt y Thorbjarnarson (2000) y Cedeño-Vázquez et al. (2006) para el cocodrilo de pantano.

Recibido: 30 julio 2012; aceptado: 26 abril 2013

Este registro se localiza a 13 km al E de Huejutla (21°08'19" N, 98°17'13" O) a una elevación de 90 m snm, municipio de Huejutla (Fig. 2). El río de la

comunidad Congreso Permanente Agrario se conecta con el río Candelaria perteneciente al municipio de Huejutla y al río Atlapexco del municipio de Atlapexco, Hidalgo, que

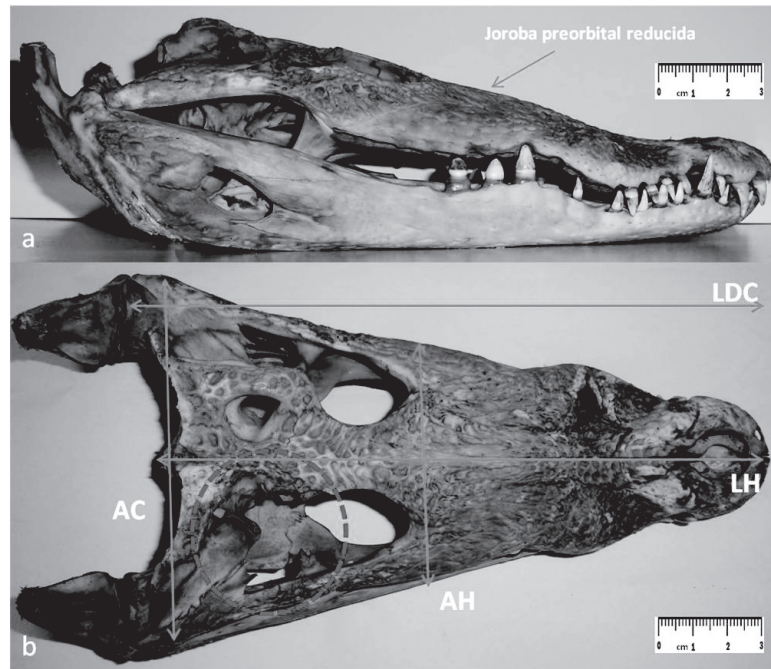


Figura 1. Cráneo de *Crocodylus moreletii* ITAH-1668. a), vista lateral señalando la joroba preorbital reducida y b), vista dorsal, el círculo con línea interrumpida delimita el área donde impactó el disparo del rifle calibre 22 (escala en cm).

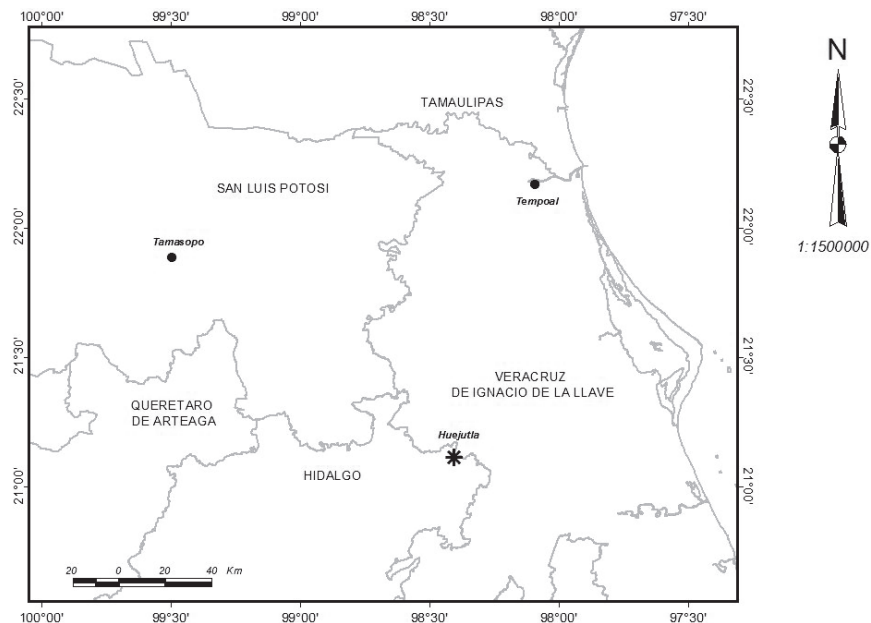


Figura 2. Puntos de registro para *Crocodylus moreletii*, donde los círculos llenos son las localidades registradas por literatura y la estrella es nueva localidad al E de Huejutla, Hidalgo.

desemboca en la cuenca del Pánuco. El tipo de vegetación es riparia dentro de selva mediana subperennifolia o bosque tropical subperennifolio (Challenger, 1998). La localidad se encuentra (Fig. 2) cercana del río Pánuco-El Tomatal, en el estado de Veracruz (22°02'52" N, 98°11'02" O) y de la ciénega de Cabezas, en el estado de San Luis Potosí (21°47'37.37" N, 99°18'3.06" O; Sánchez et al., 2011), a una elevación de 280 m snm (Torres, 2008). Representa una extensión en la distribución de 143 km al SE de ciénega de Cabezas-Tamasopo, San Luis Potosí y 119 km al S del río Pánuco-El Tomatal, Veracruz, ambas localidades cuentan con poblaciones de cocodrilos.

Dado que sólo se proporciona información de registro, se sugiere iniciar un monitoreo sistemático para evaluar la situación en que probablemente se halle la población local de *C. moreletii* ubicadas en el hábitat y que será de apoyo para la toma de decisiones de manejo de la especie y de su hábitat para fines de conservación.

Agradecemos al profesor Manuel Hernández-Bautista por su apoyo como guía de campo, al Sr. Onésimo Hernández por la información proporcionada. Al Dr. Aurelio Ramírez-Bautista por la verificación de la determinación de la especie. A Edi A. Ortiz y Jesús T. Mateos por las tomas fotográficas y por la limpieza del material óseo. A Humberto García-Martínez por la elaboración del mapa, así como a F. Ricardo Mendoza y Manuel López por el apoyo a las colecciones del Instituto Tecnológico de Huejutla. Finalmente, agradecemos a los revisores anónimos por sus comentarios que mejoraron el escrito.

Literatura citada

- Álvarez del Toro, M. 1974. Los Crocodylia de México. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México, D. F. 70 p.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Conabio-IBUNAM-Sierra Madre, A. C., México, D. F. 847 p.
- Domínguez-Laso, J. 2006. Determinación del estado actual de las poblaciones silvestres del cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*) en México y evaluación de su estatus en la CITES. Informe final SNIB-Conabio proyecto No. CS009. Instituto de Historia Natural y Ecología, México, D. F. 45 p.
- Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna mexicana. Special publication of Carnegie Museum of Natural History 17:1-73.
- Flores-Villela, O. y L. Canseco-Márquez. 2004. Nuevas especies y cambios taxonómicos para la herpetofauna de México. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 20:115-144.
- Pérez-Higareda, G., A. Rangel-Rangel y H. A. Smith. 1991. Maximum sizes of Morelet's and american crocodiles. Bulletin of the Maryland Herpetological Society 27:34-37.
- Platt, S. G. y T. R. Rainwater. 2005. A review of morphological character useful for distinguishing Morelet's crocodile (*Crocodylus moreletii*) and american crocodile (*Crocodylus acutus*) with emphasis on populations in the coastal zone of Belize. Bulletin of the Chicago Herpetological Society 40:25-29.
- Platt, S. G., T. R. Rainwater, J. B. Thorbjarnarson, A. G. Finger, T. A. Anderson y S. T. McMurry. 2009. Size estimation, morphometrics, sex ratio, sexual size dimorphism, and biomass of Morelet's crocodile in northern Belize. Caribbean Journal of Science 45:80-93.
- Ramírez-Bautista, A., U. Hernández-Salinas, F. Mendoza-Quijano, R. Cruz-Elizalde, P. B. Stephenson, V. D. Vite-Silva y A. Leyte-Manrique. 2010. Lista anotada de los anfibios y reptiles del estado de Hidalgo, México. Conabio. México D. F. 104 p.
- Ross, C. A. 1987. *Crocodylus moreletii*. Catalog of American Amphibians and Reptiles 407:1-407.
- Sánchez, H. O., G. López, A. García y H. Benítez. 2011. Programa del monitoreo de cocodrilo de pantano (*Crocodylus moreletii*). México-Belice-Guatemala. Conabio/Semarnat. México, D. F. 270 p.
- Smith, H. M. y R. B. Smith. 1977. Synopsis of the herpetofauna of México, volumen V. Guide to Mexican amphisbaenians and crocodilians. Bibliographic addendum II. John Johnson, North Bennington, Vermont. 187 p.
- Torres, G. 2008. Ficha informativa de los humedales de Ramsar (FIR)-versión 2006-2008. Secretaría de desarrollo agropecuario y recursos hidráulicos, gobierno del estado de San Luis Potosí. México. 26 p. http://sites.wetlands.org/reports/ris/4MX095_RIS%20S%202007.pdf, última consulta: 15.I.2011.



Nota científica

Nuevos registros de la martucha (*Potos flavus*) para Michoacán, México, que establecen su límite de distribución al norte por el Pacífico

New records of the kinkajou (*Potos flavus*) for Michoacán, establishing its northernmost distributional limit on the Pacific

Tiberio C. Monterrubio-Rico¹, Juan F. Charre-Medellín^{1✉}, Ali I. Villanueva-Hernández¹ y Livia León-Paniagua²

¹Laboratorio de Ecología de Vertebrados Terrestres Prioritarios, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Av. Francisco J. Mujica s/n, 58194 Morelia, Michoacán, México.

²Museo de Zoología, Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153 México, D. F., México.

✉ jfcharre@yahoo.com.mx

Resumen. Proporcionamos 2 nuevos registros de la martucha *Potos flavus* para Michoacán, obtenidos en el municipio de Arteaga. Los registros constituyen ahora la única evidencia biológica y fotográfica que confirma su presencia en el estado, ya que la información proveniente de la literatura sólo corresponde a registros anecdóticos. Los nuevos registros se obtuvieron mediante transectos diurnos y nocturnos efectuados entre marzo de 2010 y marzo de 2011. El primer registro fue de una hembra, que es el primer ejemplar de la especie proveniente de Michoacán depositado en colección científica. El segundo corresponde a una serie de registros fotográficos de un macho obtenidos en bosque tropical subcaducifolio. Estos 2 registros son además, los más norteños en el continente por el Pacífico.

Palabras clave: Arteaga, bosque tropical subcaducifolio, bosque de pino, arbóreo, Procyonidae.

Abstract. We provide 2 new records of the threatened kinkajou, *Potos flavus* for Michoacán state, which were obtained on the Arteaga municipality. The records constitute the only biological and photographic evidence that confirm the species presence on the state, as the existing information corresponded to anecdotic records. The new records were obtained along diurnal and nocturnal transects carried out during the period march 2010 to march 2011. The first record corresponds to a female that constitute the first specimen of the species from Michoacán that is deposited in a scientific collection. The second record corresponded to a set of photographic records obtained from a male located on tropical semideciduous forest. These 2 records are the northernmost records of the species on the Pacific.

Key words: Arteaga, tropical deciduous forest, pine forest, arboreal, Procyonidae.

La martucha (*Potos flavus*) también conocido como mico de noche (Ford y Hoffmann, 1988; Emmons y Feer, 1997; Wainwright, 2002), es entre los carnívoros mexicanos, el más especializado para la vida arbórea. Posee una cola prensil, la cual puede ser usada como un brazo adicional. Sus rodillas flexibles y las articulaciones del tobillo le permiten a las extremidades traseras rotarse 180° hacia atrás, habilitándolo para descender de los árboles con la cabeza hacia abajo (Ford y Hoffmann, 1988; Wainwright, 2002). *Potos flavus* es uno de los mamíferos menos conocidos de la costa del Pacífico, en parte porque tiende a ser solitario, territorial, estrictamente nocturno

y arbóreo. Su dieta conocida se basa principalmente en flores y néctar, e incluye hojas, fruta, insectos, pequeños vertebrados y huevos de aves (Janzen, 1983; Reid, 1997; Wainwright, 2002).

La distribución general de *P. flavus* se extiende desde México al centro de Brasil y Bolivia (Ford y Hoffmann, 1988; Emmons y Feer, 1997; Reid, 1997). La distribución reconocida para México abarca desde el sur de Tamaulipas, San Luis Potosí y Veracruz hasta la península de Yucatán en la vertiente del golfo de México. Para el Pacífico se presumía su presencia desde el extremo sureste de Michoacán hasta Chiapas a lo largo de la costa del Pacífico (Hall, 1981; Sánchez-Hernández y Gaviño-de La Torre, 1988; Figueroa y Arita, 2005). En México habita en una amplia variedad de bosques, incluyendo tropical

Recibido: 20 noviembre 2012; aceptado: 15 abril 2013

lluvioso, tropical subcaducifolio, secundarios, ripario y en ocasiones, en huertos (Ford y Hoffman, 1988; Wainwright, 2002; Figueroa y Arita, 2005), desde el nivel del mar hasta 2 200 m (Reid, 1997; Figueroa y Arita, 2005). Afectada por la caza ilegal y una elevada tasa de deforestación, la martucha ha sido listada bajo protección especial por el gobierno de México (Nom-059-Semarnat-2010).

La presencia actual de la martucha en el estado de Michoacán se consideraba como incierta debido a la inexistencia de registros durante los últimos 30 años, a pesar de que se ha confirmado su presencia en el vecino estado de Guerrero (Ávila-Nájera, 2006). Mediante la revisión de la literatura y bases de datos (Álvarez-Solórzano y López-Vidal, 1998), GBIF (Global Biodiversity Information Facility, www.gbif.org), Manis (Mammal networked information system, www.manisnet.org); Remib (Red mundial de información sobre biodiversidad, www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib.esp), Unibio (Unidad de informática para la biodiversidad, www.unibio.ibiologia.unam.mx), pudimos documentar 3 registros históricos de *P. flavus* para el estado de Michoacán. El primer registro lo proporcionó Brand (1961), quien observó una piel en la localidad de San José de la Montaña a 800 m (18°25' N, 103°08' O), municipio de Coalcomán. La piel se obtuvo por cazadores locales en tierras más bajas sin precisar la

localidad. Este reporte fue citado también por Álvarez et al. (1987). El segundo reporte sobre la especie es de hace 33 años, y fue proporcionado por Sánchez-Hernández y Gaviño-de la Torre (1988), quienes relatan haber observado un macho juvenil en diciembre de 1979. La martucha era una mascota de una familia de la comunidad de Caleta de Campos, pero se mencionó que la mascota provenía de Tizupan a una elevación de 40 m (18°13' N, 103°07' O). El tercer y último registro fue proporcionado por la base de datos de Álvarez-Solórzano y López-Vidal (1998), el cual hace referencia a la base de datos de la GBIF. Este último registro sólo proporciona la localidad, El Carrizalillo, municipio de Lázaro Cárdenas, como sitio de registro (Fig. 1).

Ante la carencia de registros de la especie en los últimos 30 años, y en un escenario de elevada deforestación de los bosques tropicales en el Pacífico mexicano (Trejo y Dirzo, 2000; Mas-Causel et al., 2005), se consideraba como poco probable la presencia actual de *P. flavus* para el estado de Michoacán. Por lo tanto, el objetivo de este estudio fue confirmar la presencia de la especie con base en la obtención de nuevos registros biológicos y/o fotográficos para Michoacán, y delimitar con base en evidencia reciente y clara su distribución más norteña por el Pacífico de México.

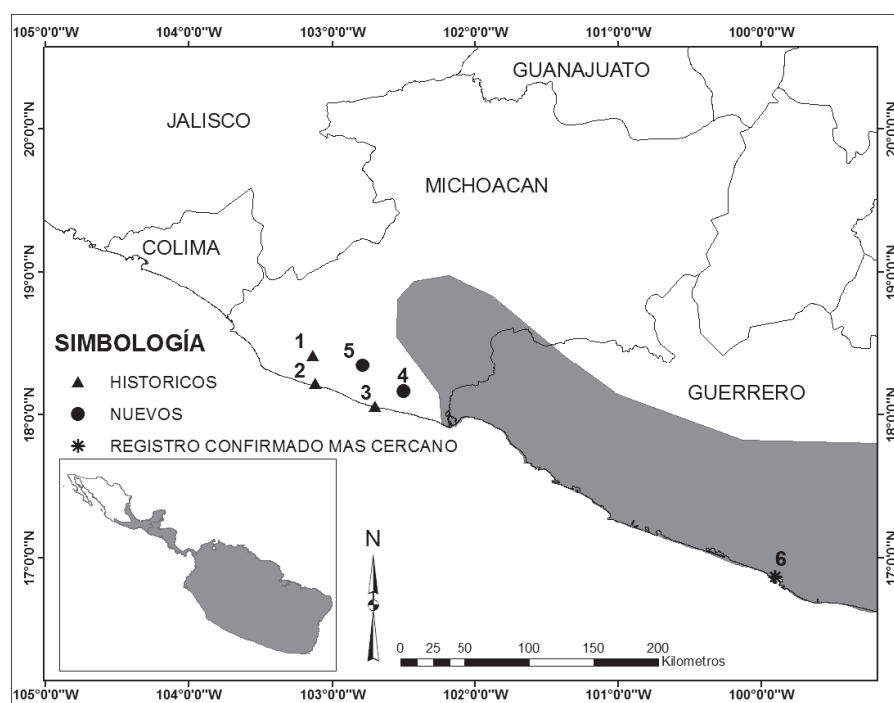


Figura 1. Localidades de los registros históricos (triángulos) y actuales (círculos) de *Potos flavus* para Michoacán en relación con el mapa de distribución de Patterson et al. (2007) (sombreado). 1, San José de la Montaña; 2, Tizupan; 3, El Carrizalillo; 4, San José de los Pinos y 5, El Naranjal. El asterisco 6, Acapulco, Guerrero, representa el registro confirmado más cercano.

El trabajo de campo se realizó en 2 regiones fisiográficas del estado, la sierra Madre del Sur y la costa del Pacífico, las cuales presentan las mayores extensiones de bosques tropical caducifolio y tropical subcaducifolio. Sin embargo, en las partes más altas del área de estudio de Arteaga (> a 600 m) se encuentran bosques templados de encino y pino (Carranza-González, 2005). Durante el periodo marzo 2010 y marzo 2011, se realizaron 20 transectos diurnos y 15 nocturnos a pie, con una distancia de 2 km cada uno, a lo largo de senderos de 5 localidades del municipio de Arteaga, principalmente en las localidades de El Naranjal y San José de Los Pinos (Fig. 1).

Como resultado del trabajo de campo, el 10 de abril de 2010 se colectó bajo el permiso de recolecta SGPA/DGVS/0233110, un ejemplar completo de una hembra de martucha en la localidad de San José de Los Pinos, municipio de Arteaga, a una altitud de 864 m (18°10' N, 102°30' O) (Fig. 1). El ejemplar fue cazado por gente de la comunidad, quienes observaron una pareja de *P. flavus* acosando a gallinas que pernoctaban a 4 m de altura en un árbol de *Pinus oocarpa*, confundiendo a las martuchas con coatís (*Nasua narica*) o con tlacuaches (*Didelphis virginiana*). El incidente ocurrió a las 23:20 horas en un fragmento de bosque de *Pinus oocarpa*, localizado a 500 m de bosque tropical subcaducifolio en una zona transicional templado-tropical. El ejemplar se depositó en la colección de mamíferos (número de catálogo: MZFC-10737), del museo de Zoología, Facultad de Ciencias, de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Un segundo registro se obtuvo en un fragmento de bosque tropical subcaducifolio en la localidad conocida como El Naranjal, municipio de Arteaga a 410 m (18°21' N, 102°47' O), mediante observación directa, obteniéndose una serie de fotografías de martucha durante un lapso de 20 min, la fotografía fue depositada en la Colección de Fotocolectas Biológicas del Instituto de Biología de la UNAM, con el número de catálogo IBUNAM-CFB-17376. (Figs. 1, 2). El registro se obtuvo durante un transecto nocturno, el primero de marzo de 2011 alrededor de las 22:00 horas. El individuo se alimentaba de frutos en el dosel en un árbol de zapote prieto (*Diospyros digyna*) a 10 m de altura. El árbol fue identificado de acuerdo con las claves de Pennington y Sarukhán (2005) y es característico del bosque tropical subcaducifolio.

Las distancias entre los 2 registros de martucha para Michoacán (San José de Los Pinos y El Naranjal), son los que están confirmados más cercanos al sur y pertenecen al municipio de Acapulco, Guerrero, a 335 y 370 km, respectivamente (Ávila-Nájera, 2006) (Fig. 1). Estos registros ayudan a delimitar con mayor precisión sus límites de distribución observada para México y el Pacífico (Fig. 1). En caso de existir una población residente de



Figura 2. Individuo macho de *Potos flavus* observado alimentándose en *Diospyros digyna* en la localidad de El Naranjal, Arteaga.

martucha en el estado de Michoacán, ésta enfrenta un futuro incierto debido a que su principal hábitat (bosque tropical subcaducifolio) en la costa del Pacífico ha sido drásticamente reducido por la ganadería extensiva y la agricultura, con tasas anuales de cambio de uso del suelo estimadas en 0.65% (Trejo y Dirzo, 2000; Mas-Causel et al., 2005). Las áreas remanentes con fragmentos grandes y continuos de bosque tropical subcaducifolio en las áreas costeras se localizan en pendientes muy inclinadas, en cañones inaccesibles y a lo largo de ríos en la sierra Madre del Sur de los municipios costeros de Arteaga, Aquila y Lázaro Cárdenas (Monterrubio-Rico et al., 2009).

Hasta antes de este trabajo, no existía evidencia biológica o fotográfica de la presencia actual de la martucha para Michoacán, sólo existían reportes de tipo anecdótico. Tampoco existían ejemplares depositados en colecciones científicas. En este estudio confirmamos la presencia actual de *P. flavus* en Michoacán, con lo que delimitamos el extremo de la distribución al norte por el Pacífico en el continente. Además, proporcionamos información sobre su presencia en un tipo de vegetación para el que no se

había reportado anteriormente, que es el bosque de *Pinus oocarpa*. La investigación sobre la especie en el futuro debe de orientarse a determinar si existe una población viable en Michoacán, su abundancia, patrones de actividad y de uso de hábitat, así como su dieta. Se debe, además, determinar su posible presencia en el centro y noroeste de la sierra Madre del Sur y en la costa a lo largo de los fragmentos remanentes de bosque tropical subcaducifolio de los municipios de Aquila y Coahuayana para delimitar la amplitud de su distribución en los municipios con disponibilidad de hábitat.

Las áreas protegidas existentes en el estado de Michoacán no incluyen poblaciones de martucha, por lo que estos nuevos registros ofrecen la oportunidad de crear áreas protegidas adicionales que complementen la protección a esta especie. Esta población norteña es importante tanto desde la perspectiva biogeográfica como para la conservación en el contexto de cambio climático, ya que se estima que las poblaciones que habitan en los márgenes latitudinales de los rangos de distribución, son esenciales en determinar la respuesta de las especies a los cambios climáticos (Travis y Dytham, 2004; Hampe y Petit, 2005).

Agradecemos el apoyo en campo de R. Cancino, M. Álvarez-Jara, M. Suárez-Suárez, P. Ramírez-López y A. Valenzuela-García. A Francisco y Andrés Camorlinga-Torres y su familia por las facilidades otorgadas. Agradecemos el apoyo financiero de la Coordinación de Investigación Científica, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH), al Fondo sectorial de investigación ambiental Conacyt-Semarnat (Project 2002-C01-00021), así como a los Fondos mixtos Conacyt-Estado de Michoacán (Proyecto 41168). El segundo autor agradece el apoyo por la beca (Conacyt 239248). Finalmente, agradecemos a la Dirección General de Vida Silvestre, SGPA/DGVS/0233110 por otorgar a L. León-Paniagua el permiso de colector científico número FAUT-0170.

Literatura citada

- Álvarez, T., J. Arroyo-Cabral y M. González-Escamilla. 1987. Mamíferos (excepto Chiroptera) de la costa de Michoacán, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional 31:13-62.
- Álvarez-Solórzano, T. y J. C. López-Vidal. 1998. Biodiversidad de los mamíferos en el estado de Michoacán. Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Base de datos SNIB2010-Conabio proyecto No. P020. México, D. F.
- Ávila-Nájera, D. M. 2006. Patrones de distribución de la mastofauna del estado de Guerrero, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 303 p.
- Brand, D. 1961. Coalcomán and Motines del Oro. An ex-distrito of Michoacán, México. The Hague: Martinus Nijhoff. Institute of Latin American Studies. University of Texas, Austin. 403 p.
- Carranza-González, E. 2005. Vegetación. In La biodiversidad en Michoacán. Estudio de estado, L. E. Villaseñor-Gómez y O. A. Leal-Nares (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Michoacán, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. p. 38-46.
- Emmons, L. y F. Feer. 1997. Neotropical rainforest mammals. Second edition. The University of Chicago Press. Chicago and London. 307 p.
- Figueroa, F. y H. T. Arita. 2005. *Potos flavus*. In Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva (eds.). Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. p. 405-408.
- Ford, L. S. y R. S. Hoffmann. 1988. *Potos flavus*. Mammalian Species 321:1-9.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, New York. 1181 p.
- Hampe, A. y R. Petit. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. Ecology letters 8:461-467.
- Janzen, D. H. 1983. Costa Rican Natural History. The University of Chicago Press. 384 p.
- Mas-Causse, J. F., A. Velásquez-Montes y T. Fernández-Vargas. 2005. Monitoreo de los cambios de cobertura del suelo en Michoacán. In La biodiversidad en Michoacán. Estudio de estado, L. E. Villaseñor-Gómez y O. A. Leal-Nares (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Michoacán, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, Michoacán, México. p. 204-206.
- Monterrubio-Rico, T. C., J. M. Ortega-Rodríguez, M. C. Marín-Togo, A. Salinas-Melgoza y K. Renton. 2009. Nesting habitat of the lilac-crowned parrot in a modified landscape. Biotropica 41:361-368.
- Patterson, B. D., G. Ceballos, W. Sechrest, M. F. Tognelli, T. Brooks, L. Luna, P. Ortega, I. Salazar y B. E. Young. 2007. Digital distribution maps of the mammals of the Western Hemisphere, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 523 p.
- Reid, F. A. 1997. A field guide to the mammals of Central America and Southeast Mexico. Oxford University Press. Oxford. 346 p.
- Sánchez-Hernández, C. y G. Gaviño-de la Torre. 1988. Registros de tres especies de mamíferos para la región central y occidental de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 1:477-478.
- Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM059-2010,

- 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, Segunda Sección, México.
- Travis, J. M. y C. Dytham. 2004. A method for simulating patterns of habitat availability at static and dynamic range margins. *Oikos* 104:410-416.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological and Conservation* 94:133-142.
- Wainwright, M. 2002. The natural history of Costa Rican Mammals. Zona Tropical, S.A. Publisher. Miami, Florida. 384 p.



Nota científica

Registro de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) con cámaras-trampa en la sierra Madre de Oaxaca, México

Record of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) with camera-trap in the Sierra Madre of Oaxaca, Mexico

Mario C. Lavariega, Miguel Briones-Salas[✉] y Ciro Rodríguez

Laboratorio de Vertebrados Terrestres (Mastozoología), Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional, Unidad Oaxaca (CIIDIR-Oaxaca), Instituto Politécnico Nacional (IPN). Hornos 1003, Col. Noche Buena, Santa Cruz Xoxocotlán, 71230, Oaxaca, México.
[✉] mbriones@ipn.mx

Resumen. En este trabajo se presenta evidencia del tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) obtenida en la sierra Norte de Oaxaca por medio de cámaras-trampa durante marzo y abril de 2012, confirmando su presencia en esta región.

Palabras clave: distribución, tapir centroamericano, sierra Norte.

Abstract. This paper presents evidence of the Baird's tapir (*Tapirus bairdii*) obtained in the Sierra Norte de Oaxaca by camera traps in March and April 2012, confirming its presence in this region.

Key words: distribution, baird's tapir, Sierra Norte.

El tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) es el mamífero terrestre nativo más grande del neotrópico (Hall, 1981; Brooks et al., 1997). Puede habitar desde el nivel del mar hasta los 3 600 m snm, en pantanos, manglares, bosque tropical perennifolio, vegetación acuática y subacuática, bosque tropical subcaducifolio y en bosque mesófilo de montaña (Matola et al., 1997; Castellanos et al., 2008). Su distribución histórica abarcaba desde el centro-sur de México, a lo largo de Centroamérica hasta el noroeste de Colombia en Sudamérica. Actualmente su distribución está fragmentada y persiste en áreas conservadas, poco accesibles y con baja presencia humana (Matola et al., 1997; Tobler, 2002). Se considera que existe hábitat adecuado en el sureste de México, Guatemala, norte de Costa Rica, noreste de Honduras, vertiente del Caribe de Panamá y el Darién-Choco, entre Panamá y Colombia (Matola et al., 1997; Flesher, 1999; March y Naranjo, 2005; Chassot et al., 2006; Lira et al., 2006; Castellanos et al., 2008; García et al., 2011). En México el tapir centroamericano está catalogado como una especie en peligro de extinción (Semarnat, 2010) y globalmente se le considera en peligro (IUCN, 2012), debido a que su área de distribución se ha reducido por la cacería, la pérdida y fragmentación del

hábitat y por la susceptibilidad de extinción por su baja tasa reproductiva (Matola et al., 1997).

En México se encontraba desde el centro de Guerrero, en la planicie costera del Pacífico y el centro de Veracruz, por la planicie costera del golfo de México, convergiendo en el istmo de Tehuantepec, Chiapas y en la península de Yucatán (Lira et al., 2005; March y Naranjo, 2005; Nolasco et al., 2007). Su distribución se ha reducido y en la actualidad quedan algunas poblaciones en Chiapas (Naranjo y Cruz, 1998), Oaxaca (Lira et al., 2006), Campeche, Quintana Roo y Yucatán, en el noroeste y sureste de la península de Yucatán (March y Naranjo, 2005).

En el estado de Oaxaca, la presencia histórica del tapir centroamericano se basa en esqueletos albergados en colecciones científicas, recolectados en las subprovincias fisiográficas (Ortiz-Pérez et al., 2004): planicie costera del istmo de Tehuantepec (AMNH: 206834 y 208259; Goodwin, 1969) y sierra Madre de Oaxaca y Chiapas (región de los Chimalapas; CAS: 14934). Existe la fotografía de un ejemplar cazado en la depresión del istmo de Tehuantepec y registros obtenidos por entrevistas aplicadas en la planicie costera del Pacífico y planicie costera del istmo de Tehuantepec (Lira et al., 2006).

Se han documentado registros recientes por medio de huellas, restos óseos y observación directa de individuos

Recibido: 24 agosto 2012; aceptado: 23 julio 2013

en las subprovincias: planicie costera del golfo de México, sierra Madre de Oaxaca, sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas, y planicie costera del Pacífico (Lira et al., 2006); en la planicie costera del istmo de Tehuantepec, por un animal cazado por habitantes locales (Delfín-Alonso et al., 2008) y en el cerro de Las Flores, sureste de la sierra Madre de Oaxaca, mediante el hallazgo de los restos óseos de un animal muerto en un incendio y por huellas (Peña, 2010). Con el empleo de cámaras-trampa, Lira y Briones-Salas (2011) registraron al tapir centroamericano en la selva Zoque, en la subprovincia sierra Madre del Sur de Oaxaca y Chiapas, y encontraron que es uno de los mamíferos grandes con mayor abundancia relativa de la zona, debido probablemente, por la baja densidad humana en la región.

La sierra de Villa Alta se localiza entre las coordenadas geográficas 17°20' y 17°40' N, -96°05' y -96°20' O, en la

sierra Norte, subprovincia Sierra Madre de Oaxaca (Fig. 1). Presenta un gradiente altitudinal norte-sur, de 200 a 2 400 m snm. Los principales tipos de clima son cálido húmedo A(f), con una precipitación pluvial de 4003.2 mm anual y una temperatura media anual entre 22 a 24° C y semicálido húmedo (A)C(fm), con una precipitación pluvial de 3 800 mm anual y una temperatura media anual de 18 a 22° C (Trejo, 2004). El bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical perennifolio cubren 88% de la superficie de esta sierra (Inegi-IGUNAM-Ine, 2000).

Como parte de un estudio de mamíferos de la sierra de Villa Alta, a partir de marzo de 2012 se establecieron 21 estaciones equipadas con una cámara-trampa en cada una (16 Cuddeback expert 3.1 Mpx® y 5 Cuddeback capture 3.1 3.1 Mpx®). Las estaciones estuvieron espaciadas entre 1 y 2.5 km, dentro de bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio. Con un esfuerzo de

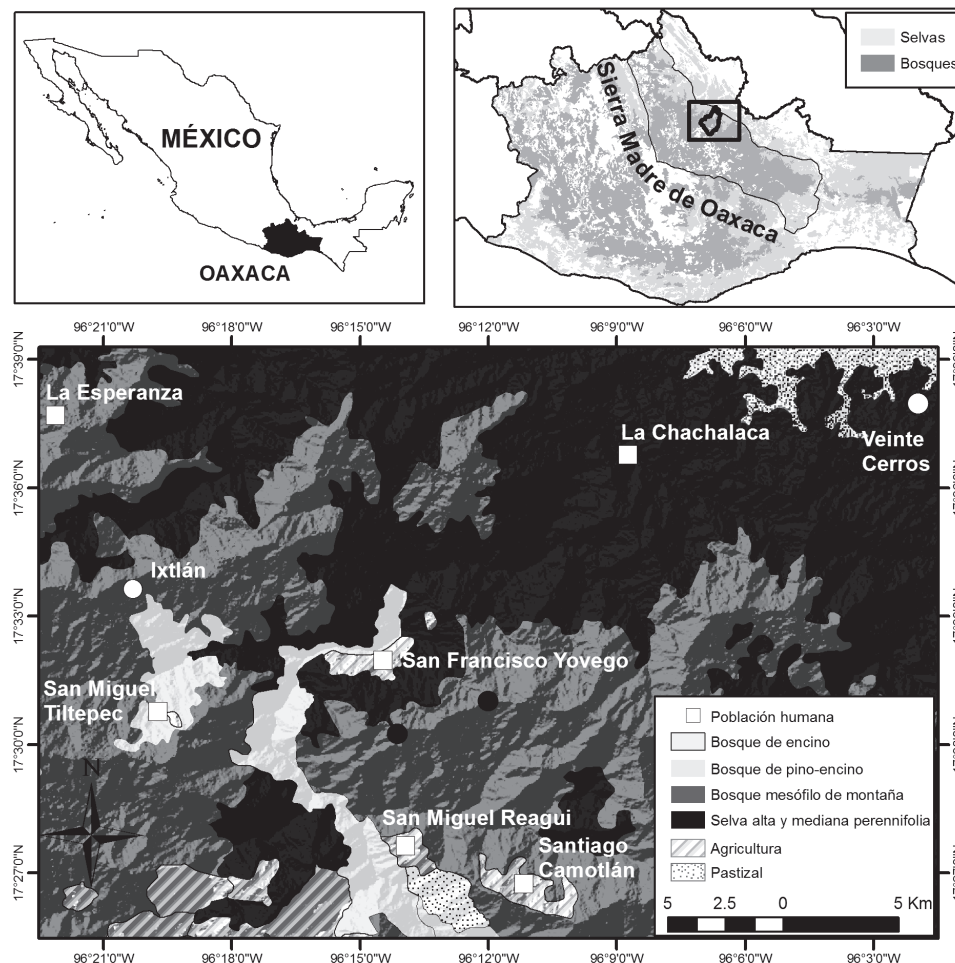


Figura 1. Localización de registros de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) en la sierra Norte, sierra Madre de Oaxaca, México. Círculos blancos, registros indirectos (Lira et al., 2006); círculos negros, registros con cámaras-trampa.

muestreo de 764 días-cámara se obtuvieron 4 fotografías de tapir centroamericano, en 2 estaciones. Las fotografías correspondieron a 2 eventos independientes (Monroy-Vilchis et al., 2011). El primer evento ocurrió el 27 de marzo a las 21:14 h (Fig. 2a; 17°30'15.2" N, -96°14'07.5" O, 1 612 m snm) y el segundo el 13 de abril a las 02:16 h (Fig. 2b; 17°31'01.0" N, -96°12'02.0" O, 1 650 m snm); ambos registros se presentaron en el bosque mesófilo de montaña. Las marcas en el pelaje indican que podría tratarse del mismo individuo. Las evidencias fotográficas sucedieron en estaciones separadas por 4 km y colocadas a 3.2 y 4.7 km de distancia de la población humana, y a 3.8 y 2.3 del borde de terreno empleado para la agricultura más cercanos, respectivamente. Por otro lado, estos registros se encuentran a 12 y 15 km de los indicios más cercanos (Lira et al., 2006; Fig. 1). La presencia hipotética del tapir

centroamericano en la sierra de Villa Alta es reportada por Lavariega et al. (2012) a través de entrevistas realizadas a habitantes locales de las comunidades Santiago Camotlán y San Miguel Reagui. Por tanto, estas fotografías confirman la presencia de tapir centroamericano en esta zona.

Los bosques y selvas de la sierra Madre de Oaxaca conforman un macizo de vegetación casi continuo, interrumpido en partes por los cañones de ríos y caminos que comunican a los poblados; sólo la carretera interestatal Oaxaca-Tuxtepec secciona completamente, con dirección norte a sur, el continuo de vegetación. Por ello, se esperaría la presencia del tapir centroamericano a lo largo de la sierra Madre de Oaxaca; sin embargo, Figel et al. (2009, 2011) evaluaron la presencia del jaguar y la percepción que los habitantes tienen sobre esta especie, utilizando cámaras-trampa y entrevistas, respectivamente, en la región de la

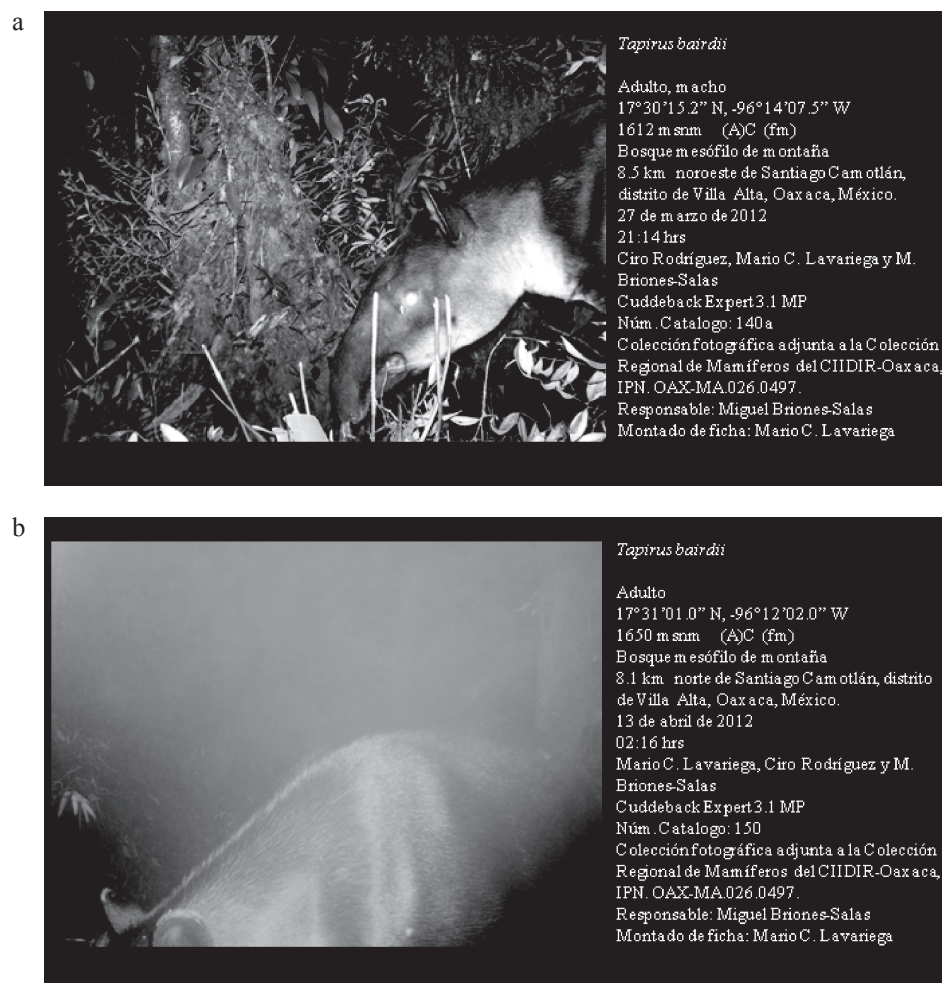


Figura 2. Fotografías de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) con cámaras-trampa en la sierra Norte, sierra Madre de Oaxaca, México. Montado de ficha de acuerdo con Botello et al. (2007).

Chinantla, a 70 km al noroeste de la sierra de Villa Alta, reportan como presas potenciales a los ungulados *Pecari tajacu*, *Mazama americana* y *Odocoileus virginianus*, sin encontrar evidencia de la presencia del tapir. Por tanto, es posible que la distribución actual del tapir centroamericano tenga su límite de distribución septentrional en los bosques de Ixtlán, continuando por las sierras de Villa Alta y Mixe, y que la superficie de hábitat propicio para esta especie en la sierra Madre de Oaxaca sea mayor al estimado por Lira et al. (2006).

Finalmente, cabe destacar que distintas comunidades rurales de la sierra Madre de Oaxaca se encuentran dentro del programa gubernamental: Pago por servicios ambientales (Psa), en el que las comunidades reciben incentivos económicos por conservar sus bosques. Incluso algunas comunidades han designado parte de su territorio como: Áreas voluntarias de conservación, y como parte de sus programas de manejo tienen prohibida la cacería (Ortega et al., 2010), lo que contribuye a la conservación de la especie en esta región. Aunado a ello, una evaluación de la abundancia y densidad de tapir centroamericano y de su hábitat en la sierra Madre de Oaxaca, ayudaría a formular estrategias de manejo encaminadas a la preservación de la especie.

Agradecemos a los habitantes y autoridades de San Francisco Yovego, San Miguel Reagui, Santiago Camotlán y Santa Catarina Yetzelalag, Oaxaca por permitirnos trabajar en sus bosques. A la familia Sarmiento por las facilidades prestadas en el Rancho Yajoni. A G. Monroy-Gamboa, I. Lira, J. Sosa; así como a los 2 revisores anónimos que realizaron las observaciones y comentarios que ayudaron a mejorar el manuscrito. Estos datos se generaron durante la realización del proyecto Representatividad mastofaunística en las aéreas comunales protegidas del estado de Oaxaca (SIP: 20110547); Mario C. Lavariega agradece el apoyo de Conacyt y PIFI-IPN por la beca otorgada para estudios de maestría. Miguel Briones-Salas agradece a EDI y COFAA del IPN y al SNI el apoyo económico y reconocimiento.

Literatura citada

- Botello, F., G. Monroy, P. Illoldi-Rangel, I. Trujillo-Bolio y V. Sánchez-Cordero. 2007. Sistematización de imágenes obtenidas por fototrampeo: una propuesta de ficha. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78:207-210.
- Brooks, D. M., R. E. Bodmer y S. Matola (comps.). 1997. Tapirs-status survey and conservation action plan. IUCN/SSC Tapir specialist group. <http://tapirback.com/tapirgal/iucn-ssc/tsg/action97/cover.htm>; última consulta: 26.VI.2012.
- Castellanos, A., C. Foerster, D. J. Lizcano, E. Naranjo, E. Cruz-Aldan, I. Lira-Torres, R. Samudio, S. Matola, J. Schipper y J. González-Maya. 2008. *Tapirus bairdii*. In IUCN 2012. IUCN Red list of threatened species. Versión 2012.2. <http://iucnredlist.org>; última consulta: 27.VI.2012.
- Chassot, O., G. Monge y V. Jiménez. 2006. Evaluación del hábitat para la Danta Centroamericana (*Tapirus bairdii*) en la zona norte de Costa Rica. *Tapir Conservation, Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group* 15:17-23.
- Delfin-Alonso, C. A., A. H. Hernández-Huerta, S. Macías-Sánchez, A. González-Gallina y G. Alducin-Chávez. 2008. Adición a los registros de tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) en Oaxaca, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 79:535-538.
- Figel, J. J., E. Duran, D. B. Bray y J. R. Priscilano-Vázquez. 2009. New jaguar records from montane forest at a priority site in southern Mexico. *CATnews* 50:14-15.
- Figel, J. J., E. Durán y D. B. Bray. 2011. Conservation of the jaguar *Panthera onca* in a community-dominated landscape in montane forest in Oaxaca, Mexico. *Oryx* 45:1-7.
- Flesher, K. 1999. Preliminary notes on the conservation status of Baird's tapir *Tapirus bairdii* in north-eastern Honduras. *Oryx* 33:294-300.
- García, M., F. Castillo y R. Leonardo. 2011. Evaluación preliminar de la conectividad del hábitat para el tapir centroamericano (*Tapirus bairdii*) en Guatemala. *Tapir Conservation, Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group* 20:21-25.
- Goodwin, G. G. 1969. Mammals from the state of Oaxaca, Mexico in the American Museum of Natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 141:1-269.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of the North America. Second ed. John Wiley and Sons, Inc., New York, 1:1-600 + 90 p y 2:601-1181 + 90 p.
- Inegi (Instituto nacional de estadística, geografía e informática), IG-UNAM (Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México) e INE (Instituto nacional de ecología). 2000. Inventario Nacional Forestal. Mapa vectorial. Escala 1:250,000. Secretaría de medio ambiente y recursos naturales (Semarnat). México, D. F.
- IUCN (International Union for the Conservation of Nature). 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Versión 2012.1. <http://iucnredlist.org>; última consulta: 20.VI.2012.
- Lavariega, M. C., M. Briones-Salas y R. M. Gómez-Ugalde. 2012. Mamíferos medianos y grandes de la Sierra de Villa Alta, Oaxaca, México. *Mastozoología Neotropical* 19:225-241.
- Lira, I., E. J. Naranjo y M. A. Reyes. 2005. Ampliación del área de distribución de *Tapirus bairdii*, Gill 1865 (Perissodactyla: Tapiridae) en Oaxaca, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 21:107-110.
- Lira, I., E. J. Naranjo, D. Hilliard, M. A. Camacho, A. De Villa y M. A. Reyes. 2006. Status and conservation of Baird's tapir in Oaxaca, Mexico. *Tapir Conservation, Newsletter of the IUCN/SSC Tapir Specialist Group* 15:21-27.
- Lira, I. y M. Briones-Salas. 2011. Impacto de la ganadería extensiva y cacería de subsistencia sobre la abundancia relativa de mamíferos en la selva Zoque, Oaxaca, México. *Therya* 2:217-244.
- March, I. y E. Naranjo. 2005. *Tapirus bairdii* (Gill, 1885). In Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva

- (eds.). Conabio-Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p 496-497.
- Matola, S., A. D. Cuarón y H. Rubio-Torgler. 1997. Status and action plan of Baird's tapir (*Tapirus bairdii*). In Tapirs-status survey and conservation action plan (english, spanish, portuguese), D. M. Brooks, R. E. Bodmer y S. Matola (comps.). IUCN/SSC Tapir Specialist Group. <http://www.tapirback.com/tapirgal/iucn-ssc/tsg/action97/ap97-06.htm>; última consulta: 27.VI.2012.
- Monroy-Vilchis, O., M. M. Zarco-González, J. Ramírez-Pulido y U. Aguilera-Reyes. 2011. Diversidad de mamíferos de la Reserva Natural Sierra de Nanchititla, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:237-248.
- Naranjo, E. J. y E. Cruz. 1998. Ecología del tapir (*Tapirus bairdii*) en la Reserva de la Biosfera La Sepultura, Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 73:111-125.
- Nolasco, A. L., I. Lira y G. Ceballos. 2007. Ampliación del área de distribución histórica del tapir (*Tapirus bairdii*) en el Pacífico mexicano. Revista Mexicana de Mastozoología 11:91-94.
- Ortega, D., G. Sánchez, C. Solano, M. A. Huerta, V. Meza y C. Galindo-Leal. 2010. Áreas de Conservación Certificadas de Oaxaca. World Wildlife Fund-Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. Oaxaca. 131 p.
- Ortiz-Pérez, M. A., J. R. Hernández y J. M. Figueroa. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. In Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. Oaxaca. p. 43-54.
- Peña, I. 2010. Mamíferos del Cerro de las Flores, Tehuantepec, Oaxaca, México. Tesis, Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. Oaxaca. 115 p.
- Semarnat, 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 de 2010, Segunda Sección, México.
- Tobler, M. W. 2002. Habitat use and diet of Baird's tapirs (*Tapirus bairdii*) in a montane. Cloud forest of the Cordillera de Talamanca, Costa Rica. Biotropica 34:468-474.
- Trejo, I. 2004. Clima. In Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. Oaxaca. p. 67-85.



Nota científica

Primeros registros de coyote (*Canis latrans*) en Campeche, México

First records of coyotes (*Canis latrans*) in Campeche, Mexico

Mircea Gabriel Hidalgo-Mihart[✉], Fernando Marcos Contreras-Moreno, Luz Adriana Pérez-Solano y Carolina Hernández-Lara

División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Km. 0.5, Carretera Villahermosa-Cárdenas, 86039 Villahermosa, Tabasco, México.

✉ mhidalgo@yahoo.com

Resumen. El coyote (*Canis latrans*) es una especie que en los últimos 30 años se ha expandido en las áreas tropicales de México y Centroamérica. En esta nota se registra por primera vez esta especie en el estado de Campeche, México. Utilizando fototrampeo, de mayo de 2009 a julio de 2012 se obtuvieron 29 registros de coyotes provenientes de 7 sitios localizados en el oeste del estado. El registro de coyotes en Campeche incrementa de 15 a 16 las especies de carnívoros reportadas para el estado.

Palabras clave: cánidos, Campeche, fototrampeo, nuevos registros.

Abstract. Coyote (*Canis latrans*) distribution range has broadly expanded during the last 30 years in tropical areas of Mexico and Central America. This paper provides the first record of coyotes in the state of Campeche, Mexico. Using photo trapping, from May 2009 to July 2012, we obtained 29 records of coyotes from 7 sites located in the western portion of the state. The record of coyotes in Campeche increases from 15 to 16 the number of carnivore species reported for the state.

Key words: canids, Campeche, camera traps, new record.

Los coyotes son depredadores oportunistas y generalistas que pueden habitar en ambientes naturales muy diversos como desiertos, matorrales, pastizales, bosques de pino y bosques tropicales (Bekoff y Gese, 2003), así como en ambientes perturbados, tales como áreas de cultivos, pastizales destinados a la ganadería, zonas urbanas y suburbanas (Bekoff, 1977). En la actualidad, el área de distribución del coyote abarca desde Alaska hasta la región norte de Panamá (Bekoff 1977; Vaughan, 1983). En los últimos 25 años, tanto en Estados Unidos y Canadá (ver Parker, 1995 para una revisión) como en México y Centroamérica (ver Hidalgo-Mihart et al., 2004 para una revisión), el área de distribución del coyote se ha ampliado notablemente. En el caso de México y Centroamérica, en los últimos 30 años se han registrado coyotes por primera vez en áreas en donde anteriormente no se habían observado, como es el caso del norte de Panamá (Méndez et al., 1981; Vaughan, 1983), el norte de Yucatán (Sosa-Escalante et al., 1997), noroeste

de Guatemala (Soto-Shoender y Giuliano, 2011) y Belice (Platt et al., 1998). Se ha sugerido que la expansión del coyote en estas áreas ha sido inducida fundamentalmente por la deforestación de los bosques tropicales (Vaughan, 1983; Sosa-Escalante et al., 1997; Hidalgo-Mihart et al., 2006), pues esta acción produce ambientes similares a los hábitats abiertos donde la especie evolucionó y a los que está bien adaptada (Young, 1951).

A pesar de que la presencia de coyotes ha sido confirmada para el norte de Yucatán (Sosa-Escalante et al., 1997), norte de Belice (Platt et al., 1998) y norte de Guatemala (Soto-Shoender y Giuliano, 2011), a la fecha no se cuenta con registros en el estado de Campeche. Hidalgo-Mihart et al. (2004) utilizando modelos de nicho predicen que existen condiciones ambientales para que los coyotes se distribuyan en este estado, principalmente hacia la región centro y la costa. Platt et al. (1998) a través de reportes orales menciona la presencia de coyotes en la región ganadera de Escarcega, localizada al centro de Campeche. Asimismo, Hernández-Lara (2010) registra la presencia de la especie a lo largo del estado a través de entrevistas con productores. Sin embargo, a pesar de que

Recibido: 05 septiembre 2012; aceptado: 22 enero 2013

se reportan condiciones apropiadas para que la especie se encuentre en el estado y existen reportes orales de la presencia del mismo, a la fecha no se cuenta con registros físicos que confirmen la presencia de coyotes en el estado de Campeche.

Como parte de un trabajo en el que se pretende determinar áreas importantes para la conservación del jaguar (*Panthera onca*) en el centro y oeste de Campeche, de 2009 a 2012, se han realizado esfuerzos de fototrampeo en 7 diferentes localidades distribuidas a lo largo de esta región (Fig. 1, Cuadro 1). Como resultado del fototrampeo, se han registrado en múltiples ocasiones la presencia de coyotes a lo largo de estas áreas. El objetivo de este trabajo es reportar los registros de coyotes observados en la región centro y oeste de Campeche como resultado del fototrampeo.

La región de estudio es fundamentalmente plana y se encuentra entre los 0 y los 10 m snm. La vegetación de la región, de acuerdo con López-Mendoza (1995), se encuentra compuesta principalmente por sistemas asociados a humedales, tales como manglares, selva mediana de pukté

(*Bucida buceras*), selva baja espinosa de tinto (*Haematoxylon campechianum*) y sabana de jícaro (*Crescentia cujete*), en los cuales se presentan largos periodos de inundación durante el año. En las regiones costeras se dominan las grandes extensiones de manglar, cubiertas principalmente de mangle rojo (*Rhizophora mangle*). En las regiones de suelos profundos con drenaje deficiente se desarrolla la selva mediana de pukté, cuya altura fluctúa entre los 20 y 30 m. Las áreas donde se desarrolla la selva mediana, presentan inundaciones estacionales, pero éstos nunca llegan a ser periodos prolongados. La selva baja espinosa de tinto se desarrolla sobre suelos profundos con drenaje deficiente, de tal manera que se inunda en época de lluvias y se seca completamente en época de secas. Se caracteriza por presentar un estrato arbóreo que puede variar de 5 a 15 m. La sabana de jícaro está constituida por gramíneas, sin árboles o con árboles esparcidos, principalmente jícaro, que conforman un estrato arbóreo de 5 m de altura. Se sitúa sobre suelos con drenaje deficiente que se vuelven fangosos en la época de lluvias y se secan muy pronunciadamente en época de secas. En algunos lugares durante la temporada

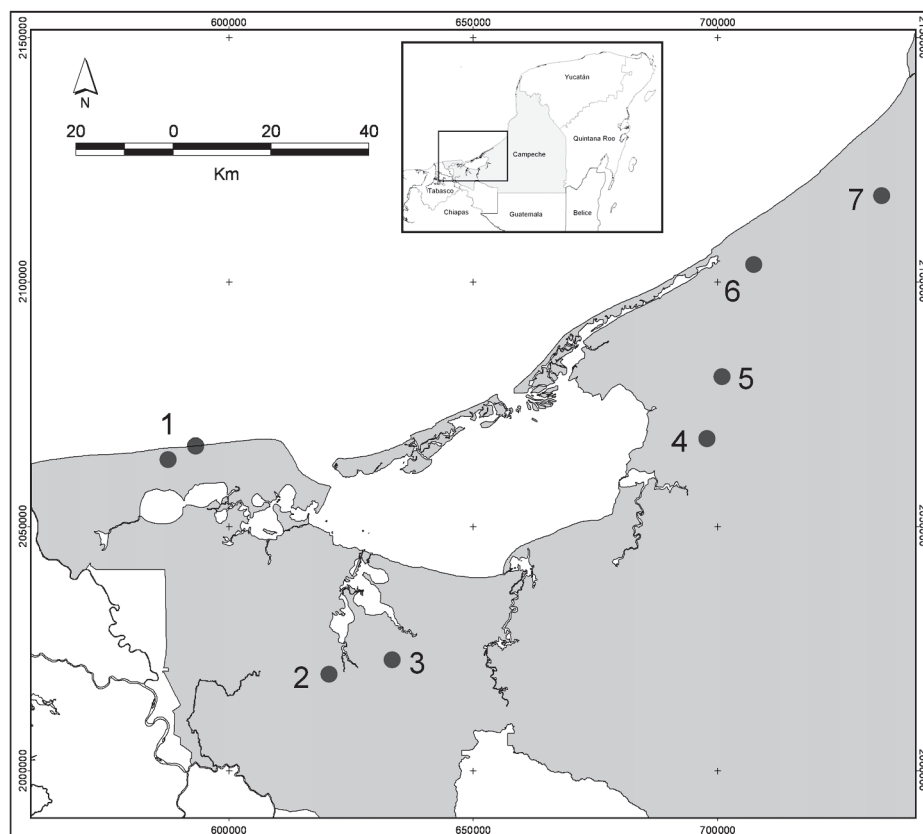


Figura 1. Localización de los registros fotográficos de coyotes en el oeste de Campeche, México. 1, Atasta; 2, arroyo las Piñas; 3, río del Este; 4, Manantiales; 5, Chekubul; 6, Sabancuy; 7, San Pablo Pixtún.

Cuadro 1. Localización, número de registros y descripción de los eventos donde se obtuvieron fotografías de coyotes en la región oeste de Campeche utilizando trampas cámara

<i>Localidad (Municipio)</i>	<i>Vegetación¹</i>	<i>Periodo en que las cámaras permanecieron activas (número de cámaras activas)</i>	<i>Localización de la cámara donde se obtuvo el registro (UTM)²</i>	<i>Número de fotografías de coyotes</i>	<i>Características del sitio donde se localizaba la cámara¹</i>	<i>Descripción de eventos³</i>
Atasta (Carmen)	MA, SJ y PI	1 de septiembre al 15 de octubre de 2010 (10 cámaras)	593162, 2066419	10	MA	Dos fotografías donde se observan 2 organismos adultos (Fig. 2B) y 8 fotografías de individuos adultos solitarios
			592317, 2065845	2	MA	Dos fotografías de individuos adultos solitarios
			587549, 2063695	3	MA en los límites de un PI	Tres fotografías de individuos adultos solitarios
Arroyo Las Piñas (Palizada)	SM, SB, PI y AC	15 de julio al 15 de agosto de 2010 (15 cámaras)	620388, 2019677	1	AC	Fotografía de un individuo adulto solitario (Fig. 2C)
			622701, 2021301	1	AC	Fotografía de un individuo adulto solitario
Río del Este (Carmen)	SM, SB, PI, AC	10 de enero al 1 de marzo de 2011 (35 cámaras)	622588, 2021763	1	SM	Fotografía de un individuo adulto solitario (Fig. 2D)
		10 de enero al 1 de marzo de 2011 (50 cámaras)	633340, 2022678	1	Límite de SM y PI	Fotografía de un individuo adulto solitario
			637166, 2026702	1	SM	Fotografía de un individuo adulto solitario
Manantiales (Carmen)	MA, SM y SB	15 de abril al 1 de julio de 2009 (20 cámaras)	697786, 2067940	1	Aguada artificial al interior de SM	Fotografía de un individuo adulto solitario
Chekubul (Carmen)	MA, SM, SB, SJ y PI	15 de abril al 1 de julio de 2009 (15 cámaras)	700835, 2080643	1	SJ	Fotografía de un individuo adulto solitario (Fig. 2E)
Chenkan (Champotón)	MA, SM, SB, SJ y PI	15 de julio al 20 de agosto de 2011 (20 cámaras)	707357, 2103563	2	Aguada natural rodeada de SM y SJ	Dos fotografías de individuos adultos solitarios
			706973, 2102810	2	SJ	Fotografía donde se observa 1 coyote adulto y 1 cría (Fig. 2F) y fotografía con un coyote adulto solitario

Cuadro 1. Continúa

			707554, 2101113	1	MA rodeado de SJ	Fotografía de un individuo adulto solitario (Fig. 2G)
San Pablo Pixtún (Champotón)	SM, SB y AC	25 de mayo al 20 de julio de 2012	733576, 2117610	1	AC	Fotografía de un individuo adulto solitario (Fig. 2H). La fecha y la hora del evento no se obtuvieron por falla en la cámara.

¹MA, manglar; SM, selvas medianas subcaducifolias de pukté; SB, selvas bajas espinosas de tinto; SJ, sabanas de jícaro; PI, pastizales inducidos; AC, acahuales. ²En todos los casos la zona UTM es 15. ³En ninguna de las observaciones fue posible distinguir el sexo de los coyotes.

de seca se aprovechan las sabanas como campos ganaderos, ya que cuentan con diversas especies de pastos naturales e introducidos, principalmente el jaragua (*Hypharrena rufa*) y camalote (*Paspalum fasciculatum*). Dentro de la sabana de jícaro es posible encontrar parches esparcidos de mangle botoncillo (*Conocarpus erectus*), y en los sitios donde el suelo se eleva arriba de 1 m sobre la sabana, así como en los alrededores de las aguadas naturales, existen pequeños parches de selva mediana subperenifolia (< 5 ha) conocidos como petenes. Además de los sistemas naturales, en la región existen grandes extensiones de pastizales inducidos. En el área se ha desarrollado ampliamente la ganadería, lo que ha traído como consecuencia la transformación de los hábitats naturales en pastizales inducidos, caracterizados principalmente por la presencia de pastos, tales como estrella africana (*Cynodon nlemfuensis*) y pasto alemán (*Echinochloa polystachya*). Asimismo, en el área se presentan grandes extensiones de acahuales (vegetación secundaria), los cuales se derivan de los tipos de vegetación antes mencionados y es debido a la tala de la vegetación original (especialmente de las selvas medianas y bajas). Los acahuales se observan en diferentes etapas de sucesión que van desde 1 a 20 años, lo que indica el uso constante de las zonas boscosas y el abandono de las parcelas. En este sistema los árboles en desarrollo, por lo general, tienen menos de 5 m de altura y un diámetro menor a 3 cm.

En 9 625 días cámara (una noche cámara equivale a una cámara trampa activa por 24 horas) se obtuvieron 28 registros de coyotes en 14 diferentes sitios, distribuidos a lo largo de las 7 localidades estudiadas (Cuadro 1, Figs. A-H). Veinticinco de las fotografías obtenidas corresponden a coyotes solitarios (Figs. A, C, D, E, G y H), mientras que en 3 restantes, se observan 2 individuos en la imagen (Figs. B, F).

Las fotografías obtenidas en este trabajo confirman la presencia de coyotes en el estado de Campeche,

particularmente en el oeste del estado. Hernández-Lara (2010) reportó la presencia de coyotes en esta región, con entrevistas a productores. Los resultados de este trabajo confirman este reporte. La presencia de coyotes en otras localidades del estado no ha sido confirmada. Modelos de nicho ecológico predicen la presencia de la especie a lo largo de la franja costera que se extiende desde Tabasco hasta Yucatán, así como en las áreas ganaderas que se localizan al centro del estado (Hidalgo-Mihart et al. 2004). Hernández-Lara (2010) informa que algunos productores reportan la presencia de la especie en las mismas áreas predichas en los modelos de nicho. El registro formal del coyote en Campeche incrementa el número de especies de mamíferos carnívoros registradas para el estado de 15 a 16 (Martínez-Ku et al., 2007; Hall, 1981).

La presencia de coyotes en Campeche es reciente. Productores pecuarios informan que la especie no existía en la región antes de 1980, y que su llegada ocurrió entre 1980 y 2000, momento a partir del cual han ocurrido importantes pérdidas, principalmente en la producción ovina (Hernández-Lara, 2010). Numerosos estudios concluyen que el establecimiento de poblaciones de coyotes en áreas tropicales probablemente sea causado por la deforestación (Méndez et al., 1981; Vaughan, 1983; Sosa-Escalante et al., 1997; Hidalgo-Mihart et al., 2004; Hidalgo-Mihart et al., 2006), por tanto es posible que este factor haya favorecido la expansión de los coyotes hacia la península de Yucatán. Dicha deforestación ha sido debida al crecimiento de las actividades agrícolas y ganaderas en muchas zonas de México y Centroamérica (Challenger, 1998). Asimismo, modelos de distribución del coyote para México y América Central sugieren que la presencia de grandes fragmentos de bosques tropicales son el factor más importante que limita la distribución de la especie en esta área (Hidalgo-Mihart et al., 2004).

Loa autores agradecen al Área de Protección de Flora y Fauna Silvestre Laguna de Términos-Comisión Nacional

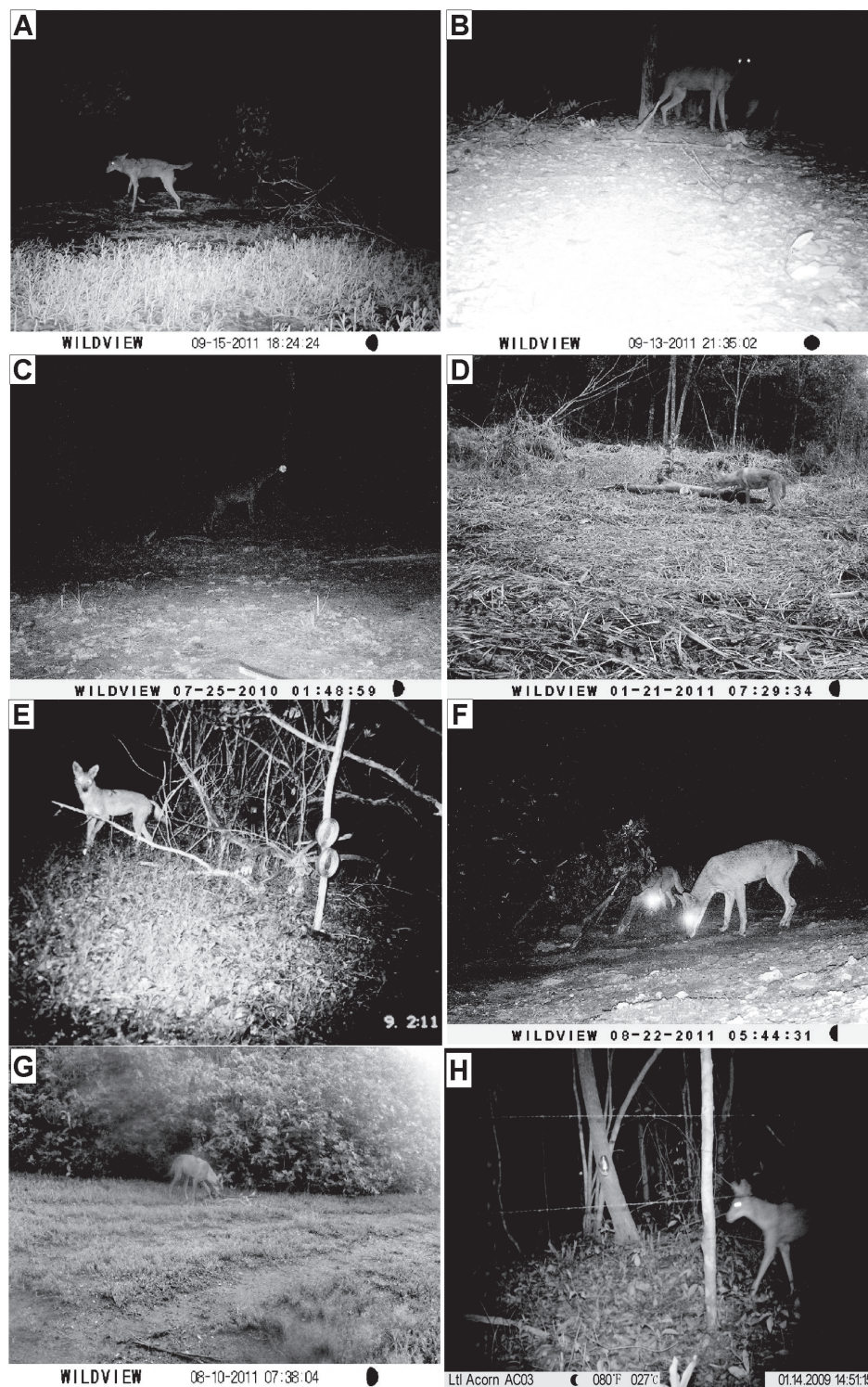


Figura 2. Fotografías de algunos de los coyotes registrados en el oeste de Campeche entre 2009 y 2012. A, coyote solitario en Atasta, Campeche; B, fotografía de pareja de coyotes al parecer adultos en Atasta, Campeche; C, coyote solitario en los alrededores del arroyo Las Piñas; D, coyote solitario fotografiado en la región del Río del Este; E, coyote solitario fotografiado en el ejido Manantiales; F, dos coyotes (al parecer adulto y cría) fotografiados en la región de Sabancuy; G, coyote solitario fotografiado en la región de Sabancuy; H, coyote solitario fotografiado en acahuals del ejido San Pablo Pixtún.

de Áreas Naturales Protegidas por el apoyo financiero a través de los proyectos PROCODES 2009, 2010, 2011 y PROMOBI 2011 y 2012. A la División Académica de Ciencias Biológicas de la Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, Pro Natura Península de Yucatán A. C. y a las Unidades de manejo y aprovechamiento para la conservación de la vida silvestre (Umas) Nikte Ha y Nohan, por el apoyo logístico para la realización del proyecto. A las autoridades, guías y habitantes de las comunidades que nos permitieron el acceso a sus terrenos y facilitaron la realización de este proyecto. A los estudiantes de la DACBiol-UJAT, por su apoyo en el trabajo de campo.

Literatura citada

- Bekoff, M. 1977. *Canis latrans*. Mammalian Species 79:5-17.
- Bekoff, M. y E. M. Gese. 2003. Coyote (*Canis latrans*). In Wild mammals of North America: biology, management and conservation, G. A. Feldhamer, B. C. Thompson y J. A. Chapman (eds.). Johns Hopkins University Press, Baltimore MD. p. 467-481.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. Conabio e Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 847 p.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. 2 edición. John Wiley and Sons, New York. 668 p.
- Hernández-Lara, C. 2010. Cambio de uso de suelo y expansión de una especie potencialmente conflictiva: el caso del coyote en el sureste de México. Tesis, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. Villahermosa. 55 p.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, A. González-Romero y C. A. López-González. 2004. Historical and present distribution of coyote (*Canis latrans*) in Mexico and Central America. Journal of Biogeography 31:2025-2038.
- Hidalgo-Mihart, M. G., L. Cantú-Salazar, C. A. López-González, P. G. Martínez-Gutiérrez, E. C. Fernández y A. López-González. 2006. Coyote habitat use in a tropical deciduous forest of western Mexico. Journal of Wildlife Management 70:216-221.
- López-Mendoza, R. 1995. Tipos de vegetación y su distribución en el estado de Tabasco y norte de Chiapas. Universidad Autónoma de Chapingo. Estado de México. 121 p.
- Martínez-Ku, D. H., G. Escalona-Segura y J. A. Vargas-Contreras. 2007. Primer registro del zorrillo manchado del Sur *Spilogale angustifrons* Howell 1902 para el estado de Campeche, México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 23:175-177.
- Méndez, E., F. Delgado y D. Miranda. 1981. The coyote (*Canis latrans*) in Panama. International Journal for the Study of Animal Problems 2:252-255.
- Parker, G. 1995. Eastern coyote: the story of its success. Nimbus Publishing Limited, Halifax. 254 p.
- Platt, S. G., B. W. Miller y C. M. Miller. 1998. First record of the coyote (*Canis latrans*) in Belize. Vida Silvestre Neotropical 7:139-140.
- Sosa-Escalante, X., S. Hernández, A. Segovia y V. Sánchez-Cordero. 1997. First record of the coyote, *Canis latrans* (Carnivora: Canidae) in the Yucatán Peninsula, Mexico. Southwestern Naturalist 42:494-495.
- Soto-Shoender, R. y W. M. Giuliano. 2011. Predation on livestock by large carnivores in the tropical lowlands of Guatemala. Oryx 45:561-568.
- Vaughan, C. 1983. Coyote range expansion in Costa Rica and Panama. Brenesia 21:27-32.
- Young, S. P. 1951. Part I, Its history, life habits, economic status, and control. In The clever coyote, S. P. Young y H. H. T. Jackson (eds.). Wildlife Management Institute, Washington. p. 1-226.



Nota científica

Primer registro de oso negro americano (*Ursus americanus*) para el estado de Hidalgo, México

First record of american black bear (*Ursus americanus*) from Hidalgo, Mexico

Alberto Enrique Rojas-Martínez^{1✉} y Luis Antonio Juárez-Casillas²

¹Laboratorio de Ecología de Poblaciones, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Carretera Pachuca-Tulancingo, Km 4.5 s/n, Col. Carboneras Mineral de la Reforma, 42184 Hidalgo, México.

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

✉ aejrojas@uaeh.edu.mx

Resumen. Se documenta el primer registro del oso negro americano (*Ursus americanus*) para el estado de Hidalgo, México, mismo que representa el punto más sureño de la distribución de esta especie. El ejemplar se encontró muerto cerca del poblado El Aguaje de Cerro Prieto en un lugar conocido como La Joya, municipio de La Misión, en el norte del estado, a una altitud de 1 481 m, probablemente correspondía a un individuo errante proveniente del estado de Querétaro.

Palabras clave: ampliación de la distribución, Ursidae.

Abstract. We report the first record of American black bear (*Ursus americanus*) for the state of Hidalgo, Mexico; it represents the southernmost distribution record of this specie. This ursid was found death near to El Aguaje de Cerro Prieto in a locality known as La Joya, Municipality of La Misión, in the northern part of the state, at 1 481 m, probably it was an errant individual from the state of Querétaro.

Key words: enlargement of distribution, Ursidae.

El oso negro americano (*Ursus americanus*) es el úrsido con distribución más amplia en el continente americano y el carnívoro de mayor tamaño en México. A mediados del siglo XX, la especie sufrió una dramática disminución en el número y tamaño de sus poblaciones naturales, reduciendo hasta en un 20% su área de distribución histórica, como consecuencia de la destrucción de su hábitat y de la cacería furtiva (INE/Semarnap, 1999).

Históricamente el oso negro se distribuía a lo largo de la sierra Madre Oriental y de la sierra Madre Occidental, que incluían los estados de Sonora, Chihuahua, Durango, Zacatecas, Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas (Leopold, 1959), Nayarit (Baker y Greer, 1962), Sinaloa, San Luis Potosí y, probablemente, Aguascalientes (Hall, 1981). En la actualidad se conoce poco sobre su distribución, pero se sabe que existen poblaciones estables en los estados de Sonora, Chihuahua, Tamaulipas, Coahuila y Nuevo León (Moctezuma-Orozco y Doan-Crider, 2005).

La disminución de las poblaciones de oso negro, forzó a México a buscar alternativas e implementar acciones para asegurar la conservación de este mamífero. En 1994 se cambió el estatus de especie amenazada y se incluyó como especie en peligro de extinción (Semarnat, 2010), desde entonces las leyes mexicanas han prohibido la cacería del oso negro por tiempo indefinido. Por otra parte, la modificación en el manejo de algunas tierras y la sensibilización de la sociedad, han dado lugar a actitudes positivas para la protección de la especie, lo que al parecer ha permitido que se recuperen, con la expansión de sus poblaciones a lo largo de toda su distribución e inclusive más al sur que antaño (Rojas-Martínez, com. pers.).

En 2005, lugareños del poblado El Aguaje de Cerro Prieto en el norte del estado de Hidalgo, reportaron ante la Profepa-Hidalgo que mataron a un oso negro como represalia por que atacó a un borrego. Lo anterior sucedió en el municipio de La Misión a 1 481 m de altitud, en un lugar conocido como La Joya (0.66 km S y 5.86 km E La Misión, Hidalgo; 21°05'30" N, 99° 04'05" O; Fig. 1). El

Recibido: 11 septiembre 2012; aceptado: 22 marzo 2013

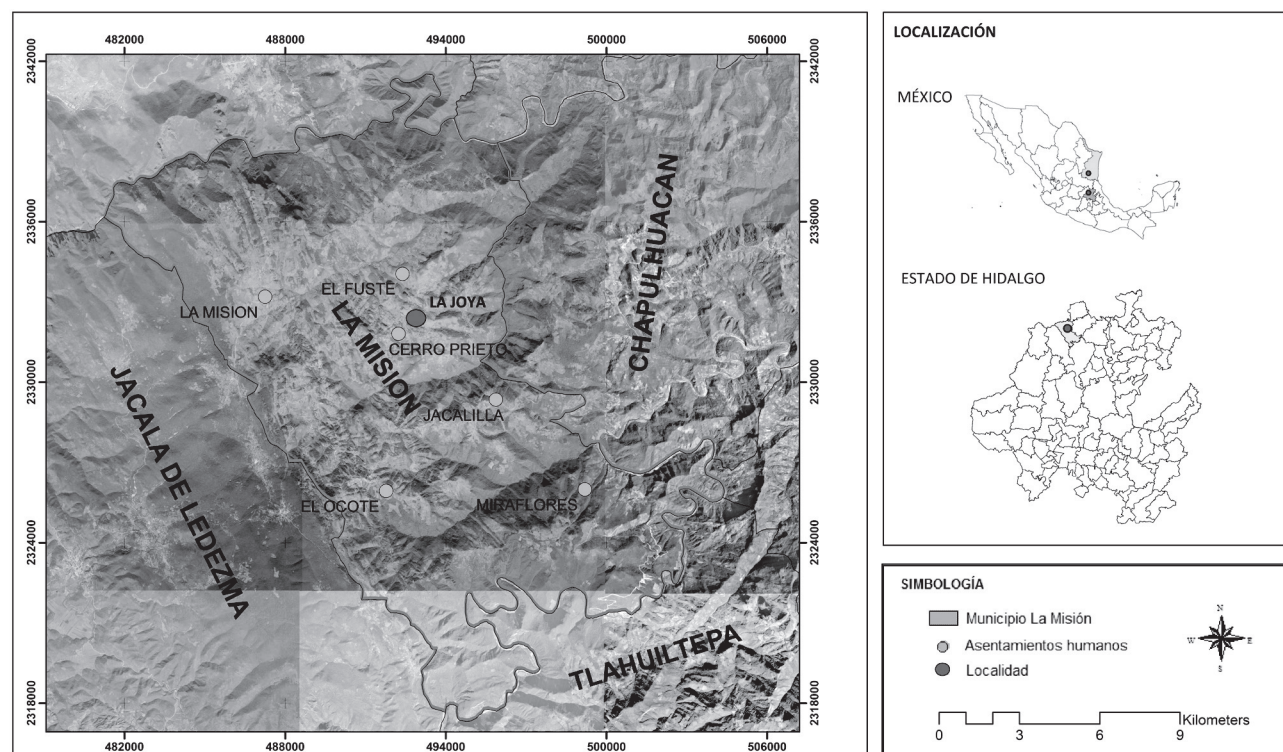


Figura 1. Mapa del estado de Hidalgo, en él se muestra la localidad (La Joya, El Aguaje de Cerro Prieto, municipio de La Misión, Hidalgo), en donde se encontró el ejemplar de oso negro (*Ursus americanus*). Asimismo, se presenta la localidad más cercana situada en La Joya de Salas, Reserva de la Biosfera de El Cielo, Tamaulipas, México.

tipo de vegetación predominante en el lugar corresponde a un bosque mesófilo alterado (Rzedowski, 2006).

Debido a que el ejemplar se encontraba en estado avanzado de descomposición y disgregado, sólo fue posible recuperar el cráneo (Fig. 2) y algunos elementos poscraneales, que se encuentran depositados en la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CIB-CM-335). El análisis minucioso del cráneo sugiere que la causa de la muerte de este individuo fue por un balazo y por golpes que le dañaron el paladar y la dentadura. Las medidas craneanas (DeBlase y Martin, 1984) fueron tomadas con un vernier digital (Mitutoyo 500) y con una regla cuando la medida sobrepasaba la capacidad del vernier. Todas las medidas se expresan en mm: longitud mayor del cráneo, 307; anchura del cráneo, 87.6; constricción postorbital, 63.3; anchura mastoidea, 129.2; anchura nasal, 30.2; anchura cigomática, 173.0; anchura condilar, 64.3; anchura paraoccipital, 81.6; anchura mínima interorbital, 63.4; longitud de la hilera maxilar de dientes, 100.6; longitud de la bula timpánica, 37.34 y anchura de la bula timpánica, 39.8. Las suturas craneales aún se encuentran separadas, lo que sugiere que

se trataba de un individuo relativamente joven del que se desconoce el sexo. El análisis del gene mitocondrial región control (373 pb), reveló que se trata de un ejemplar de la especie *Ursus americanus eremicus* subespecie que habita en la sierra Madre Oriental (Juárez-Castillas, com. pers.).

El hallazgo del oso negro en el estado de Hidalgo, es el primer reporte confirmado de la especie para la entidad y representa el registro actual más sureño de la distribución de este carnívoro. A pesar de que los pobladores del área mencionan que el oso fue avistado en compañía de otros 2 individuos, no existe evidencia de que en la zona exista una población residente. Las poblaciones de oso negro más cercanas a la localidad de La Joya en el estado de Hidalgo, que han sido documentadas, se encuentran en Joya del Salas, en la Reserva de la Biósfera El Cielo en el estado de Tamaulipas (Vargas-Contreras y Hernández-Huerta, 2001), lo que extiende la distribución de la especie 231 km hacia el sur.

El oso negro encontrado en Hidalgo, probablemente proviene de los estados de Guanajuato o Querétaro, donde no se tienen registros formales, pero estos animales son conocidos en la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda de Querétaro, a través de avistamientos, huellas y daños en

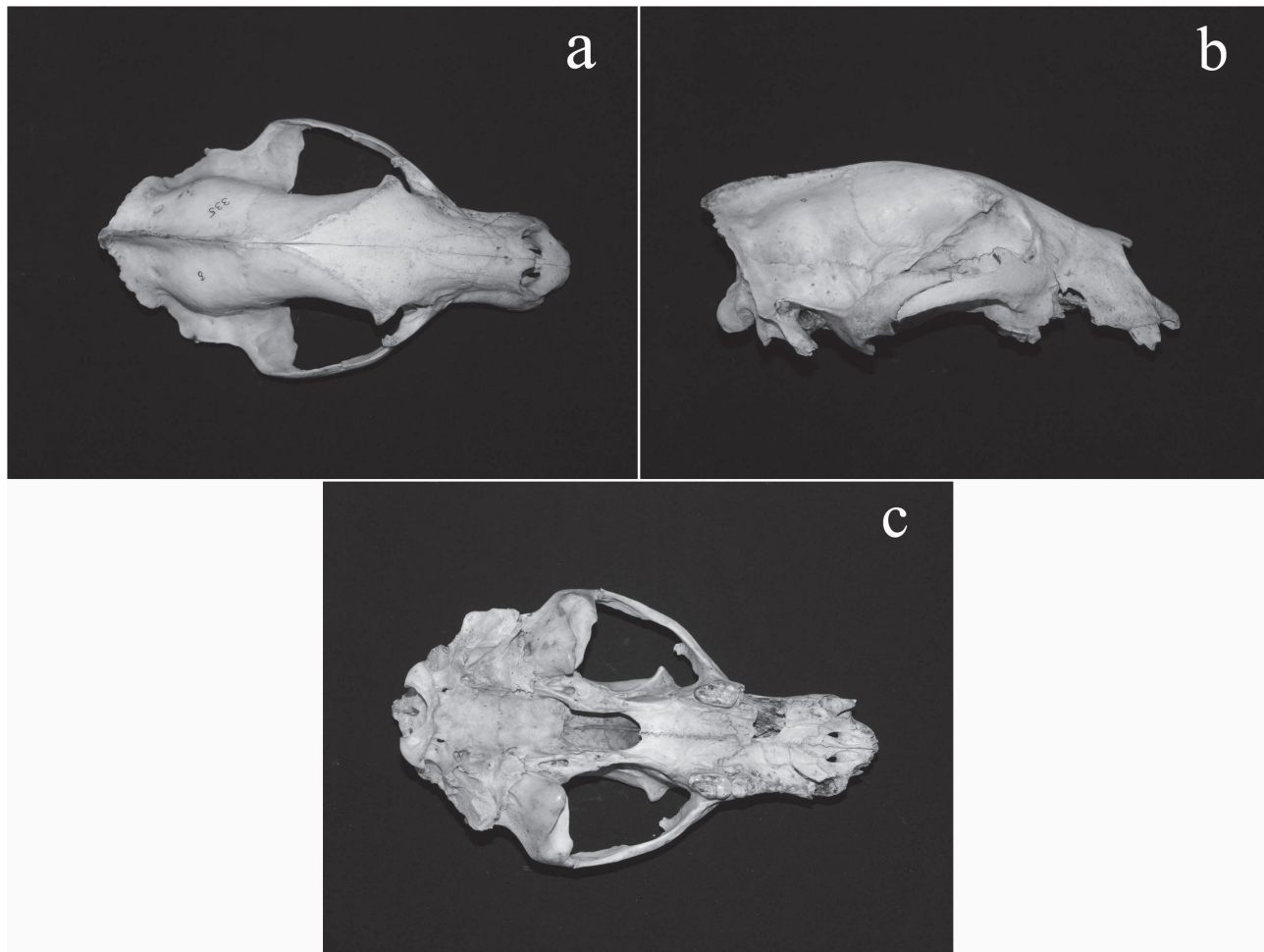


Figura 2. a), vista dorsal; b), lateral y c), ventral del cráneo del ejemplar de oso negro, procedente de la localidad de La Joya, El Aguaje de Cerro Prieto, municipio de La Misión, Hidalgo.

milpas de maíz (Víctor Ildefonso, director de la Reserva de la Biosfera Sierra Gorda, Guanajuato, com. pers.). Las especies de talla mayor que se encuentran en un proceso de expansión de su área de distribución de manera natural, al menos actualmente, son eventos inusuales, que podrían explicarse por el crecimiento de las poblaciones (Onorato et al., 2004).

En el estado de Hidalgo, la presencia de osos es referida por los lugareños del noreste del estado como una anécdota común, lo que podría significar la presencia histórica de la especie en la zona. El registro de este carnívoro en la región, enfatiza la necesidad de realizar estudios dirigidos a la búsqueda de este mamífero para conocer la distribución actual y plantear estrategias de conservación para la especie y de sus hábitats.

Agradecemos al M.V.Z. Eugenio Bravo Quintanar, delegado de la Profepa-Hidalgo por haber puesto bajo

resguardo de la Colección de Mamíferos del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, los restos del oso estudiado. Asimismo, a los 2 revisores anónimos que contribuyeron a mejorar el documento.

Literatura citada

- Baker, R. y J. K. Greer. 1962. Mammals of the Mexican State of Durango. Publications of the Museum, Michigan State University. Biological Series 2:25-154.
- DeBlase, A. F. y R. E. Martín. 1984. A manual of Mammalogy with keys to families of the world. Wm. C. Brown Company Publishers, Iowa. 436 p.
- Hall, E. R. 1981. The mammals of North America. John Wiley and Sons, New York. 1181 p.
- INE/Semarnap. 1999. Proyecto para la Conservación y Manejo del Oso Negro (*Ursus americanus*) en México. Instituto

- Nacional de Ecología-Secretaría de medio ambiente, recursos naturales y pesca, Gobierno Federal, México. 105 p.
- Leopold, A. S. 1959. Wildlife of Mexico. University of California Press. Davis. 568 p.
- Moctezuma-Orozco, O. y D. L. Doan-Crider. 2005. Oso negro americano. *In* Los mamíferos silvestres de México, G. Ceballos y G. Oliva (eds.). Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 419-422.
- Onorato, D. P., E. C. Hellgren, R. A. Van Den Bussche y D. L. Doan-Crider. 2004. Phylogeographic patterns within a metapopulation of black bears (*Ursus americanus*) in the American Southwest. *Journal of Mammalogy* 85:140-147.
- Rzedowski, J. 2006. Vegetación de México. 1ra edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 504 p.
- Semarnat, 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 de 2010, Segunda Sección, México.
- Vargas-Contreras, J. A. y A. Hernández-Huerta. 2001. Distribución altitudinal de la mastofauna en la Reserva de la Biosfera El Cielo, Tamaulipas, México. *Acta Zoológica Mexicana* 82:83-109.



¿Es posible reconocer una unidad biótica entre América del Norte y del Sur?

Is it possible to recognize a biotic unit between North and South America?

César A. Ríos-Muñoz✉

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

Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Universidad 3000, Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ rmunoz98@ciencias.unam.mx

Resumen. Existen discrepancias al delimitar y reconocer bióticamente la parte central del continente americano, principalmente el área comprendida entre el sur de México y el norte de América del Sur. La delimitación de esta zona se ve dificultada al observar características propias, producto de los patrones de distribución de las especies y en establecer criterios en los que se base su reconocimiento. Este trabajo presenta diferentes argumentos sobre la existencia de esa región por medio de su conocimiento biogeográfico, con el fin de proponer una "Mesoamérica biótica" que pueda ser reconocida y diferenciada de las zonas adyacentes por gradientes bióticos. Se plantean criterios que deben ser considerados y los problemas que se presentan en el entendimiento de la región.

Palabras clave: biogeografía, delimitación, Neotrópico, patrones biogeográficos, México, Centroamérica.

Abstract. There are differences in the biotic delimitation and recognition of the central part of the Americas, specifically from southern Mexico to northern South America. The delimitation of this area has been difficult when typical characteristics, product of patterns of distribution of the species, and diagnostic criteria are considered in its identification. This study present different arguments about the existence of a "biotic Mesoamerica" through the biogeographical knowledge, which can help in its recognition and its differences from neighboring areas by biotic gradients. Some criteria have been considered and the problems present in the understanding of the region have been discussed.

Key words: biogeography, delimitation, Neotropics, biogeographic patterns, Mexico, Central America.

Introducción

En 1943, Paul Kirchhoff acuñó el término Mesoamérica para referirse a un conjunto de pueblos precolombinos que presentaban caracteres culturales en común; incluso los delimitó geográficamente, al norte coincidiendo con los límites tropicales en México y al sur hasta el occidente de Costa Rica (Kirchhoff, 1943, Fig. 1). Resulta interesante observar que estos límites coinciden de manera aproximada con los límites geográficos de la distribución de muchas especies de plantas y animales (Vivó, 1943), por lo que podemos encontrar, al igual que con las culturas prehispánicas, elementos característicos, compartidos o ausentes en esta región. La similitud entre rasgos culturales y bióticos también se ha discutido en regiones geográficas más amplias como Latinoamérica y el Neotrópico; donde, a pesar de la congruencia geográfica entre ambos, es posible asociar cada concepto con características culturales y

bióticas respectivamente, estableciendo definiciones para propósitos diferentes (Simpson, 1964). Aunque resulta complicado admitir que exista una unidad biótica que se encuentre limitada por aspectos culturales, es claro que al igual que con las culturas, existen elementos biológicos que difieren de forma significativa de las zonas adyacentes en las que se ubican (Wallace, 1876). Indudablemente existe un factor común a esta congruencia, ya que tanto los límites de las especies como los de las culturas se han visto influenciados por factores ambientales (de Mendizábal, 1946; Simpson, 1964).

Recientemente, Winker (2011) opinó sobre el término biogeográfico adecuado para definir la región que se encuentra entre América del Norte y del Sur, haciendo referencia a que el término América Media o América Central (Middle America), que incluye desde el sur de los Estados Unidos hasta el istmo del Darién, Panamá, incluyendo las Antillas, con excepción de Trinidad y Tobago (Baird, 1864-1872: 1) "tiene una mayor exactitud geográfica y biogeográfica en su definición" (Winker 2011: 5). Además, propuso que el término debe ser

Recibido: 26 octubre 2012; aceptado: 06 marzo 2013

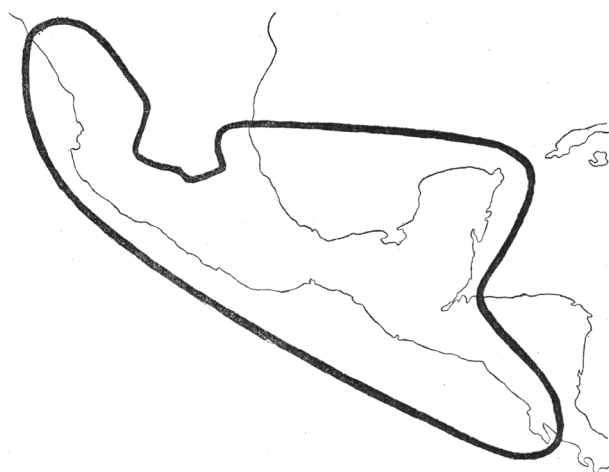


Figura 1. Delimitación geográfica de Mesoamérica propuesta por Kirchhoff (1943).

oficialmente reconocido, ya que se utilizó por primera vez en la literatura científica en 1864 (Baird, 1864-1872: 1). Sin embargo, esta afirmación carece de un contexto histórico y un conocimiento biogeográfico completo de la región que permita discernir si es adecuada o no, pues el término *América Media* también se ha utilizado en un contexto geopolítico más que biológico (Lasserre, 1976). En la literatura biológica no existe consenso sobre la definición biótica de Mesoamérica, pues para algunos autores incluye todo México y Centroamérica (Flores y Gerez, 1994; Arroyo-Cabrales et al., 2007), para otros del sureste de México hasta Panamá (Navarro et al., 2001; Ford, 2005) o desde la península de Yucatán hasta Panamá (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo [Ccad], 2002; Cavers et al., 2003), lo que provoca un concepto vago y sin el rigor necesario para poder establecer una unidad reconocible. Además, los conceptos bióticos de Mesoamérica y América Media no deben ser considerados como sinónimos, pues se refieren a áreas con diferente extensión geográfica, dado que en todas las definiciones anteriores Mesoamérica se encuentra dentro de América Media excluyendo el sur de los Estados Unidos y las Antillas (Winker, 2011; Baird 1864-1872).

Por estos motivos, el presente trabajo pretende dar a conocer una visión general del panorama biogeográfico de la parte central del continente americano, de manera tal que pueda contarse con la información necesaria para establecer los límites, conocer los factores que han jugado un papel en la historia biótica de la región y sobre todo, que sea posible reconocer la existencia biótica de Mesoamérica, si fuera el caso, aun sin Mesoamérica, parafraseando el trabajo de Wilkerson (2000).

Elementos bióticos y sus afinidades en la región

Varios trabajos biogeográficos se han centrado en la explicación del origen de la biota en México y Centroamérica. Los trabajos de Savage (1966, 1982) con herpetofauna; Halffter (1961, 1964a, 1976, 1978) con insectos y Delgadillo (1979, 1986) con musgos, presentan elementos en común, lo que demuestra historias biogeográficas compartidas caracterizadas por distintas afinidades. Si bien estas propuestas están basadas en la dispersión para explicar el origen de la biota, es interesante notar que los 3 autores sugieren la existencia de un elemento mesoamericano, de un origen relativamente reciente, que hace evidente la identificación de una parte de la biota restringida a esta zona. Además, coinciden también en la presencia de un elemento sudamericano que hace innegable la dispersión de elementos del sur hacia el norte. Un elemento destacado es el componente proveniente del norte (norteño antiguo [Savage, 1966; 1982] o paleoamericano/Neártico [Halffter, 1964b, 1976]) con mayores afinidades neárticas y que para algunos autores está dado por patrones de dispersión norte-sur (Savage, 1966, 1982), aunque hay quienes sugieren que se trata de un elemento autóctono del norte de México (Flores, 1991; Rzedowski, 1991a). Los elementos antes mencionados fueron sintetizados por Savage (1966, 1982) como explicación biogeográfica para la herpetofauna del sureste de México y Centroamérica, reconociendo 4 patrones que constituyen la herpetofauna mesoamericana: 1) mesoamericano, básicamente compuesto por géneros endémicos de México y Centroamérica; 2) septentrional antiguo, con géneros extratropicales de Europa y América del Norte; 3) sudamericano, géneros sudamericanos llegados recientemente a Mesoamérica; y 4) septentrional reciente, géneros extratropicales de la zona árida de México y América del Norte. A partir de éstos, los procesos que explican la historia biogeográfica están basados en eventos de dispersión seguidos por vicarianza: dispersión de América del Sur en el Cretácico tardío seguida de aislamiento antes de la formación del istmo de Panamá, dispersión norteamericana antes del Eoceno seguida por la fragmentación de las biotas en Norte y Centroamérica en el Oligoceno, y dispersión reciente desde América del Sur con el cierre del istmo de Panamá en el Plioceno (Savage, 1982). Esta explicación ha tenido influencia en las interpretaciones biogeográficas para la diversificación de la herpetofauna mexicana (Flores, 1991) y algunos elementos han sido considerados como parte importante en el reconocimiento de los patrones biogeográficos actuales con mamíferos (Webb, 2006; Ceballos et al., 2010; Ferrusquía-Villafranca et al., 2010).

El resultado de la mezcla de los elementos bióticos mencionados, aunado a factores geológicos y ambientales,

ha producido una elevada riqueza de especies y una alta tasa de diferenciación *in situ*, dando como resultado una cantidad importante de endemismos (Rzedowski, 1991a; Flores-Villela y Navarro, 1993; Flores y Gerez, 1994; Peterson y Navarro, 2000) que forman parte del elemento que es característico entre América del Norte y del Sur. Se estima que en la región comprendida por México y Centroamérica existen unas 2 500 especies de vertebrados endémicos (Flores y Gerez, 1994), aproximadamente el 64% de las especies de fanerógamas para México y norte de Centroamérica (Rzedowski, 1991b), y grupos como copépodos presentan hasta un 41% de especies endémicas tan solo en la península de Yucatán (Suárez-Morales y Reid, 2003).

Estas altas concentraciones de especies endémicas se encuentran asociadas principalmente con zonas montañosas (Gutiérrez, 2009), dominadas por bosques densos con valores altos de humedad (Watson y Peterson, 1999), representadas por bosques de encinos, coníferas, mesófilos (Rzedowski, 1978) y matorrales subalpinos (Gutiérrez, 2009), y en las tierras bajas las áreas dominadas por bosques tropicales caducifolios y subcaducifolios (Rzedowski, 1978; Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012). En estos últimos, es posible encontrar que hasta el 60% de las plantas que componen este tipo de vegetación tienen una distribución restringida sólo a México (Lott y Atkinson, 2010), y en el caso de los vertebrados terrestres, más del 50% de las aves de la zona tropical de México y Centroamérica (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012) y una tercera parte de la mastofauna y herpetofauna de México (García, 2006).

Identificación de la región como zona de transición

Aunque pudiera establecerse el límite latitudinal de los trópicos como la delimitación entre las regiones Neártica y Neotropical en el centro de México, es difícil trazar una única línea, ya que depende de los grupos taxonómicos

que se utilicen como forma de evaluación (Escalante et al., 1998). Por esta razón, varios autores han reconocido la existencia de una zona de transición más que un límite, donde es posible encontrar una mezcla de elementos bióticos que pueden pertenecer a ambas regiones (Townsend, 1895; Vivó, 1943; Halffter, 1964a, b, 1976, 1978, 1987; Ortega y Arita, 1998; Morrone, 2004a).

Las zonas de transición se localizan en los límites de las regiones biogeográficas y representan una mezcla de elementos bióticos que es promovida por cambios históricos y ecológicos (Morrone, 2004a). De manera general, se pueden encontrar varias propuestas que cubren los aspectos generales en la descripción de una zona de transición; entre ellas se encuentran las de Vivó (1943), basadas en la distribución de la flora y posteriormente contrastadas con la fauna que presenta la Zona de Transición Mexicana-Centroamericana, que tiene una extensión geográfica coincidente con la Mesoamérica de Kirchhoff (1943) y otra zona de contacto antillana que incluye parte de las Antillas Mayores y el sur de la Florida (Fig. 2). Otra propuesta, la más conocida y difundida, fue realizada por Halffter (1964a, b, 1976, 1978, 1987) llamada Zona de Transición Mexicana (ZTM), que está descrita a partir de la entomofauna, principalmente la asociada a zonas montañosas y se extiende desde el suroeste de Estados Unidos hasta Nicaragua, aunque nunca muestra un mapa para apreciar la delimitación completa (Fig. 3). Una tercera, ha sido establecida por Ortega y Arita (1998), quienes con base en la distribución de los murciélagos han establecido que existe una zona transicional que comprende zonas montañosas y bajas, extendiéndose desde Sonora y Tamaulipas (en los extremos este y oeste), abarcando la Faja Volcánica Transmexicana (en el centro) hasta las tierras altas de Oaxaca y Chiapas (Fig. 4). La evidencia de que la región comprendida entre América del Norte y del Sur es una zona de transición que ha sido

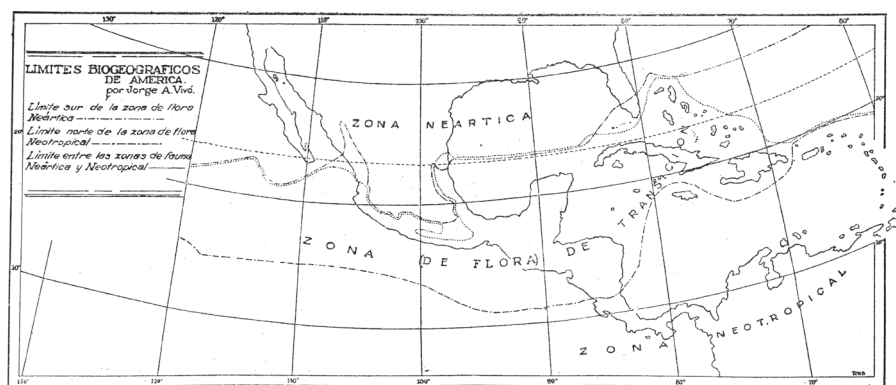


Figura 2. Zona de transición propuesta por Vivó (1943), entre las zonas Neártica y Neotropical, con base en su flora.



Figura 3. Zona de Transición Mexicana propuesta por Halffter (1987), con base en la entomofauna y sus sistemas orográficos: I, Sierra Madre Occidental, II, Sierra Madre Oriental; III, Altiplano Mexicano; IV, Eje Volcánico Transmexicano; V, Cuenca del Balsas; VI, Sierra Madre del Sur; VII, Sierra Madre de Chiapas; VIII, Macizo Central de Chiapas; IX y X, Núcleo Centroamericano.

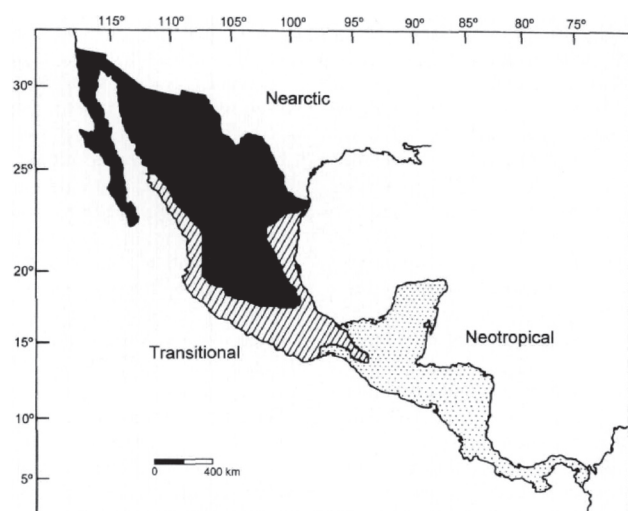


Figura 4. Zona de transición propuesta por Ortega y Arita (1998), con base en la distribución de murciélagos.

reconocida también a través de taxones acuáticos como copépodos (Suárez-Morales, 2003; Suárez-Morales et al., 2004a) y peces (Miller, 1966), aunque no establecen una delimitación geográfica. Todas las propuestas coinciden en que se trata de una zona compleja, donde existe una diversidad alta, que es más bien una característica inusual que la identifica (Morrone, 2004a) y geográficamente

todas incluyen parte de las zonas tropicales de México y Centroamérica.

Reconocimiento del área como unidad biogeográfica. Se han reconocido las diferencias bióticas entre las regiones Neártica y Neotropical y se ha establecido su límite en el centro de México, sur de Florida y las Antillas (Morrone, 2001; Morrone y Escalante, 2009). Algunos autores han identificado el norte del Neotrópico como un área reconocible y la han propuesto como una o varias zonas biogeográficas. Por ejemplo, Wallace (1876) reconoció la región Tropical Norteamericana o región Mexicana (que incluye las vertientes oriental y occidental de México hasta el Darién, Panamá) y una región Antillana (restringida a las Antillas con excepción de Trinidad y Tobago, Fig. 5). Por otro lado, Morrone (2001, 2006) reconoce estos elementos en una subregión Caribeña en la que se encuentran los dominios Mesoamericano, Antillano y del noroeste de América del Sur (Fig. 6), algo muy similar a lo propuesto recientemente por Holt et al. (2013).

Es importante señalar que hay quienes piensan que las Antillas no deben ser consideradas del todo como una mezcla de las biotas de América del Norte y del Sur, pues los taxones que ahí habitan han derivado completamente de América del Sur (Savage, 1974) o como zona de transición, no posee las mismas proporciones que se presentan en la parte continental (Vivó, 1943). Sin embargo, existen modelos biogeográficos en donde se ha considerado la composición biótica de las Antillas estrechamente relacionada con la biota centroamericana (Rosen, 1975), e incluso con el norte de América del Sur (Croizat, 1976). Esto puede ser relacionado directamente con los procesos geológicos de la formación de las Antillas y Centroamérica, los que sugieren un origen Pacífico de la placa Caribe (Pindell et al., 2006).

Hasta el momento ningún trabajo ha establecido las relaciones entre los elementos que se encuentran al norte del Neotrópico. Sin embargo, es posible identificar patrones diferenciales entre los dominios (*sensu* Morrone, 2006) de acuerdo con su composición biótica, definiéndolos como elementos independientes estrechamente relacionados (Morrone, 2001).

Debido a que las explicaciones biogeográficas han sido adecuadas únicamente a ciertos grupos taxonómicos, al igual que la descripción de provincias biogeográficas; p. ej. plantas (Rzedowski, 1978), peces (Miller, 1966), herpetofauna (Smith, 1940, 1949), mamíferos (Goldman y Moore, 1945; Ryan 1953), no ha sido posible obtener un patrón general aplicable a la biota de la región. Por lo tanto, el desarrollo de modelos de consenso para el establecimiento de provincias biogeográficas (Stuart, 1964; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001, 2002, 2006) y el desarrollo de métodos que identifiquen la homología



Figura 5. Extracto de la región Neotropical propuesta por Wallace (1876), en las que se numeran las subregiones 2, Brasileña; 3, Mexicana y 4, Antillana.

biogeográfica (Morrone, 2004b), han creado un mejor entendimiento del área intentando establecer sus límites en los que varios trabajos han destacado la complejidad biogeográfica de la zona.

Homología y entendimiento de las relaciones biogeográficas

Establecer jerárquicamente las relaciones entre las áreas de endemismo es parte del reconocimiento de patrones de homología biogeográfica primaria (Morrone, 2004b). De esta forma se han reconocido 5 provincias en la Zona de Transición Mexicana (Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Cuenca del Balsas y Sierra Madre del Sur), 5 provincias para el dominio Mesoamericano (Costa Pacífica Mexicana, Golfo de México, Chiapas, este de Centroamérica, Oeste del Istmo de Panamá) y la Península de Yucatán, como la única área continental agrupada dentro del dominio Antillano (Morrone, 2001, 2002; Fig. 6). Sin embargo, el reconocimiento de las relaciones entre las áreas está dado por homología secundaria (Morrone, 2004b), la cual se establece a partir de patrones dados por vicarianza, lo que permite reconocer no sólo los componentes bióticos, sino contar con métodos que permitan la reconstrucción de las relaciones entre las áreas de endemismo con base en las filogenias de los taxones que las habitan (Humphries y Parenti, 1999).

Los trabajos con base en este fundamento tuvieron

especial interés en la parte norte del Neotrópico (Rosen, 1978; Liebherr, 1991, 1994; Marshall y Liebherr, 2000; Flores-Villela y Goyenechea, 2001), ya que incluso el primer ejemplo del establecimiento de procesos vicariantes y métodos en biogeografía cladística se realizó en esta zona (Rosen, 1978; Platnick, 1981). Además, se reconocieron los patrones mesoamericanos y se describieron las relaciones entre las áreas de distribución. Sin embargo, no existe un consenso entre las relaciones que guardan las diferentes áreas (Morrone, 2001), por lo que se considera que sigue en una etapa descriptiva.

Uno de los problemas han sido las relaciones biogeográficas de la península de Yucatán, la cual se ha relacionado directamente con las Antillas (Morrone, 2001; Suárez-Morales y Reid, 2003) o con la parte continental (Morrone et al., 1999; Marshall y Liebherr, 2000; Ramírez-Barahona et al., 2009), aunque no se ha considerado si esta aparente incongruencia es producto de que se estén analizando 2 historias biogeográficas producidas por una diferencia temporal, una asociándola con las Antillas (Suárez-Morales y Reid, 2003) por su relación geológica desde el Paleoceno y una más reciente que se estableció a partir del cierre del istmo Centroamericano a finales del Plioceno.

Otro problema que se presenta es la definición de la región hacia su límite sur. Aunque se ha propuesto que hay una continuidad biogeográfica hasta la región del istmo



Figura 6. Provincias biogeográficas propuestas por Morrone (2001, 2006) en la región Caribe. Zona de Transición Mexicana: 1, Sierra Madre Occidental; 2, Sierra Madre Oriental; 3, Eje Volcánico Transmexicano; 4, Cuenca del Balsas; 5, Sierra Madre del Sur. Dominio Mesoamericano: 6, Costa Pacífica Mexicana; 7, Golfo de México; 8, Chiapas; 9, Este de Centroamérica; 10, Oeste del Istmo de Panamá. Dominio Antillano: 11, Península de Yucatán; 12, Bahamas; 13, Cuba; 14, Islas Caimán; 15, Jamaica; 16, Española; 17, Puerto Rico; 18, Antillas Menores. Dominio Noroeste de América del Sur: 19, Chocó; 20, Maracaibo; 21, Costa de Venezuela; 22, Trinidad y Tobago; 23, Magdalena; 24, Llanos venezolanos; 25, Cauca; 26, Islas Galápagos; 27, Occidente de Ecuador; 28, Ecuador árido; 29, Tumbes-Piura (Modificada de Morrone, 2001).

de Panamá (Morrone, 2001) y no sólo hasta los límites de las zonas de transición propuestas (Vivó, 1943; Halfpeter, 1987; Ortega y Arita, 1998), no existe un consenso que permita definir un límite como sucede en la parte norte, el cual lo marca la zona tropical (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halfpeter, 1987; Morrone, 2006).

Hacia el reconocimiento biótico entre México y Centroamérica

La identificación de los patrones biogeográficos y ecológicos podría ser, sin duda, uno de los criterios para la delimitación geográfica de la región, ya que pueden presentarse límites marcados por gradientes ecológicos que podrían llevar a un reconocimiento biogeográfico incluyente con respecto a la historia y la ecología, debido a que se ha demostrado que no son excluyentes (Kreft y Jetz, 2010). El nombre “Mesoamérica” por sí solo puede resultar carente de contexto biológico. Sin embargo, el definir un concepto a nivel biótico sería útil para denotar una región rica y de una historia biológica compleja,

incluso llegando a ser propuesta como una zona importante para la protección de la biodiversidad a nivel mundial (Myers et al., 2000). Por esta razón, es necesario definir una “Mesoamérica biótica” que pueda ser diferenciable de la “Mesoamérica antropológica” y de los distintos criterios utilizados para definirla y delimitarla (Kirchhoff, 1943; Romero-Contreras y Ávila-Ramos, 1999).

Sin duda, para poder llegar a una definición biótica es necesario considerar los aspectos discutidos previamente. Considerar las relaciones bióticas no es tarea sencilla, la alta tasa de dispersión es un proceso innegable dentro de la configuración biótica del área, el cual modificó considerablemente la estructura biótica desde el cierre del istmo Centroamericano (Stehli y Webb, 1985; Webb, 2006) y ha producido diferencias entre la historia geológica y los patrones generales de distribución de la biota actual (Coates y Obando, 1996; Coates, 1997; Morrone, 2001). Además, existen factores temporales que no han sido incluidos en las propuestas biogeográficas que complican el establecimiento de límites biogeográficos, debido a que pueden modificarse con el tiempo (Zunino y Zullini, 2003). También la presencia de especies con áreas de distribución restringida propias de la región (Williams et al., 2010) demuestra procesos de especiación *in situ* producidos por vicarianza que podrían ser considerados como recientes (Navarro et al., 2001) y que deben ser incluidos.

Considerando todos estos elementos podría reconocerse una “Mesoamérica biótica” en la que no existen límites fijos, sino gradientes de intercambio con zonas aledañas; al norte, en la división Neártico - Neotrópico a nivel continental (Wallace, 1876; Cabrera y Willink, 1980; Morrone, 2001), al este, la península de Yucatán donde sin duda existe una mezcla de elementos tanto continentales como antillanos (Suárez-Morales y Reid, 2003; Morrone, 2001; Vázquez-Miranda et al., 2007; Ramírez-Barahona et al., 2009) y al sur, desde la depresión de Nicaragua hasta el noroeste de América del Sur (Wallace, 1876; Vivó, 1943; Halfpeter, 1987; Morrone, 2001, 2006; Holt et al., 2013) que incluye las propuestas que han sido planteadas y que podrían ser integradas e interpretadas como consenso de la información biótica que ahí se encuentra. A través del reconocimiento de la región es posible uniformizar criterios y poder concentrar esfuerzos en continuar con el conocimiento en esta importante y amenazada región (Myers et al., 2000), la cual es sin duda, una de las regiones más polémicas y aún poco conocidas del mundo.

Agradecimientos

A J. J. Morrone, D. V. Espinosa-Martínez y a 2 revisores anónimos por sus importantes comentarios en versiones previas del manuscrito. A O. Flores-Villela, D.

V. Espinosa-Martínez y N. Cortés-Rodríguez por su ayuda para localizar parte de la bibliografía utilizada en el presente trabajo. Al Conacyt y al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM, por la beca de estudios de posgrado.

Literatura citada

- Arroyo-Cabrales, J., O. J. Polaco, C. Laurito, E. Johnson, M. T. Alberdi y A. L. Valerio-Zamora. 2007. The proboscideans (Mammalia) from Mesoamerica. *Quaternary International* 169-170:17-23.
- Baird, S. F. 1864-1872. Review of American birds in the museum of the Smithsonian Institution. Part I. North and Middle America. Smithsonian Institution, Washington, D. C. 478 p.
- Cabrera, A. L. y A. Willink. 1980. Biogeografía de América Latina. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Washington, D. C. 122 p.
- Cavers, S., C. Navarro y A. J. Lowe. 2003. Chloroplast DNA phylogeography reveals colonization history of a Neotropical tree, *Cedrela odorata* L., in Mesoamerica. *Molecular Ecology* 12:1451-1460.
- CCAD (Comisión centroamericana de ambiente y desarrollo). 2002. El corredor biológico mesoamericano: una plataforma para el desarrollo sostenible regional. CBM-CCAD, Serie Técnica 01, Managua. 24 p.
- Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales y E. Ponce. 2010. Effects of Pleistocene environmental changes on the distribution and community structure of the mammalian fauna of Mexico. *Quaternary Research* 73:464-473.
- Coates, A. G. 1997. The forging of Central America. In *Central America. A natural and cultural history*, A. G. Coates (ed.). Yale University Press, New Haven, Connecticut. p. 1-37.
- Coates, A. G. y J. A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. In *Evolution and environment of Tropical America*, J. B. C. Jackson, A. Budd y A. G. Coates (eds.). University of Chicago Press, Chicago, Illinois. p. 21-56.
- Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Américas. Tomo II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales 16:456-890.
- de Mendizábal, M. O. 1946. Influencia de la sal en la distribución geográfica de los grupos indígenas de México. In *Obras completas*, M. O. de Mendizábal (ed.). Carmen H. Vda. de Mendizábal, México, D. F. 224 p.
- Delgadillo, C. 1979. Mosses and phytogeography of the *Liquidambar* forest of Mexico. *The Bryologist* 82:432-449.
- Delgadillo, C. 1986. The Meso-American element in the moss flora of Mexico. *Lindbergia* 12:121-124.
- Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. In *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 279-303.
- Ferrusquía-Villafranca, I., J. Arroyo-Cabrales, E. Martínez-Hernández, J. Gama-Castro, J. Ruiz-González, O. J. Polaco y E. Johnson. 2010. Pleistocene mammals of Mexico: A critical review of regional chronofaunas, climate change response and biogeographic provinciality. *Quaternary International* 217:23-104.
- Flores, O. A. 1991. Análisis de la distribución de la herpetofauna de México. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 269 p.
- Flores, O. A. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Universidad Nacional Autónoma de México, Conabio, México, D. F. 439 p.
- Flores-Villela, O. y A. G. Navarro. 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial* 44:387-395.
- Flores-Villela, O. A. e I. Goyenechea. 2001. A comparison of hypotheses of historical area relationships for Mexico and Central America, or in search for the lost pattern. In *Mesoamerican Herpetology. Systematics, zoogeography, and conservation*, J. D. Johnson y R. G. Webb (eds.). Centennial Museum Special Publication No. 1. University of Texas at El Paso, El Paso, Texas. p. 171-181.
- Ford, S. M. 2005. The biogeographic history of Mesoamerican primates. In *New perspectives in the study of Mesoamerican primates: distribution, ecology, behavior, and conservation*, A. Estrada, P. A. Garber, M. S. M. Pavelka y L. Luecke (eds.). Springer, New York. p. 81-114.
- García, A. 2006. Using ecological niche modelling to identify diversity hotspots for the herpetofauna of Pacific lowlands and adjacent interior valleys of Mexico. *Biological Conservation* 130:25-46.
- Goldman, E. A. y R. T. Moore. 1945. The biotic provinces of Mexico. *Journal of Mammalogy* 26:347-360.
- Gutiérrez, C. 2009. Patrones biogeográficos de la mastofauna de las zonas montañas de Mesoamérica. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 78 p.
- Halfpiter, G. 1961. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana* 5:1-17.
- Halfpiter, G. 1964a. Las regiones Neártica y Neotropical desde el punto de vista de su entomofauna. *Anais do II Congresso Latino-Americano de Zoología, São Paulo* 1:51-61.
- Halfpiter, G. 1964b. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6:1-107.
- Halfpiter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35:1-64.
- Halfpiter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40:219-222.

- Halfpiter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32:95-114.
- Holt, B. G., J. P. Lessard, M. K. Borregaard, S. A. Fritz, M. B. Araújo, D. Dimitrov, P. H. Fabre, C. H. Graham, G. R. Graves, K. A. Jönsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R. J. Whittaker, J. Fjeldså y C. Rahbek. 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339:74-78.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography. Interpreting patterns of plant and animal distributions*, second edition. Oxford University Press, New York. p. 187.
- Kirchhoff, P. 1943. Mesoamérica. *Acta Americana* 1:92-107.
- Kreft, H. y W. Jetz. 2010. A framework for delineating biogeographical regions based on species distributions. *Journal of Biogeography* 37:2029-2053.
- Lasserre, G. 1976. *América Media*. Editorial Ariel, Barcelona, España. 430 p.
- Liebherr, J. K. 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynine genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93:390-406.
- Liebherr, J. K. 1994. Biogeographic patterns of montane Mexican and Central American Carabidae (Coleoptera). *The Canadian Entomologist* 126:841-860.
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2010. Diversidad florística. *In* Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica-Conabio, México, D. F. p. 63-76.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Miller, R. R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 4:773-802.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T-Maunuales & Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza, España. 148 p.
- Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. *PRIBES*: p. 267-275.
- Morrone, J. J. 2004a. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48:149-162.
- Morrone, J. J. 2004b. Homología biogeográfica: Las coordenadas espaciales de la vida. *Cuadernos* 37. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 199 p.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51:467-494.
- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2009. *Diccionario de biogeografía*. Las Prensas de Ciencias. México, D. F. 230 p.
- Morrone, J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Lorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: A parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist* 44:507-514.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- Navarro, A. G., A. T. Peterson, E. López-Medrano y H. Benítez. 2001. Species limits in Mesoamerican *Aulacorhynchus* toucanets. *Wilson Bulletin* 113:363-372.
- Ortega, J. y H. T. Arita. 1998. Neotropical-Nearctic limits in Middle America as determined by distributions of bats. *Journal of Mammalogy* 79:772-781.
- Peterson, A. T. y A. G. Navarro. 2000. Western Mexico: a significant centre of avian endemism and challenge for conservation action. *Cotinga* 14:42-46.
- Pindell, J., L. Kennan, K. P. Stanek, M. V. Maresch y G. Draper. 2006. Foundations of Gulf of Mexico and Caribbean evolution: eight controversies resolved. *Geologica Acta* 4:303-341.
- Platnick, N. I. 1981. Widespread taxa and biogeographic congruence. *In* *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. New York Botanical Garden, V. A. Funk y D. R. Brooks (eds.). Willi Hennig Society, New York. p. 223-227.
- Ramírez-Barahona, S., A. Torres-Miranda, M. Palacios-Ríos e I. Luna-Vega. 2009. Historical biogeography of the Yucatan Peninsula, Mexico: a perspective from ferns (Monilophyta) and lycopods (Lycophyta). *Biological Journal of the Linnean Society* 98:775-786.
- Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 47:171-182.
- Romero-Contreras, T. y L. Ávila-Ramos. 1999. Mesoamérica: Historia y reconsideración del concepto. *Ciencia ergo sum* 6:233-242.
- Rosen, D. E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology* 24:431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* 27:159-188.
- Ryan, R. M. 1953. The biotic provinces of Central America as included by mammalian distribution. *Acta Zoológica Mexicana* 6:1-55.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D. F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991a. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botanica Mexicana* 15:47-64.
- Rzedowski, J. 1991b. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Smith, H. M. 1940. 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.

- Smith, H. M. 1949. Herpetogeny in Mexico and Guatemala. *Annals of the Association of American Geographers* 39:219-238.
- Stehli, F. G. y S. D. Webb. 1985. A kaleidoscope of plates, faunal and floral dispersals, and sea level changes. *In* The great American biotic interchange, F. G. Stehli y D. Webb (eds.). Plenum Press, New York. p. 3-16.
- Stuart, L. C. 1964. Fauna of Middle America. *In* Handbook of Middle American Indians. Vol. 1, R. C. West (ed.). University of Texas Press, Austin, Texas. p. 316-363.
- Suárez-Morales, E. y J. W. Reid. 2003. An updated checklist of the continental copepod fauna of the Yucatan Peninsula, Mexico, with notes on its regional associations. *Crustaceana* 76:977-991.
- Suárez-Morales, E., J. W. Reid, F. Fiers y T. M. Iliffé. 2004. Historical biogeography and distribution of the freshwater cyclopine copepods (Copepoda, Cyclopoida, Cyclopinae) of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Journal of Biogeography* 31:1051-1063.
- Savage, J. M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 4:719-766.
- Savage, J. M. 1974. The isthmian link and the evolution of Neotropical mammals. *Contributions in Science, Los Angeles County Natural History Museum* 260:1-51.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central America Herpetofauna: dispersals or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69:464-547.
- Simpson, G. G. 1964. *Evolución y geografía: historia de la fauna de América Latina*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires. 86 p.
- Townsend, C. H. T. 1895. On the bio-geography of Mexico, Texas, New Mexico, and Arizona with special reference to the limits of the life areas, and a provisional synopsis of the bio-geographic divisions of America. *Transactions of the Texas Academy of Science* 1:71-96.
- Vázquez-Miranda, H., A. G. Navarro y J. J. Morrone. 2007. Biogeographical patterns of the avifaunas of the Caribbean basin islands: a parsimony perspective. *Cladistics* 22:1-21.
- Vivó, J. A. 1943. Los límites biogeográficos en América y la zona cultural mesoamericana. *Revista Geográfica* 3:109-131.
- Wallace, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Vol. 2. Harper & Brothers Publishers, New York. 607 p.
- Watson, D. M. y A. T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22:582-589.
- Webb, S. D. 2006. The Great American Biotic Interchange: patterns and processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93:245-257.
- Wilkerson, S. J. 2000. Mesoamérica aun sin Mesoamérica. *Dimensión Antropológica* 19:153-166.
- Williams, J. N., J. H. Viers y M. W. Schwartz. 2010. Tropical dry forest trees and the relationship between local abundance and geographic range. *Journal of Biogeography* 37:951-959.
- Winker, K. 2011. Middle America, not Mesoamerica, is the accurate term for biogeography. *The Condor* 113:5-6.
- Zunino, M. y A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica. México D. F. 359 p.



Métodos de análisis genéticos, espaciales y de conectividad en genética del paisaje

Genetic, spatial and connectivity methods of analysis in landscape genetics

Tania Garrido-Garduño^{1, 2} y Ella Vázquez-Domínguez^{1✉}

¹Departamento de Ecología de la Biodiversidad, Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-272, 04510 México, D. F., México.

²Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Col. Coyoacán, 04510 México, D. F., México.

✉ evazquez@ecologia.unam.mx

Resumen. La genética del paisaje tiene como objetivo evaluar la interacción de características del paisaje (es decir, montañas, corredores) y variables ambientales como temperatura o humedad con procesos microevolutivos como flujo genético, deriva génica o selección. Para ello, la genética del paisaje se apoya en métodos de análisis de otras disciplinas como genética de poblaciones, ecología del paisaje y estadística espacial, y cuenta además con métodos propios. En este trabajo explicamos qué es la genética del paisaje y nos enfocamos en hacer una integración de las bases teóricas, supuestos, ventajas y limitaciones de los métodos de análisis más frecuentemente utilizados en genética del paisaje, apoyada con diversos ejemplos de estudio de caso. Con base en dicha integración, proponemos que el planteamiento de los análisis en un estudio de genética del paisaje debe seguir 5 etapas, para cada una de las cuales explicamos sus fundamentos, los métodos más adecuados y los programas más utilizados: 1) evaluar los patrones de variación y estructura genética, 2) evaluar los patrones de estructura genética en el espacio, 3) evaluar el flujo genético (conectividad funcional), 4) evaluar la calidad del paisaje (conectividad estructural) y 5) correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje. Finalmente, señalamos las necesidades que consideramos más urgentes en términos de desarrollo de métodos de análisis para la genética del paisaje.

Palabras clave: estructura genética, ecología molecular, flujo génico, genética de poblaciones, genética de la conservación.

Abstract. Landscape genetics focuses on evaluating the interaction between landscape features (e.g., mountains, corridors) and environmental variables like temperature or humidity with microevolutionary processes like gene flow, genetic drift or selection. For this, landscape genetics uses different methods of analysis from other areas like population genetics, landscape ecology and spatial statistics, together with some of its own. In the present we explain what is landscape genetics and, in accordance with the objective of the review, we include an integration of the theoretical basis, assumptions, advantages and limitations of the most frequent methods used in landscape genetics, which we exemplify with diverse case studies. Based on such integration, we propose that the design of analyses in a landscape genetics study should be developed following 5 steps, for each of which we explain its conceptual basis, the most adequate methods and the most commonly software used to evaluate: 1) the genetic variation and structure patterns, 2) the spatially-genetic structure patterns, 3) the gene flow (functional connectivity), 4) the landscape quality (structural connectivity), and 5) the correlation between genetic patterns and landscape features. We end by highlighting the advances we consider are more urgently needed regarding methods of analyses for landscape genetics.

Key words: genetic structure, molecular ecology, gene flow, population genetics, conservation genetics.

Introducción

El objetivo de la genética del paisaje es describir, analizar y explicar la forma en que interactúan características del paisaje y aspectos de estructura y variabilidad genética en

individuos y poblaciones de especies de flora y fauna, para determinar la relación entre el ambiente y la diferenciación genética entre poblaciones o grupos de individuos. El paisaje, en el contexto de la genética del paisaje, se considera desde la percepción y respuesta del individuo al ambiente, concepto conocido como “umwelt” (Van Dick, 2012); asimismo se refiere a un mosaico o área espacialmente heterogénea compuesta de un conjunto de interacciones

Recibido: 26 julio 2012; aceptado: 12 abril 2013

desde el nivel de individuo hasta de ecosistema. La genética del paisaje, en particular, considera atributos tales como montañas, ríos, carreteras, que funcionan como barreras, así como otras que facilitan el movimiento de individuos, como corredores. Asimismo, evalúa variables ambientales como temperatura, humedad, altitud, etc., con el objetivo de determinar la relación entre dichas variables y procesos micro y macroevolutivos como flujo génico, deriva génica, selección o especiación (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007, 2010; Sork y Waits, 2010). Cabe mencionar que mucho antes de la genética del paisaje ya se trataba de estudiar preguntas sobre la distribución de genes en el espacio, mediante la genética de poblaciones, a través de la evaluación de parámetros como la distancia genética entre poblaciones o la relación entre distancia genética y geográfica (aislamiento por distancia) (Wright 1943; Cavalli-Sforza y Edwards, 1967; Workman y Niswander, 1970). La genética del paisaje puede considerarse un área de estudio relativamente reciente, es apenas en 2003 que Stephanie Manel y colaboradores acuñan el término “genética del paisaje”, cuya diferencia más importante con la genética de poblaciones es que ésta no considera a los atributos del paisaje para explicar la estructura genética (Holderegger y Wagner, 2008) y, con la filogeografía, porque ésta estudia procesos históricos y no procesos recientes o contemporáneos que afectan la variación genética (Wang, 2010). A pesar de que la filogeografía y genética del paisaje evalúan aspectos diferentes, existe todavía cierta confusión entre éstas, y cuyas distinciones principales describió Wang (2010, 2011) recientemente: tipo de marcador molecular, análisis que se utilizan, escala temporal y las hipótesis que se ponen a prueba. Por otro lado, aunque la filogeografía evalúa mayormente procesos históricos, existen ejemplos de estudios en los que se ha utilizado una combinación adecuada de métodos de análisis para lograr evaluar tanto aspectos filogeográficos como de genética del paisaje; específicamente para evaluar aspectos más contemporáneos, se han utilizado sistemas de información geográfica y simulaciones de datos ambientales actuales o recientes en escala evolutiva (Vandergast et al., 2007; Bohonak y Vandergast, 2011).

Manel et al. (2003) le dan un contexto teórico a los estudios de genética del paisaje, enfatizando que para entender los patrones de flujo génico y su relación con procesos de adaptación local, es necesario contar con un conocimiento detallado de las características del paisaje que potencialmente pueden afectar cómo se estructuran las poblaciones. Bajo este contexto se pueden abordar diversas preguntas sobre la relación entre el paisaje y la genética, por ejemplo: 1) cuantificar las variables del paisaje y su configuración, 2) identificar las barreras que

impiden el movimiento y por lo tanto, el flujo génico de los individuos, 3) identificar la dinámica de los corredores que permiten y/o facilitan el flujo génico, 4) discernir la escala espacio-temporal de los procesos ecológicos en términos del paisaje y la estructura genética, 5) poner a prueba hipótesis específicas sobre la estructura de las poblaciones (Storfer et al., 2007) y 6) determinar la importancia diferencial del efecto de factores geográficos y ecológicos en la diferenciación entre poblaciones (Wang et al., 2012).

Los estudios de genética del paisaje deben considerar, en un esquema general, 4 aspectos básicos: el diseño de muestreo, la selección de las variables ambientales y del paisaje, la escala y los métodos de análisis. El muestreo debe incluir la variación espacial del sistema de estudio, para poder detectar la relación entre las variables medidas y los estimadores genéticos. Asimismo, para poder cuantificar el efecto de la configuración de paisaje sobre el flujo génico, debe considerarse cuidadosamente qué variables son importantes, así como la escala espacial, las cuales se definen con base en las preguntas e hipótesis que quieren ponerse a prueba en el sistema de estudio. Por lo tanto, las variables a considerar pueden variar enormemente de un estudio a otro (Cuadro 1) y la escala dependerá de la resolución mínima de los datos ‘grano’ y el área total de interés ‘extensión’ y, como regla general, el grano deberá ser menor que el promedio del tamaño de ámbito hogareño y de la distancia de dispersión del organismo de estudio (Anderson et al., 2010). Ya existe en la literatura extensa información sobre los objetivos y metas de la genética del paisaje, de cómo definir paisaje, qué variables deben considerarse, los esquemas de muestreo adecuados, consideraciones sobre la escala temporal y espacial, y sobre los marcadores moleculares a usar (Storfer et al., 2007, 2010; Guillot et al., 2009; Holderegger y Wagner, 2009; Balkenhol et al., 2009a, 2009b; Schwartz y McKelvey, 2009; Anderson et al., 2010; Landguth et al., 2012). Sin embargo, pocos describen métodos de análisis y estadísticos (Manel et al., 2003; Storfer et al., 2007; Balkenhol et al., 2009a; Guillot et al., 2009; Cushman y Landguth, 2010; Farina, 2010) y menos aún incluyen una revisión amplia de estudios de caso que ayuden a explicar las aplicaciones de la genética del paisaje.

Dado que la genética del paisaje abarca un espectro amplio de variables en sus análisis, es decir, ambientales, genéticas, ecológicas, y que el diseño de métodos específicos de análisis está en pleno desarrollo, actualmente ésta hace uso de herramientas de diversas áreas como la genética de poblaciones, la ecología del paisaje y la estadística espacial, entendida ésta última como los métodos estadísticos para identificar la escala espacial de patrones y procesos. Considerando la diversidad de métodos que pueden

Cuadro 1. Resumen de los principales métodos de análisis que se utilizan en estudios de genética del paisaje. Se describen con base en la clasificación propuesta en la presente revisión (ver texto), con una breve descripción y la bibliografía pertinente

<i>Etapas</i>		<i>Métodos de análisis y/o software</i>	<i>Descripción</i>	<i>Referencia</i>
Estructura genética	Métodos de clasificación	Análisis de componentes principales (PCA-GEN)	Método exploratorio que permite resumir de una gran cantidad de datos. Requiere grupos a priori y no permite análisis de patrones espaciales	Goudet, 1999; Jombart et al., 2008
		Análisis de discriminantes (ADEGENET en plataforma de R)	Divide la variación genética dentro y entre grupos. Viola el supuesto de variables no correlacionadas	Jombart et al., 2010
	Métodos de asignación bayesiana	STRUCTURE	Asigna individuos a un número específico de poblaciones y estima frecuencias alélicas por medio de cadenas de Markov tipo Monte Carlo (MCMC), construidas con el método Gibbs. Modelo con o sin admixia	Pritchard et al., 2000
		PARTITION	La partición de datos (individuos muestreados) por medio de máxima verosimilitud (MV). Asignación de individuos a grupos a través de un método heurístico que se somete a inferencia bayesiana bajo cadenas MCMC (método Metropolis-Hasting)	Dawson y Belkhir, 2001
		BAPS	La partición de datos por medio de MV, la asignación se realiza con cadenas MCMC, método Metropolis-Hasting no-reversible. Modelo que considera admixia	Corander et al., 2006
Estructura genética espacial		Aislamiento por distancia (IBDSim, ADE 4 en plataforma R)	Correlación entre matrices de distancia, genética y geográfica. Implementa identidad por descendencia e incluye el efecto del tamaño de la muestra, factores mutacionales y demográficos. Permite obtener distancias geográficas más precisas, considerando las variables del paisaje	Leblois et al., 2009
		Autocorrelación espacial (GENALEX)	Cuantifica y divide el espacio en rangos de distancia, por medio de gráficas de valores de autocorrelación, por ejemplo, correlogramas, variogramas. El coeficiente de correlación se estima con índices como el de Moran (I)	Legendre, 1993; Manel et al., 2003; Peakall y Smouse, 2006
	Análisis de agrupación espacial bayesiana	GENELAND	Infiere y localiza discontinuidades genéticas entre poblaciones. Modelo espacial que divide aleatoriamente los datos en polígonos, por medio del diagrama de Voronoi. Asignación de datos a poblaciones por cadenas MCMC (modelo Metrópolis-Hastings)	Guillot et al., 2005a, 2005b

Cuadro 1. Continúa

Detección de bordes		GENECLUST	Describe dependendencia espacial a nivel de individuo, datos espacialmente estructurados. Asignación de datos a un número exacto de grupos, modelo Hidden Markov Random Field	François et al., 2006
		TESS	Mismos supuestos de GENECLUST, pero puede considerar admixia o no admixia	Chen et al., 2007; Durand et al., 2009
		Wombling (Wombsoft)	Estima una función sistemática (variación local de frecuencias alélicas), basada en una regresión polinomial local; la significancia de las barreras se determina con una prueba binomial. Detecta barreras a partir de variables continuas y localidades geográficas	Womble, 1951; Crida y Manel, 2007
		Monmonier (BARRIER, ALLELE IN SPACE)	Basado en el triángulo de Delaunay, conectividad de redes entre poblaciones o individuos. Las barreras se construyen con base en las distancias mayores entre nodos de la red	Manni et al., 2004; Miller, 2005; Monmonier, 2010
		BAYESASS+	Método bayesiano que estima tasas recientes de migración entre poblaciones, con base en genotipos individuales	Wilson y Rannala, 2003
Conectividad funcional, flujo genético				
Conectividad estructural, estructura del paisaje	Least-cost path	PATHMATRIX	Considera el camino de menor costo por la que un individuo puede moverse a través de un paisaje heterogéneo. Se asigna un costo a las variables del paisaje, que se representan en un mapa raster; el modelo se realiza en programas de Sistemas de Información Geográfica	Adriensen et al., 2003
	Aislamiento por resistencia	CIRCUITSCAPE	Predice patrones de movimiento y dispersión en un paisaje complejo. La distancia se mide como resistencia, basada en teoría de gráficos y bajo el modelo de teoría de circuitos. Utiliza mapas en formato raster, donde cada grid representa características del paisaje. Se representan como gráficos	McRae, 2006; Shah y McRae, 2008
Correlación entre patrones genéticos y características del paisaje		Análisis de correspondencia canónica (SAS)	Describe la relación entre diversas variables y determina cuál de ellas contribuye significativamente en los patrones genéticos	Manel et al., 2003
		Mantel parcial (ECODIST en plataforma R)	Correlaciona 2 matrices, controlada bajo el efecto de una tercera matriz. No paramétrico. El coeficiente de correlación, estandarizado por regresiones múltiples de las matrices dependientes e independientes	Legendre, 1993; Stevens et al., 2006

Cuadro 1. Continúa

	Análisis de modelo causal	Combinación entre los modelos least-cost path y Mantel parcial. Multimodelo que evalúa la relación entre la disimilaridad genética entre individuos y múltiples alternativas de resistencia al paisaje	Legendre y Troussellier, 1988; Cushman et al., 2006
Modelos de simulación	CDPOP	Predice el efecto del paisaje en los patrones espaciales para datos genéticos a nivel individual. Simulaciones con diferentes valores de resistencia permiten cuantificar el efecto de condiciones del paisaje sobre la conectividad	Landguth et al., 2010; Epperson et al., 2010; Landguth y Cushman, 2010
	CDEFISH	Cuantifica el efecto de la corriente de ríos sobre patrones de flujo genético y el tiempo, en función del movimiento de los individuos	Landguth et al., 2011

aplicarse, Manel et al. (2003) y Balkenhol et al. (2009a) han propuesto que el desarrollo y análisis de estudios de genética del paisaje deben hacerse en 2 etapas: describir los patrones genético-espaciales y correlacionar el paisaje (variables ambientales) con dichos patrones genéticos. Sin embargo, restringir el proceso a estas 2 etapas no permite hacer una evaluación cuidadosa de la conectividad de los individuos en el paisaje.

Por lo anterior, nuestro objetivo en esta revisión fue hacer una integración de los métodos de análisis más frecuentemente utilizados en genética del paisaje (Cuadro 1), considerando las bases teóricas, supuestos, ventajas y limitaciones. Incluimos, además, una revisión amplia aunque no exhaustiva de diversos estudios de caso, que facilitan la comprensión de las aplicaciones de los diferentes métodos (Cuadro 2). Con base en dicha integración, proponemos que el planteamiento de los análisis en un estudio de genética del paisaje debe seguir 5 etapas y no 2, como propusieron Manel et al. (2003) y Balkenhol et al. (2009a); para cada una explicamos los fundamentos, los métodos más adecuados y los programas de software: 1) evaluar los patrones de variación y estructura genética, 2) evaluar los patrones de estructura genética en el espacio, 3) evaluar el flujo genético —conectividad funcional—, 4) evaluar las características del paisaje —conectividad estructural— y 5) correlacionar los patrones genéticos con las características del paisaje. Finalmente, para ahondar en aspectos y temas no considerados y que quedan fuera del objetivo y alcance de esta revisión, es decir, muestreo, variables, escala, recomendamos revisar la literatura correspondiente mencionada previamente (Storfer et al., 2007, 2010; Guillot et al., 2009; Holderegger y

Wagner, 2009; Balkenhol et al., 2009a, 2009b; Schwartz y McKelvey, 2009; Anderson et al., 2010; Landguth et al., 2012).

Patrones de variación y estructura genética

La estructura genética se refiere a cómo se organiza la variación genética en el espacio y el tiempo, la cual está determinada por las características ambientales y del paisaje, por la distribución de las poblaciones en relación con dicho paisaje y por los procesos microevolutivos asociados, tales como selección, recombinación, mutación y flujo génico. El primer paso para poder establecer la estructura genética es determinar la variación genética de los individuos de cada población. Para ello se utilizan los estimadores de diversidad genética tradicionales de la genética de poblaciones, los cuales no describimos aquí pero que pueden revisarse en la literatura especializada (Hedrick, 2005a; Eguiarte et al., 2007; Hamilton, 2009). Para los propósitos de la genética del paisaje, la información sobre variación genética permite hacer una prospección de cómo se distribuye dicha diversidad en el espacio, para lo cual se utilizan análisis específicos, en particular las pruebas de asignación (Dawson y Belkhir, 2001), que permiten determinar a qué población pertenece un individuo o conjunto de individuos y se dividen en 2 tipos de métodos: de clasificación y de asignación. Métodos de clasificación. Se caracterizan por asignar los individuos a categorías predefinidas (Manel et al., 2005). Dentro de estos métodos se incluyen los análisis de componentes principales y los análisis de discriminantes (Cuadro 1).

Cuadro 2. Resumen de estudios donde se aplica un esquema de análisis de genética del paisaje, incluyendo una breve descripción del área de estudio, tamaño de muestra, objetivos, tipo de marcador molecular y principales métodos de análisis y programas utilizados en el estudio

<i>Especie</i>	<i>N</i>	<i>Área de estudio</i>	<i>Marcador molecular</i>	<i>Objetivo</i>	<i>Análisis</i>	<i>Programas</i>	<i>Referencias</i>
<i>Capreolus capreolus</i> Corzo	648	suroeste de Francia	12 microsatélites	Investigar el efecto de la conectividad del paisaje en la dispersión de las poblaciones	EG Equilibrio de deriva-mutación	Partition Bottleneck ADE 4	Coulon et al., 2004
<i>Peucedanum multivittatum</i> , <i>Veronica stelleri</i> y <i>Genciana nipponica</i> Herbáceas	40 individuos por cuadrante	norte de Japón	Aloenzimas	Describir la estructura y flujo genéticos de cada especie. Examinar si la distancia geográfica y el gradiente fenológico influyen en la estructura genética	Pruebas de Mantel	FStat	Hirao y Kudo, 2004
<i>Ambystoma trigrinum melanostictum</i> Salamandras tigre		Parque Yellowstone, EUA	8 microsatélites	Evaluar la estructura genética y su relación con las variables ambientales	F_{ST} CP Mantel Parcial Correlación	Arlequin ArcInfo FStat Bioenv	Spear et al., 2005
<i>Zapus trinotatus</i> Ratón saltador del Pacífico	228	península Olímpica de Washington	8 microsatélites	Investigar los factores que contribuyen a la estructura genética y la asociación con el hábitat ripario	F_{ST} Mantel Flujo genético	Arlequin ZT BayesAss++	Vignieri, 2005
<i>Capreolus capreolus</i> Corzo	1 148	sur de Francia	11 microsatélites	Determinar las características del paisaje y la barrera que afecta el movimiento de individuos	EG F_{ST} AMOVA EGE	Structure Partition FStat Arlequin Geneland	Coulon et al., 2006
<i>Bufo calamita</i> Sapo corredor	137	sur de Bélgica	6 microsatélites	Estimar la conectividad funcional del paisaje bajo un modelo de dispersión y costo de distancias	Mantel Mantel Parcial Flujo genético CP	Passage Migrate Pathmatrix	Stevens et al., 2006
<i>Quercus macrocarpa</i> Roble	420	noreste y centro de Illinois, EUA	5 microsatélites	Explorar la estructura y niveles de diferenciación entre poblaciones	EG Mantel	Structure Arlequin	Craft y Ashley, 2007
<i>Geum urbanum</i> Hierba de San Benito	1 000	centro de Bélgica	6 microsatélites	Evaluar la estructura genética en paisajes altamente fragmentados	Mantel Mantel Parcial CP	FStat GLM	Vandepitte et al., 2007

Cuadro 2. Continúa

<i>Crotalus horridus</i> Víbora de cascabel	373	Nueva York, EUA	9 microsatélites	Examinar la dispersión y flujo genético y cuantificar el efecto del paisaje en la conectividad	EG F_{ST} Flujo genético CP Parentesco	Structure FStat Geneclass Resampling Newpat	Clark et al., 2008
<i>Salmo salar</i> Salmón del Atlántico	2 775	Quebec, Canadá	13 microsatélites	Investigar los factores potenciales que interactúan y determinan los patrones de estructura genética	F_{ST} EGE MANOVA CVA Simulaciones	Genetix Geneland Proc GLM Sas Geste	Dionne et al., 2008
<i>Microtus arvalis</i> Topillo	372	centro-oeste de Francia	14 microsatélites	Determinar el patrón de flujo genético y variación ambiental espacial	EG F_{ST} EGE AAE	Structure FStat Geneland Tess GenAlEx	Gauffre et al., 2008
<i>Buteo jamaicensis</i> Halcón cola roja	1 083	Montañas Rocosas, EUA	17 microsatélites	Investigar la relación entre la estructura genética y las características del paisaje	EG Mantel N-J UPGMA Detección de borde	Structure Arlequin Phylog Barrier	Hull et al., 2008
<i>Perca flavescens</i> Perca amarilla americana	1 715	Río San Lorenzo, Quebec, Canadá	10 microsatélites	Determinar el papel de las características ambientales en el patrón y estructura genética	Mantel Mantel parcial Deriva y mutación Detección de borde ACP Simulaciones	Arlequin SPAGeDi Barrier PCA-GIEN Geste	Leclerc et al., 2008
<i>Gasterosteus aculeatus</i> Pez espinoso	1 865	Río San Lorenzo, Quebec, Canadá	10 microsatélites	Evaluar la asociación entre el ambiente y la variación genética	EG AMOVA EGE Mantel Mantel parcial CVA Divergencia genética y características ecológicas Divergencia adaptativa entre paisajes $I_C N_e m$	Structure Arlequin Geneland Vegan PAST FStat GenePop MLNE Migrate	McCaigms y Bernatchez, 2008

Cuadro 2. Continúa

<i>Ascaplus truei</i> Rana con cola	Parque Nacional Olimpico, Washington, EUA	13 microsatélites	Analizar y determinar cómo afecta la fragmentación del hábitat a la estructura genética y la conectividad	EG EGE CP AAE	Structure Tess CostdistanceArcGis Geoda	Spear y Storfer, 2008
<i>Macropus fuliginosus</i> Canguro gris occidental	sur de Australia	9 microsatélites	Evaluar la estructura genética a lo largo de la distribución de la especie	Índices de asignación EG AMOVA Mantel Cuello de botella	Geneclass Structure GenAlEx IBDWS Bottleneck	Neaves et al., 2009
<i>Orthonyx temminckii</i> Logrunner australiano	Queensland, Australia	10 microsatélites	Probar hipótesis para cuantificar los procesos históricos y contemporáneos del paisaje; identificar procesos de dispersión	F_{ST} FG	FStat Migrate Análisis desarrollados específicos para el estudio	Pavlacky et al., 2009
<i>Ambystoma maculatum</i> Salamandra moteada	noreste de Ohio, EUA	8 microsatélites	Determinar si las crias de salamandra se dispersan entre estanques. Evaluar la influencia de la distancia y resistencia del paisaje en los patrones de conectividad	EG AMOVA Mantel Flujo genético N_m	Baps GenAlex	Purrenhage et al., 2009
<i>Bufo exsul</i> Sapo negro	Deep Springs Valley, California, EUA	16 microsatélites	Examinar el flujo genético, estructura poblacional e historia demográfica	EG AMOVA Mantel Flujo genético	Baps Structure AMA GenAlex Community Ecology (en R) Migrate BayesAss++	Wang, 2009
<i>Ambystoma californiense</i> Salamandra tigre de California	Reserva Natural Fort Ord, Condado de Monterey, California, EUA	13 microsatélites	Evaluar cómo afecta la estructura del paisaje a la variación genética	EG Flujo genético CP	Baps BayesAss++ Spatial Analyst ArcGIS 9.2	Wang et al., 2009

Cuadro 2. Continúa

<i>Neovison vison</i> Visón americano	186	norte y sur de Escocia	12 microsatélites	Examinar las características del paisaje que afectan la dispersión y estructura genética	EG F_{ST} Mantel CP Detección de borde AAE	Structure Baps FStat GenAIEx Wombsoft Pathmatrix GenAIEx	Zalewski et al., 2009
<i>Pinus taeda</i> Pino	682	sureste de EUA	1730 SNP's	Evaluar la correlación genética en un gradiente ambiental e identificar la variedad de pinos	MLGMB	Análisis desarrollados específicos para el estudio	Eckert et al., 2010
<i>Senegalia mellifera</i> Acacia	791	Kenya, Africa	7 microsatélites	Evaluar la estructura genética espacial e identificar barreras ecológicas y geográficas que impiden la dispersión de los individuos	F_{ST} R_{ST} AMOVA EG EGE IBD AAE Detección de borde Flujo genético	FStat Arlequin Structure Baps FStat PASSaGE Barrier BayesAss++	Guajardo et al., 2010
<i>Arabis alpina</i> Alpina de roca berro	385 (todo Europa) 321 (Francia)	Alpes, Francia	140 AFLP loci 1731 AFLP loci	Identificar loci significativamente correlacionados con el ambiente a diferentes escalas (global, regional y local)	PCA MEM	Análisis desarrollados específicos para el estudio	Manel et al., 2010
<i>Ursus arctus</i> Oso pardo	107	Caucasus, Georgia, EUA	DNA mitocondrial; 18 microsatélites	Determinar la estructura genética y el lugar de origen	EG Mantel CP ACP	Structure IBD Pathmatrix SPSS	Murtshkvaladze et al., 2010
<i>Rana luteiventris</i> Rana moteada de Columbia	441	Montañas Bighorn Craggs, Idaho, EUA	8 microsatélites	Evaluar la estructura genética y conectividad funcional entre estanques y su dinámica	AMOVA EG CP	GenAIEx Structure Modelos de gravedad (Core Team, 2007)	Murphy et al., 2010
<i>Propithecus tattersalli</i> Sifaca cabeza dorada	292	Área Daraina, Madagascar, África	13 microsatélites	Evaluar el impacto de la fragmentación del bosque y las variables ambientales sobre el flujo genético	EG Modelo causal AAE	Structure GenAIEx	Quémère et al., 2010

Cuadro 2. Continúa

<i>Quercus lobata</i> Encino	330	valle central de California, EUA	170 microsatélites de cloroplasto	Identificar linajes genéticos. Evaluar estructura de las poblaciones en relación con el clima. Explorar la variación de acuerdo con el cambio climático	Dispersión de genes PCA ACC	PopGraph SAS Prol RSREG	Sork et al., 2010
<i>Asaphus montanus</i> Sapo de cola	1 009	norte-centro de Ohio, EUA	13 microsatélites	Evaluar el impacto de la fragmentación del bosque y las variables ambientales en el flujo genético	F_{ST} G_{ST} D_{ST} Cavalli-Sforza CP	ENa Recode Data Microsatellite Analyzer Costdistance Circuitscape	Spear y Storfer, 2010
<i>Ursus americanus</i> Oso negro	1 004	Montañas Rocosas al norte de Idaho y al oeste de Montana, EUA	5-12 microsatélites por localidad	Entender cómo las características del paisaje influyen en la estructura y flujo genético	Mantel Mantel parcial CP Variación del paisaje	Ecodist en R Costdistance FragSTAT	Bull et al., 2011
<i>Mesotriton alpestris</i> Triton alpino	365	Norte del lago Geneva, Suiza	7 microsatélites	Identificar si el uso del suelo afecta la estructura genética	F_{ST} Mantel	FStat Análisis desarrollados específicos para el estudio	Emaresi et al., 2011
<i>Martes pennanti</i> Marta pescadora	432	noreste de EUA	11 microsatélites	Caracterizar la estructura, determinar el patrón histórico de las poblaciones y evaluar el efecto del paisaje y perturbación antropogénica	EG EGE Mantel Mantel parcial Flujo genético	Structure Geneland Tess GenAIEx BayesAss++	Hapeman et al., 2011
<i>Coluber constrictor flaviventris</i> Serpiente corredora de vientre amarillo	58	noreste de Kansas, EUA	12 microsatélites	Entender la estructura genética de la especie con base en información espacial y genética	EG Mantel Mantel parcial Teoría de circuito AAE	Structure Vegan Circuitscape GenAIEx	Klug et al., 2011

Cuadro 2. Continúa

<i>Helianthus petiolaris</i> Girasol de la pradera	325	Parque Nacional y Reserva Grandes Dunas de Arena, Colorado, USA	15 microsatélites	Evaluar la divergencia de los haplotipos en 2 tipos de hábitat	EG AMOVA F_{ST} PCA PCoA AAE Mantel Mantel Parcial DMRM CP FG	Structure GenAEx Ecodist Circuitscape Migrate	Andrew et al., 2012
<i>Phaeognathus hubrichti</i> Salamandra de Red Hills	105	Alabama, EUA	10 microsatélites	Evaluar la diversidad, estructura y flujo genético y el efecto de la fragmentación y del paisaje en los patrones genéticos	F_{ST} EG Mantel FG CB CP	Arlequin Tess Structure IBD Migrate BayesAss++ Bottleneck Circuitscape	Apodaca et al., 2012
<i>Ctenomys porteus</i> Tuco tuco acanelado	143	centro de Argentina	8 microsatélites	Caracterizar la estructura poblacional, patrones de migración y evaluar el efecto del ambiente en la estructura genética	EG Mantel Parcial Árbol de distancias Simulaciones	Structure PaSSaGE N-J Geste	Mapelli et al., 2012
<i>Peromyscus leucopus</i> Ratón de patas blancas	294	Nueva York, EUA	18 microsatélites	Asociar estadísticamente la cobertura vegetal urbana y múltiples medidas de conectividad genética	F_{ST} Mantel Mantel parcial Flujo genético Teoría de circuito	GenAEx Ecodist BayesAss++ Circuitscape	Munshi-South, 2012
<i>Cervus elaphus</i> <i>Sus scrofa</i>	876 325	Wallon, Bélgica	13 y 14 microsatélites	Analizar estructura genética espacial de 2 especies coodistribuidas a lo largo de una autopista	Mantel parcial EG EGE	SPAGeDi Structure Geneland Baps	Frantz et al., 2012

EG= estructura genética; EGE= estructura genética espacial; AAE= análisis de autocorrelación espacial; ACP= análisis de componentes principales; CP= conectividad del paisaje; ACC= análisis de correspondencia canónica; CVA= análisis canónico de variables aleatorias; DMRM= distancia entre matrices por regresiones múltiples; FG= flujo genético; MEM= mapa de eigenvector de Moran; MLGMB= modelo lineal generalizado mixto Bayesiano.

Análisis de componentes principales. Permiten resumir una gran cantidad de datos, por ejemplo, en el caso que nos ocupa la variación presente en los loci analizados. El análisis de componentes principales (ACP) tiene ciertas desventajas, ya que no define o asigna grupos específicos como hacen otros métodos, sino que sólo muestra las tendencias de similitud entre las variables o factores evaluados, por lo que requiere que se definan grupos a priori. Además, no es posible obtener un análisis de patrones espaciales (Jombart et al., 2010). Por otro lado, el ACP es un buen método para explorar los datos, dado que permiten visualizar un posible patrón de estructura genética (Manel et al., 2003). Un ejemplo es el estudio de Leclerc et al. (2008) con el pez *Perca flavescens* en el río San Lorenzo en Quebec. Estos autores realizaron un ACP basado en frecuencias alélicas con el programa PCA-GEN v.1.2.1 (Goudet, 1999); los resultados mostraron 4 grupos o poblaciones genéticas, mismas que fueron posteriormente corroboradas con un análisis que detecta barreras o discontinuidades genéticas, utilizando el programa BARRIER (Manni et al. (2004).

Considerando la limitante mencionada de que con ACP no se determina un patrón espacial, dado que no es posible incorporar información espacial directamente en el modelo, aspecto primordial en genética del paisaje, Jombart et al. (2008) propusieron un nuevo método, el ACPs —análisis de componentes principales espacial—, como una herramienta que permite evaluar patrones espaciales de variabilidad genética, ello al incorporar como variable la georeferencia de cada genotipo. Por ejemplo, Jombart et al. (2008) pusieron a prueba este estadístico con datos del oso café de Escandinavia *Ursus arctus* (Manel et al., 2007), con el objetivo de encontrar unidades de manejo, unidades que en el contexto de conservación de especies se definen como poblaciones demográficamente independientes (Crandall et al., 2000), o aquellas definidas genéticamente y que se conocen como unidades evolutivamente significativas (Moritz, 1994). Bajo la propuesta de ACPs, los autores obtuvieron 3 resultados: encontraron que los individuos ubicados en el sur y en la parte media de la distribución formaron un grupo independiente cada uno, diferenciados del resto. Encontraron también una separación entre los individuos del este y oeste respecto a los del norte, que es el resultado más interesante, dado que esta separación no es resultado de barrera alguna, por lo que se sugiere que está asociado a aislamiento por distancia o introgresión progresiva.

Análisis de discriminantes. Con estos análisis se puede definir un modelo en el cual se divide la variación genética dentro y entre grupos, y donde al mismo tiempo se maximiza la síntesis de las variables dentro de los grupos y se minimiza aquella entre grupos. De esa forma, el análisis de discriminantes (AD) y a diferencia de componentes

principales, logra obtener la mejor separación de los individuos dentro de grupos predefinidos y permite hacer una asignación probabilística de los individuos a cada grupo. Jombart et al. (2010) desarrollaron un método para hacer este tipo de análisis, en el cual se elimina la limitante de correlación de variables inherente en el AD: el análisis discriminante de componentes principales (ADPC). En éste, se hace una transformación de los datos por medio de ACP previo al AD, lo cual asegura que las variables no estén correlacionadas. Tanto el ACPs como el ADPC propuestos por Jombart et al. (2008, 2010) están dentro del paquete ADEGENET en la plataforma R (Jombart, 2008).

Métodos de asignación. Con los métodos de asignación es posible determinar qué tan indicativo es el genotipo de un individuo de la población en la cual fue muestreado, es decir, permiten estimar la probabilidad de que un individuo pertenezca a un grupo o población, con base en su genotipo multilocus y dada la frecuencia alélica de los loci de todos los individuos en diferentes poblaciones (Dawson y Belkhir, 2001). Algunos de los algoritmos de asignación tienen la limitante de que suponen equilibrio de Hardy-Weinberg y equilibrio de ligamiento (Pritchard et al., 2000; Beaumont y Rannala, 2004), aunque otros permiten utilizar datos que no cumplan dichos supuestos (Falush et al., 2003). Estos métodos han sido ampliamente utilizados para estimar tasas de dispersión entre poblaciones y por sexo, en estudios forenses y para identificar barreras —regiones con un cambio abrupto en variables biológicas sobre un mapa—, entre otros, tanto en estudios de genética de poblaciones como del paisaje (Vázquez-Domínguez et al., 2001; Safner et al., 2011). Bajo estas premisas y con base en modelos Bayesianos, se han propuesto algoritmos y programas de asignación utilizados en genética del paisaje (Cuadro 1). En términos de la genética del paisaje, los modelos Bayesianos agrupan individuos en poblaciones o subpoblaciones de individuos con entrecruzamiento aleatorio, minimizando Hardy-Weinberg y desequilibrio gamético; posteriormente, todos los individuos de los que se desconoce su origen pueden ser asignados a poblaciones potenciales de origen, con base en los datos genéticos (Manel et al., 2003).

Análisis de asignación bayesiana. Los algoritmos de asignación bayesiana se han desarrollado recientemente como una herramienta para inferir estructuración genética. Éstos se basan en la información genética para asignar a qué población pertenece un individuo, sin suponer poblaciones predefinidas, lo cual es una gran ventaja respecto a los métodos que requieren de definir grupos a priori. La asignación de los genotipos es de forma aleatoria por medio de cadenas de Markov tipo Monte Carlo (MCMC). Los programas más utilizados para realizar estos análisis

son STRUCTURE (Pritchard et al., 2000), PARTITION (Dawson y Belkhir, 2001) y BAPS (Corander et al., 2004).

STRUCTURE es un programa que asigna los individuos a un número específico (K) de poblaciones a partir de sus genotipos y simultáneamente, estima las frecuencias alélicas de los individuos de las poblaciones por medio de MCMC, construidas con el método de Gibbs sampling, el cual consiste en un algoritmo de MCMC para obtener una secuencia de muestras al azar a partir de una distribución de probabilidades multivariada, y que es adecuado cuando se trata de agrupación de datos (Pritchard et al., 2000). Se puede elegir si el modelo es con o sin admixia, donde el primero asume que el origen de cada individuo es a partir de una única población, mientras que en el segundo, los individuos pueden provenir de varias poblaciones (Pritchard et al., 2000). Se considera un programa adecuado para evaluar estructura genética y presencia de migrantes y es, a la fecha, el más utilizado tanto en estudios de genética de poblaciones como de genética del paisaje: aproximadamente en 3 000 trabajos desde hace 10 años (Kalinowski, 2011). No obstante, se le reconocen desventajas, en particular que en poblaciones con tiempos de divergencia amplios, el número de grupos identificados (K) no es consistente, por lo que pueden cambiar en diferentes corridas del programa. Otro problema es que la definición de K puede estar fuertemente influenciada por el tamaño de muestra (Hubisz et al., 2009).

Entre los estudios de genética del paisaje que han utilizado este programa cabe destacar el trabajo de Mapelli et al. (2012), quienes caracterizaron la estructura poblacional, patrones de migración y el efecto del paisaje en *Ctenomys porteousi* (tuco tuco), un roedor endémico de Argentina. Los autores usaron STRUCTURE para estimar el número de poblaciones y la asignación de los individuos, y encontraron que las poblaciones presentan una fuerte estructura genética, con $K=8$ y donde el 84.6% de los individuos fueron asignados a la localidad donde fueron muestreados y el 4.8% fueron identificados como migrantes. Observaron también bajas tasas de migración entre poblaciones cercanas.

PARTITION fue diseñado con el objetivo de corregir algunas de las desventajas de STRUCTURE, por ejemplo fluctuaciones en la asignación de grupos y problemas con tamaños de muestra grandes. Dawson y Belkhir (2001) se centraron en la partición de los datos (individuos muestreados) como parámetro principal del programa, el cual permite identificar subdivisiones en la población (barreras al flujo génico) y asignar individuos a poblaciones, utilizando los genotipos de loci co-dominantes. La partición se realiza a través de máxima verosimilitud, utilizando una probabilidad de co-asignación como medida de similitud, es decir, la asignación de individuos a los grupos se

realiza inicialmente a través de un método heurístico y, posteriormente, se somete a inferencia bayesiana bajo cadenas MCMC, construidas en este caso con el método de Metropolis-Hasting. Este es un método MCMC para obtener una secuencia de muestras al azar de una distribución de probabilidades, para la cual es difícil tener un muestreo directo. Aunque ésta parece ser una buena propuesta alterna, el programa ha sido poco aplicado en trabajos de genética del paisaje y sólo puede ser utilizado con marcadores codominantes como los microsatélites. Por ejemplo, Coulon et al. (2004) evaluaron la influencia que tiene la fragmentación del bosque en la dispersión y flujo genético del venado corzo, *Capreolus capreolus*. Los autores evaluaron la estructura genética, entre otros, con PARTITION y encontraron que la población era una única unidad genética, es decir, una sola población desde el punto de vista genético. Sin embargo, otros análisis mostraron que se esperaba que la fragmentación del paisaje tuviera un efecto sobre la población, lo cual no fue detectado con los marcadores genéticos debido a que el corzo colonizó esta región recientemente (1960).

BAPS es un algoritmo que se usa para determinar estructura genética y que permite obtener la asignación de individuos a grupos, donde el número de grupos está dado bajo el supuesto de admixia (J. Corander; <http://web.abo.fi/fak/mnf//mate/jc/software/baps.html>). El modelo es similar a STRUCTURE, pero BAPS tiene mayor eficiencia, ya que la partición de los datos se estima con máxima verosimilitud, mientras que la asignación de individuos se realiza con MCMC bajo el método de Metropolis-Hasting no-reversible, el cual reduce los problemas de convergencia que tienen otros métodos (Corander et al., 2006). Con BAPS se puede obtener un árbol de distancia neighbor-joining o un dendograma, los cuales muestran los grupos con base en la similitud entre individuos. Este programa se ha aplicado poco en trabajos de genética del paisaje; Purrenhage et al. (2009) lo utilizaron para determinar la estructura poblacional y conectividad entre estanques de la salamandra *Ambystoma maculatum* en un hábitat fragmentado por urbanización y agricultura. Para los 17 estanques estudiados identificaron 5 grupos genéticos y pudieron concluir que a pesar de ser un hábitat fragmentado, existe conectividad y flujo génico entre los estanques a través de corredores.

Patrones de estructura genética en el espacio

La estructura genética está determinada espacialmente, en primera instancia, por la distribución de las poblaciones en el espacio y la distancia entre éstas; la presencia de barreras antropogénicas como carreteras y áreas urbanizadas y/o barreras naturales; por ejemplo, condiciones climáticas,

características oceanográficas, cobertura vegetal, montañas y ríos, contribuyen a una mayor o menor estructuración (Guillot et al., 2009; Riesenberget al., 2009). Por ello, existe gran interés en evaluar el efecto de los factores que determinan la estructura genética a través de métodos estadísticos, tales como aislamiento por distancia, autocorrelación espacial, análisis bayesianos de agrupación espacial y análisis de detección de borde (Cuadro 1).

Aislamiento por distancia. Wright (1943) propuso un método que describe cómo separar el coeficiente de endogamia en una población subdividida en un componente debido a apareamientos no aleatorios dentro de poblaciones (Wright, 1951), el cual permite describir la acumulación de diferenciación genética entre individuos —debido al apareamiento no aleatorio— o entre poblaciones —debido a la deriva génica. El modelo de aislamiento por distancia examina la relación del flujo génico entre pares de poblaciones y se relaciona con el hecho de que la diferenciación genética se incrementa a mayor distancia. Este modelo permite, asimismo, explicar posibles formas de dispersión y por lo tanto, aspectos históricos de las poblaciones naturales (Slatkin, 1994, 1995).

Uno de los métodos clásicos para evaluar aislamiento por distancia es la prueba de Mantel, que estima la correlación entre matrices de distancia, en nuestro caso particular de distancia genética y distancia geográfica. Si el coeficiente de correlación es positivo, indica que existe estructura espacial que puede relacionarse a la distancia geográfica, a barreras o a características del paisaje que impiden o reducen el flujo genético (Guillot et al., 2009). La distancia genética puede estimarse por medio de muy diversas funciones, dependiendo del tipo de marcador molecular que se utilice y del tamaño de la población, por ejemplo: F_{ST} (Wright, 1951), $F_{ST}/(1 - F_{ST})$ (Rousset, 1997), Nei (Nei, 1973), R_{ST} (Slatkin, 1995), G_{ST} (Jost, 2008), G'_{ST} (Hedrick, 2005b) y D_{ij} -Cavalli-Sforza (Cavalli-Sforza y Edwards, 1967). Por otro lado, la distancia geográfica comúnmente se mide con base en la distancia euclidiana —distancia lineal entre 2 puntos—, aunque existen también múltiples algoritmos diferentes que pueden aplicarse.

Las críticas a este modelo en términos de genética del paisaje es que sólo se evalúa la distribución espacial en términos de la distancia, sin considerar ni la migración ni la probabilidad de tener identidad por descendencia, es decir, que 2 o más alelos sean idénticos porque son copias idénticas del mismo alelo ancestral. En consecuencia, se han desarrollado métodos que consideran dichos aspectos, por ejemplo, el programa IBDSIM que implementa identidad por descendencia e incluye el efecto del tamaño de muestra, factores mutacionales y aspectos demográficos (Leblois et al., 2009). IBDSIM está basado en un algoritmo de coalescencia, que es un

modelo que ‘rastrea’ todos los alelos de un gen a una única copia ancestral, conocido como el ancestro común más reciente. Asimismo, nuevos métodos de análisis permiten obtener tanto distancias genéticas como geográficas más precisas, por ejemplo, distancia entre puntos no de forma euclidiana sino considerando aspectos del paisaje, como la topografía, lo que se traduce en una medida de distancia más real que la lineal entre 2 puntos (Landguth y Cushman, 2010; Cushman et al., 2012). Un ejemplo es el estudio con el corzo *Capreolus capreolus* (Coulon et al., 2004), donde investigaron la correlación entre la distancia genética y la distancia geográfica, ésta última estimada tanto euclidiana como la determinada por corredores con vegetación y considerando, además, la distribución del bosque, por medio de pruebas de Mantel en el programa ADE 4 (Thioulouse et al., 1994). Los autores encontraron que hay mayor aislamiento por distancia en los machos que en las hembras, sin embargo, en éstas el aislamiento es significativo sólo cuando se incorpora la distribución de los parches de bosque.

Autocorrelación espacial. Lo que conocemos como dependencia espacial se refiere a la covariación de parámetros dentro del espacio geográfico: características en localidades próximas —variables simultáneas en un espacio geográfico distribuidas en rangos regulares de distancia— que pueden estar correlacionadas ya sea positiva o negativamente, lo cual en términos estadísticos viola el supuesto de independencia entre muestras. Cuando existe autocorrelación positiva significa que las variables más cercanas entre sí son más similares en comparación a aquellas que están más alejadas (Legendre, 1993). Dicho de otra manera, en un contexto genético-espacial, los genotipos de un individuo en una localidad son dependientes de los genotipos de un individuo de una localidad cercana (Manel et al., 2003).

La estructura espacial en un análisis de autocorrelación se describe a través de funciones que permiten cuantificar y dividir el espacio en diferentes clases —rangos— de determinada distancia. Dichas funciones se describen por medio de gráficas donde se trazan los valores de autocorrelación, conocidos como correlogramas o variogramas. Los correlogramas se obtienen por medio de un coeficiente de correlación estimado a través del coeficiente de autocorrelación de Moran (índice I ; Moran, 1951). Este índice compara el valor de una variable en una localidad con el valor del resto de las localidades en el espacio geográfico estudiado. Zalewski et al. (2009) evaluaron el efecto de las características del paisaje sobre la dispersión, movimiento y estructura genética del visón americano, *Neovison vison*, en 10 localidades dentro de 2 regiones; utilizaron, entre otros, un análisis de autocorrelación espacial con base en el coeficiente de

correlación (r) con el programa GENALEX (Peakall y Smouse, 2006). Los autores hicieron comparaciones entre localidades, entre regiones y entre sexos, considerando distancias euclidianas, donde la distancia máxima fue de 150 km y la mínima de 1 km —ámbito hogareño mínimo de este mamífero—. Los resultados indicaron una correlación positiva, es decir, mayor similitud genética entre individuos cercanos respecto a los más distantes. Los análisis comparados entre sexos mostraron una alta estructura genética en las hembras. Finalmente, concluyen que los análisis de distribución espacial —aislamiento por distancia y autocorrelación espacial— muestran que la dispersión puede operar a una escala local, mientras que las características del paisaje —ríos y altitud— influyen en el flujo genético a nivel regional en el visón.

Análisis de agrupación espacial bayesiano. A pesar de que los métodos de aislamiento por distancia y autocorrelación espacial evalúan la estructura genético-espacial, no analizan la dependencia espacial —distribución de las muestras— ni las barreras que afectan el flujo génico, por lo que se han desarrollado programas que consideran estos 2 aspectos, como GENELAND (Guillot et al., 2005a), GENECLUST (François et al., 2006) y TESS (Chen et al., 2007).

GENELAND es un programa que infiere y localiza discontinuidades genéticas entre poblaciones a partir de los genotipos de los individuos. Con GENELAND se pueden realizar diversas tareas como estimar número de poblaciones, asignar individuos a la población de origen, detectar individuos migrantes y cuantificar dependencia espacial (Guillot et al., 2009). Se basa en un modelo espacial que divide aleatoriamente un conjunto de datos en un número de polígonos, por medio del diagrama de Voronoi homogenizado por un proceso de Poisson. A partir de este modelo se asignan al azar un número K de posibles grupos espaciales. La estimación de K poblaciones y la probabilidad de pertenencia de un individuo a cada K población se obtiene a partir de cadenas MCMC bajo el algoritmo de Metrópolis-Hasting (Guillot et al., 2005a, b). Este programa ha sido ampliamente utilizado en trabajos de genética del paisaje. Por ejemplo, Dionne et al. (2008) investigaron qué factores interactúan y determinan la magnitud y estructura genética del salmón del Atlántico *Salmon salar*. Los autores evaluaron las discontinuidades genéticas a lo largo de su distribución con GENELAND, e identificaron 7 poblaciones con una probabilidad posterior de 0.90 a 1 para cada una, lo cual confirma que es un modelo adecuado. Pudieron definir que las poblaciones están determinadas por diferencias ambientales y factores ecológicos relacionados con la temperatura.

GENECLUST es un programa que incorpora un algoritmo bayesiano bajo el modelo de Hidden Markov Random Field (HMRF), que son modelos adecuados

para datos espacialmente estructurados y que, además, se asemeja a un modelo paso a paso en el contexto de aislamiento por distancia (Green y Richardson, 2002). Este programa supone que es más probable que las frecuencias alélicas de un sitio geográfico específico estén relacionadas con frecuencias alélicas de sitios más cercanos que de sitios más alejados (François et al., 2006). A diferencia de GENELAND, GENECLUST describe dependencia espacial a nivel de individuo y, de acuerdo con los autores, es más eficiente que otros algoritmos para trabajar con un número reducido de loci. El parámetro que se obtiene es \mathcal{V} que mide la intensidad con la que 2 vecinos pertenecen al mismo grupo, donde valores altos indican que es más probable pertenecer a un único grupo y con niveles altos de continuidad genética. Se considera que este programa predice un número exacto de grupos y es recomendable cuando se tienen pocos marcadores moleculares y hay una estructura espacial continua (François et al., 2006). Hasta donde conocemos, no hay ningún estudio publicado que haya utilizado este programa.

TESS es un programa que está basado en un modelo de dependencia espacial entre individuos e incorpora como supuesto que es más probable que individuos más cercanos tengan frecuencias alélicas similares que los más alejados, similar a lo supuesto por GENECLUST, sin embargo, este programa puede considerar admixia o no admixia (Chen et al., 2007; Durand et al., 2009). Se ha aplicado muy recientemente, como en el trabajo de Hapeman et al. (2011) con la marta pescadora (*Martes pennati*), donde evalúan si la estructura de la población correspondía a la historia de la especie, afectada por características del paisaje y antropogénicas. Los resultados con TESS mostraron 4 poblaciones; por cierto, una estructura coincidente con la obtenida con GENELAND, aunque el programa no le asignó individuos a una de las poblaciones identificadas. Por ello, sólo se consideraron 3 poblaciones que corresponden a poblaciones refugio e identificadas como remanentes debido a la fragmentación del hábitat a finales de los años 1930. Además, las barreras que influyen sobre dicha estructura corresponden específicamente a una de las características del paisaje evaluadas, diferentes lagos de la zona de estudio, que influyen directamente en el movimiento de la marta pescadora.

Análisis de detección de bordes. Los algoritmos para detección de borde son modelos que permiten identificar barreras, ello al ser capaces de detectar áreas en las que hay cambios significativos en las frecuencias alélicas. Las aproximaciones más utilizadas con este fin son los algoritmos Monmonier (Monmonier, 1973) y Wombling (Womble, 1951).

Wombling es un algoritmo con el que se pueden detectar barreras a partir de un conjunto de variables continuas y

localidades geográficas. Utiliza superficies derivadas de las variables de interés, es decir, las frecuencias alélicas, y calcula gradientes para cada alelo a través de la superficie (Womble, 1951). De esta forma puede evaluar lo que se conoce como función sistémica, con base en la variación local de las frecuencias alélicas; la estimación de la función sistémica se basa en una regresión polinomial local, donde la significancia de las barreras o zonas de cambio drástico de las frecuencias alélicas se determina con una prueba binomial. WOMBSOFT es un programa en plataforma R que se basa en Wombling y que se ha usado en genética del paisaje (Crida y Manel, 2007), el cual requiere la base de datos genéticos y de coordenadas de localidades de muestreo. Con ello, se genera la cobertura en formato reticulado del área de estudio y un mapa de bandeado, basado en la dispersión promedio de la especie de estudio, y calcula la función sistémica en cada pixel basado en la regresión polinomial. Asimismo, se obtienen los percentiles de la función sistémica y los niveles de significancia para cada punto de la retícula a partir de una distribución binomial. Finalmente, se tiene como resultado un mapa con la variación de la función sistémica—detección de bordes— y un mapa con la variación alélica. Por ejemplo, Zalewski et al. (2009) aplicaron este programa para detectar barreras al flujo génico en el visón americano, *Neovison vison*, e identificaron una barrera que separa 2 poblaciones, congruente con las cadenas montañosas de la zona.

Monmonier es un algoritmo basado en la conectividad de redes—triangulación Delaunay— entre poblaciones o individuos (Monmonier, 2010). Inicia con la estimación de la distancia asociada a cada uno de los nodos de la red y posteriormente el algoritmo construye barreras de un nodo con la mayor distancia y lo extiende al nodo adyacente, asociado con la siguiente distancia más lejana. Este algoritmo se utiliza en los programas BARRIER (Manni et al., 2004) y ALLELES IN SPACE (Miller, 2005) y ha sido aplicado con éxito en estudios de genética del paisaje. Hull et al. (2008) evaluaron con BARRIER si las características del paisaje influían en la morfología y diferenciación genética de los halcones de cola roja (*Buteo jamaicensis*) en el oeste de Norte América y encontraron que la sierra Nevada es una barrera importante para el movimiento de los individuos de esta especie.

Conectividad

El concepto de conectividad es fundamental en genética del paisaje, así como la manera de medirla. La conectividad está definida como el grado en el cual el paisaje facilita o impide el movimiento de los individuos (Taylor et al., 1993) y consta de 2 componentes: 1) la conectividad

estructural, determinada por factores como el tamaño, forma y localización de las características que definen el paisaje, y 2) la conectividad funcional, conformada por los componentes biológicos y que consiste en la respuesta de los individuos a las características del paisaje y los patrones del flujo genético (Brooks, 2003). Ambos componentes de conectividad se deben considerar en la genética del paisaje y por ello, para evaluarlos, se ha puesto énfasis en aplicar métodos de genética de poblaciones y de ecología del paisaje (Cuadro 1).

Conectividad funcional (flujo genético). El flujo génico hace referencia a la migración, es decir, el número de individuos que se mueven y reproducen en una población diferente a la de nacimiento, el cual refleja procesos microevolutivos y de estructura genética en las poblaciones (Bossart y Prowel, 1998; Hedrick, 2005a). Generalmente el flujo génico se mide de manera indirecta por medio de estadísticos que miden la varianza de las frecuencias alélicas, por ejemplo, F_{ST} y los otros mencionados arriba para medir distancia genética y el número de migrantes. Dichos estadísticos suponen un tamaño constante de población, migración simétrica y persistencia de la población. El desarrollo de la teoría de coalescencia (Kingman, 1982a, 1982b) y los métodos Bayesianos han permitido diseñar programas que permiten evaluar con mayor exactitud migración a nivel de individuo y en tiempos recientes. Tal es el caso del programa BAYESASS+ (Wilson y Rannala, 2003) que estima tasas recientes de migración entre poblaciones, con base en los genotipos de los individuos, a partir de la última generación. Estima también la probabilidad posterior de migrantes ancestrales, frecuencias alélicas de la población y coeficiente de endogamia, entre otros. Utilizando este programa, Wang (2009) evaluó la estructura y el flujo genético del sapo negro, *Bufo exsul*, que presenta una distribución extremadamente restringida en sólo 4 manantiales de una zona desértica. El autor encontró, como se esperaba en una especie con vagilidad limitada, niveles bajos de flujo entre todos los sitios excepto en los 2 manantiales más cercanos (ca. 1.5 km).

Conectividad estructural (estructura del paisaje). La conectividad estructural hace referencia a la estructura del paisaje, por ejemplo parches de hábitat, continuidad del hábitat, presencia de barreras (Baguette y Dyck, 2007), donde el comportamiento de dichas características se debe a la configuración espacial (Tischendorf y Fahring, 2000). Se considera que la configuración espacial y los elementos del paisaje son cruciales para el movimiento de los organismos (Adriensen et al., 2003), por lo cual se incluye la evaluación de la conectividad del paisaje dentro de estudios de genética del paisaje y para sus aplicaciones en biología de la conservación. La conectividad del paisaje

se estima generalmente como una medida de costo en un mapa de fricción: valor de resistencia que se asigna a un elemento del paisaje en un mapa, determinado por el grado en que permite o dificulta el movimiento de los individuos en un área determinada; por ejemplo como el modelo least-cost path. La conectividad también se puede estimar como una medida de resistencia —aislamiento por resistencia (Cuadro 1).

Los modelos de least-cost path (LCP), conocidos como de costo mínimo o de la ruta de menor costo, consideran la vagilidad —dispersión— de los individuos de una especie a través de un paisaje heterogéneo, por lo que se dice que evalúa el camino más probable por el cual los genes ‘se mueven’. Para el análisis se debe asignar un costo o valor de fricción a las características del paisaje que se considera influyen en el movimiento de los individuos, tales como tipo de hábitat o topografía, entre otras. Los costos reflejan la resistencia o movilidad a través del paisaje (Adriensen et al., 2003). Se reconocen como limitantes de los modelos LCP que se restringen a medir rutas óptimas, lo cual no sucede en la naturaleza, ya que el movimiento de organismos sucede en realidad a través de múltiples rutas y posibilidades. Las variables se representan en un mapa raster, con datos obtenidos de distintas fuentes, y el modelo como tal se realiza en programas de sistemas de información geográfica (SIG), por medio de extensiones como Spatial Analyst en ArcGis v.9.2 o Pathmatrix en ArcView 3.2.

El análisis de LCP se ha utilizado en diversos estudios de genética del paisaje, por ejemplo, Wang et al. (2009) determinaron las posibles rutas de dispersión de la salamandra tigre, *Ambystoma californiense*, especie endémica del norte de California. Los autores utilizaron mapas de imagen satelital en los que consideraron 3 tipos de hábitat: pradera, chaparral y bosque de roble. Encontraron que el valor de menor costo de dispersión es a través del chaparral, mientras que el movimiento a través de la pradera y el bosque de roble, es 2 y 5 veces mayor, respectivamente. Este fue un resultado inesperado, ya que por la biología de este anfibio se esperaba que estuviera asociado a praderas.

Aislamiento por resistencia. El aislamiento por resistencia predice patrones de movimiento y probabilidades de dispersión o mortalidad a través de múltiples caminos al azar en un paisaje complejo, por ejemplo parches de hábitat. Es un modelo que estima la relación entre la distancia genética y la distancia geográfica medida como resistencia. La resistencia se mide con base en teoría de gráficos basado en el modelo de teoría de circuitos, por lo que provee una mejor predicción de diferenciación genética en el equilibrio y, además, no se basa en distancias euclidianas, ya que considera la heterogeneidad del paisaje

en la distribución y tasa de migración de los individuos (McRae, 2006; McRae y Beier, 2007). Todo ello lo hace un mejor modelo que el LCP, dado que estima múltiples caminos y no sólo el óptimo (McRae, 2006).

Este modelo está implementado en el programa CIRCUITScape bajo la plataforma Python (Shah y McRae, 2008). CIRCUITScape utiliza mapas en formato raster, donde cada una de las retículas representa las características del paisaje, es decir, hábitat, rutas de dispersión, barreras, y se representan como gráficos. En el proceso cada retícula se reemplaza por un nodo y se conecta a sus vecinos con una arista; las aristas representan el peso proporcional al número de migrantes. Las aristas no tienen dirección, lo que implica que la dispersión es balanceada. Posteriormente, se analiza el gráfico —mapa— con base en la teoría de circuitos y se codifica con valores de resistencia o conductancia para predecir la conectividad y la probabilidad de movimiento (McRae, 2006; Shah y McRae, 2008). Un estudio que ejemplifica este modelo es el de Munshi-South (2012), quien evaluó la conectividad determinada por la cobertura vegetal en la dispersión del roedor *Peromyscus leucopus* bajo 3 modelos aislamiento: por distancia, por distancia efectiva y por resistencia. Con base en los análisis con CIRCUITScape pudo determinar que la migración es a través de hábitat natural, como corredores con vegetación, pero también en ambientes más transformados, específicamente a través de cementerios, lo cual ejemplifica el impacto de la urbanización en la dinámica y movimiento de este roedor.

Correlación entre patrones genéticos y características del paisaje

El objetivo principal de la genética del paisaje es evaluar la relación entre las características del paisaje y el ambiente y los patrones de estructuración genética. Evaluar esta relación con correlaciones simples, como las pruebas de Mantel, aunque utilizado en su inicio en la genética del paisaje, no permiten cuantificar la variación explicada por el ambiente (Manel et al., 2003). Por ello, se han propuesto otros análisis como de correspondencia canónica, pruebas de Mantel parcial, análisis de modelo causal, principalmente, los cuales permiten identificar qué características del paisaje o del ambiente contribuyen en los patrones genéticos (Cuadro 1).

Análisis de correspondencia canónica. Los análisis de correspondencia canónica (ACC) permiten describir la relación entre diversas variables ambientales y determinar qué variables contribuyen significativamente en los patrones genéticos. Por ejemplo, Sork et al. (2010) evaluaron la respuesta del árbol *Quercus lobata* al cambio climático, así como la asociación de la variación genética con variables

climáticas locales. Los autores utilizaron, entre otros, ACC para asociar 20 variables genotípicas con 20 variables climáticas y encontraron una fuerte asociación entre la variación genética y la variación climática, principalmente con la temperatura, estacionalidad de la temperatura y precipitación media anual.

La prueba de Mantel parcial (Smouse et al., 1986) es una evaluación no paramétrica que permite probar la correlación entre 2 matrices, controlada por el efecto de una tercera matriz (Legendre, 1993; Stevens et al., 2006). Como en todas las correlaciones se obtiene un coeficiente, el cual en este caso es estandarizado por medio de regresiones múltiples de los elementos de las matrices dependientes e independientes, las cuales se obtienen por medio de permutaciones. El método ha sido criticado, ya que el efecto de las permutaciones entre matrices no es igualmente probable (Raufaste y Rousset, 2001), lo cual debilita el nivel de significancia. Sin embargo, Castellano y Ballete (2002) y Cushman y Landguth (2010) mostraron, a través de simulaciones, que la prueba de Mantel parcial tiene un alto poder y el error es mínimo. Así, Bull et al. (2011) utilizan esta prueba para entender el efecto de características del paisaje sobre la estructura poblacional y flujo genético del oso negro americano, *Ursus americanus*, en un área con diferentes paisajes montañosos. Los autores encontraron que en 5 de las 11 localidades que estudiaron, características específicas como la vegetación de bosque, la elevación del terreno y los caminos, son las que más afectan el movimiento de los individuos.

Modelos causales y modelos generalizados de disimilitud. En las pruebas de Mantel parcial se consideran las distancias genética, geográfica y ambiental, donde la última suele ser lineal, por lo que para hacer más robusto el análisis se ha propuesto combinar esa distancia con análisis de conectividad (least-cost path; Ray, 2005) y resistencia (McRae, 2006), evaluando dicha combinación a través de un modelo causal. El modelo causal (Legendre y Troussellier, 1988) es una aproximación multimodelo que evalúa la relación entre la disimilaridad genética entre individuos y múltiples alternativas de hipótesis de resistencia al paisaje, provista de una evaluación rigurosa de factores que limitan el flujo genético (Cushman et al., 2006). En otras palabras, es la combinación entre los modelos de conectividad del paisaje y la prueba de Mantel parcial. En comparación con los métodos de agrupación, este análisis requiere que se definan a priori los factores ambientales que posiblemente afecten la estructura genética. Como Quéméré et al. (2010) que identificaron los factores ambientales que potencialmente afectan la estructura genética del lemur *Propithecus tattersalli* (Sifaka corona de oro) en el área de estudio, por medio de teledetección. Estimaron, asimismo, aislamiento por

distancia, aislamiento por barrera, considerando una carretera y un río como barreras, y aislamiento por cobertura vegetal —alta, mediana y baja— y evaluaron la conectividad, utilizando PATHMATRIX. Finalmente, utilizaron toda la información generada para el modelo causal en el que se consideraron 15 hipótesis posibles. Los resultados sugieren que el río y la distancia geográfica son los primeros factores que influyen en la estructura de la población del Sifaka, mientras que la carretera no impide el movimiento y flujo genético. Aunque los resultados muestran que la fragmentación del hábitat limita la conectividad del hábitat, excepto en el norte, ellos sugieren que la dispersión es aún posible y se mantiene entre grupos sociales cercanos, lo que se ha comprobado con observaciones de comportamiento.

A pesar de que la prueba de Mantel parcial y los modelos causales han sido de gran relevancia dentro de los análisis de genética del paisaje, éstos no consideran que la relación entre la heterogeneidad —distancia— ambiental y la divergencia, por ejemplo, *Fst*, no es lineal y tampoco que la tasa de cambio de las variables de respuesta a lo largo de gradientes ambientales no es constante (Thomassen et al., 2010). En consecuencia, se ha propuesto una técnica de regresión de matrices que permite modelar esas relaciones no lineales, los modelos generalizados de disimilitud —MGD— (Ferrier et al., 2007). El MGD relaciona la disimilitud de variables predictivas, es decir clima o vegetación, con la disimilitud de las variables de respuesta, por ejemplo la distancia genética, y permite modelar una relación no-lineal por medio de ajustar una combinación lineal de funciones *l-spline* —función que suaviza una curva— a las variables ambientales en un predictor lineal η ; finalmente, a través de un proceso iterativo se añaden y remueven variables predictivas y sólo aquellas altamente significativas son seleccionadas. La importancia relativa y tasa de cambio de cada variable pueden evaluarse con las curvas de respuesta, a través de la altura máxima y la pendiente, respectivamente. Las desventajas principales son que los mapas que se obtienen pueden ser difíciles de interpretar y que no se obtiene una significancia estadística, por lo que sólo puede interpretarse por medio del porcentaje de variación explicada (Thomassen et al., 2010).

Modelos de simulación. Los modelos de simulación son una herramienta en genética del paisaje que surge por la necesidad de entender cómo la heterogeneidad del paisaje afecta los patrones de distribución genética (Landguth et al., 2010). Bajo esta premisa, los modelos de simulación proveen un control sobre la relación proceso-patrón (Epperson et al., 2010; Cushman et al., 2012). Una de las cualidades de las simulaciones es que permiten especificar el paisaje y los factores demográficos que pudieran influir

en el flujo genético y posteriormente evaluar los datos empíricos, los que se obtienen en el campo y, con los análisis descritos, estimar la probabilidad y significancia de los mismos (Cuadro 1).

Existen varios programas para realizar simulaciones y que se han diseñado para genética del paisaje, entre ellos CDPOP (Cost Distance POPulations) y CDEFISH (Cost Distance FISHerries). CDPOP es un programa que predice el efecto de la estructura del paisaje sobre la incidencia de patrones espaciales para datos de genética de poblaciones y, como función del movimiento a nivel individual, reproducción, endogamia, mutación y dispersión (Landguth y Cushman, 2010). El modelo representa una estructura del paisaje flexible, como una superficie de resistencia con valores de costo para ir de una localidad a otra. Las simulaciones con diferentes celdas de resistencia permiten cuantificar el efecto de diferentes condiciones del paisaje sobre la conectividad y el tiempo requerido para obtener los patrones espaciales de estructuración genética (Landguth y Cushman, 2010). Este modelo sólo se ha utilizado para evaluar efectos del paisaje del pasado al futuro, y del presente al futuro, como el trabajo de Wasserman et al. (2012) cuyo objetivo fue predecir el efecto del cambio climático sobre la conectividad y características de la población de la marta americana, *Martes americana*, en el norte de las montañas Rocosas. Los autores encontraron que los escenarios de cambio climático con calentamiento moderado ocasionarán una reducción en la conectividad de las poblaciones, debido a los cambios en conectividad del paisaje, y por ende habría mayor aislamiento entre poblaciones y pérdida de variación genética, riqueza alélica y heterocigocidad. CDEFISH fue diseñado específicamente para cuantificar el efecto de la corriente en ríos sobre los patrones de flujo genético y el tiempo que tarda esta relación patrón-proceso en función del movimiento de los individuos (Landguth et al., 2011).

Perspectivas y conclusiones

La genética del paisaje ha tenido grandes avances en cuanto a sus métodos y formas de analizar los datos genéticos y espaciales, sin embargo, existen diversos aspectos metodológicos y analíticos pendientes: 1) los estudios de genética del paisaje son predominantemente terrestres, por lo que es necesario establecer métodos adecuados de muestreo y de análisis para sistemas marinos. Galindo et al. (2006) y Selkoe et al. (2008, 2010) han trabajado este aspecto, reconociendo que el medio marino pocas veces se ajusta a los modelos existentes para analizar estructura espacial y genética, lo cual ha llevado a plantear un esquema de estudio específico llamado 'Seascape

genetics'. Sin embargo, los pocos ejemplos que existen han utilizado mayormente análisis de distancias lineales y correlaciones, y se requiere de un desarrollo metodológico y analítico que permita detectar las variables ambientales que determinan conectividad, estructura y variación en sistemas marinos. 2) Schoville et al. (2012) han señalado el creciente interés en identificar factores ecológicos que influyen en patrones de diversidad genética adaptativa, lo cual se ha hecho posible gracias al avance tecnológico donde se pueden secuenciar genomas completos y contar con cientos o miles de loci; por ejemplo, SNPs, AFLPs. Ello ha permitido la detección de loci sujetos a selección y ha abierto las puertas para estudiar la relación entre el paisaje y aspectos de adaptación, divergencia fenotípica y selección (Manel et al., 2003; Wang y Summers, 2010). Hay pocos estudios que hayan evaluado, a partir de grandes bases de datos, correlaciones genéticas y ambientales, los cuales han usado métodos analíticos como regresiones logísticas (Joost et al., 2007), regresiones lineales múltiples (Manel et al., 2010) y una extensión de éstas, las ecuaciones generalizadas (Poncet et al., 2010). Además de las limitaciones actuales para analizar grandes bases de datos genómicas, para el avance de lo que ya se clasifica como 'landscape genomics', se requieren métodos que permitan analizar simultáneamente evidencia de selección y su relación con variación ambiental y del paisaje (Schoville et al., 2012). 3) Como se mostró, diversas herramientas de sistemas de información geográfica son ampliamente utilizadas en genética del paisaje, sin embargo, hace falta que se desarrollen métodos de análisis espacial explícitos para genética del paisaje, por ejemplo, que permitan estimar valores de costo —tipo least-cost path— incorporando diferentes variables del paisaje en conjunto. 4) Storfer et al. (2010) señalaron el enorme sesgo taxonómico en los estudios de genética del paisaje, con predominancia de vertebrados (62%), lo cual fue una constante en esta revisión y por ello la presentación de ejemplos predominantemente con animales. De todos los estudios de caso que cumplieran con la condición de tener un enfoque específico de genética del paisaje y que hubieran utilizado alguno de los métodos de análisis descritos, sólo una mínima fracción fueron de especies de plantas (9 de 37; Cuadro 2), lo que evidencia la necesidad de evaluar qué factores, en particular de muestreo y de métodos de análisis, han limitado incluir un espectro amplio de taxa en estudios de genética del paisaje.

La selección de los métodos y modelos de análisis para un estudio de genética del paisaje depende primeramente de la pregunta de estudio y del tipo de datos genéticos y espaciales con los que se cuenta. Asimismo, deben considerarse los supuestos y las ventajas y limitaciones de los diferentes métodos y modelos como los descritos

en esta revisión. Aunado a lo anterior, planear dichos análisis siguiendo las 5 etapas que proponemos permitirá al lector hacer una evaluación cuidadosa de la conectividad estructural y de la conectividad funcional. Sin duda, la genética del paisaje nos permite evaluar información genética, ecológica y espacial, a nivel muy fino y a escalas desde locales hasta regionales, como nunca antes habíamos podido hacer. Con ello se han enriquecido las preguntas que podemos plantear y evaluar, de manera que podemos explicar mejor los procesos ecológicos y evolutivos que mantienen a las poblaciones a lo largo y ancho del paisaje.

Agradecimientos

Agradecemos a J. P. Jaramillo, R. Rosas, D. Piñero y a los 2 revisores anónimos, cuyos comentarios ayudaron de manera importante a mejorar el presente trabajo, el cual forma parte de los requisitos del Posgrado de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). T. Garrido-Garduño agradece la beca y apoyo financiero (210542; CVU 226134) otorgado por el Conacyt y la UNAM. E. Vázquez-Domínguez agradece el financiamiento parcial del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT IN219707 e IN215205-2).

Literatura citada

- Adriensen, F., J. P. Chardon, G. De Blust, E. Swinnen, S. Villalba, H. Gulink y E. Matthysen. 2003. The application of "least-cost" modeling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning* 64:233-247.
- Anderson, C. D., B. K. Epperson, M. J. Fortin, R. Holderegger, P. M. A. James, M. S. Rosenberg, K. T. Scribner y S. Spear. 2010. Considering spatial and temporal scale in landscape-genetics studies of gene flow. *Molecular Ecology* 19:3565-3575.
- Andrew, R. L., K. L. Ostevik, D. P. Ebert y L. H. Rieseberg. 2012. Adaptation with flow across the landscape in a dune sunflower. *Molecular Ecology* 21:2078-2091.
- Apodaca, J. J., L. J. Rissler y J. C. Godwin. 2012. Population structure and gene flow in a heavily disturbed habitat: implications for the management of the imperiled Red Hills salamander (*Phaeognathus hubrichti*). *Conservation Genetics* 13:913-923.
- Baguette, M. y H. V. Dyck. 2007. Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape Ecology* 22:1117-1129.
- Balkenhol, N., P. W. Waits y R. J. Dezzani. 2009a. Statistical approaches in landscape genetics: an evaluation of methods for linking landscape and genetic data. *Ecography* 32:818-830.
- Balkenhol, N., F. Gugerli, S. A. Cushman, L. P. Waits, A. Coulon, J. W. Arntzen, R. Holderegger y H. H. Wagner. 2009b. Identifying future research needs in landscape genetics: where to from here? *Landscape Ecology* 24:455-463.
- Beaumont, M. A. y B. Rannala. 2004. The Bayesian revolution in genetics. *Nature* 5:251-261.
- Bohonak, A. J. y A. G. Vandergast. 2011. The value of DNA sequence data for studying landscape genetics. *Molecular Ecology* 20:2477-2479.
- Bossart, J. L. y D. P. Prowell. 1998. Genetic estimates of population structure and gene flow: limitation, lessons and new direction. *Trends in Ecology and Evolution* 13:202-206.
- Brooks, C. P. 2003. A scalar analysis of landscape connectivity. *Oikos* 102:433-439.
- Bull, R. A. S., S. A. Cushman, R. Mace, T. Chilton, C. K. Kendall, E. L. Landguth, M. K. Schwartz, K. McKelvey, F. W. Allendorf y G. Luikart. 2011. Why replication is important in landscape genetics: American black bear in Rocky Mountains. *Molecular Ecology* 20:1092-1107.
- Castellano, S. y E. Balleto. 2002. Is the partial Mantel test inadequate? *Evolution* 56:1871-1873.
- Cavalli-Sforza, L. L. y A. W. F. Edwards. 1967. Phylogenetic analysis: models and estimation procedures. *American Journal of Human Genetics* 19:233-257.
- Chen, C., E. Durand, F. Forbes y O. Francois. 2007. Bayesian clustering algorithms ascertaining spatial population structure: a new computer program and a comparison study. *Molecular Ecology Notes* 7:747-756.
- Clark, R. W., W. S. Brown, R. Stechert y K. R. Zamudio. 2008. Integrating individual behavior and landscape genetics: the populations structure of timber rattlesnake hibernacula. *Molecular Ecology* 17:219-730.
- Corander, J., J. Siren y E. Arjas. 2006. Bayesian spatial modelling of genetic population structure. *Computational Statistics* 23:111-129.
- Corander, J., P. Waldmann, P. Marttinen y M. Sillanpaa. 2004. BAPS 2: enhanced possibilities for the analysis of genetic population structure. *Bioinformatics* 20:2363-2369.
- Coulon, A., G. Guillot, J. F. Cosson, J. M. Angibault, S. Aulagnier, B. Cargnelutti, M. Galán y A. J. M. Hewison. 2006. Genetic structure is influenced by landscape features: empirical evidence from roe deer populations. *Molecular Ecology* 15:1669-1679.
- Coulon, A., J. F. Cosson, J. M. Angibault, B. Cargnelutti, M. Galan, N. Morellet, E. Petit, S. Aulagnier y J. M. Hewison. 2004. Landscape connectivity influences gene flow in a roe deer population inhabiting a fragmented landscape: an individual-based approach. *Molecular Ecology* 13:2841-2850.
- Craft, K. J. y M. V. Ashley. 2007. Landscape genetic structure of bur oak (*Quercus macrocarpa*) savannas in Illinois. *Forest Ecology and Management* 239:13-20.
- Crandall, K. A., O. R. Bininda-Emonds, G. M. Mace y R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15:290-295.
- Crida, A. y S. Manel. 2007. Wombsoft: an R package that implements the Wombling method to identify genetic boundary. *Molecular Ecology Notes* 7:588-591.

- Cushman, S. A. y E. L. Landguth. 2010. Spurious correlation and inference in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19:3592-3602.
- Cushman, S. A., A. Shirk y E. L. Landguth. 2012. Separating the effect of the habitat area, fragmentation and matrix resistance on genetic differentiation in complex landscapes. *Landscape Ecology* 27:369-380.
- Cushman, S. A., K. S. McKelvey, J. Hayden y M. K. Schwartz. 2006. Gene flow in complex landscapes: testing multiple hypotheses with causal modeling. *American Naturalist* 168:486-499.
- Dawson, K. y K. Belkhir. 2001. A Bayesian approach to the identification of panmictic population and the assignment of individuals. *Genetic Research* 78:59-77.
- Dionne, M., F. Caron, J. J. Dodson y L. Bernatchez. 2008. Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology* 17:2382-2396.
- Durand, E., F. Jay, O. E. Gaggiotti y O. Francois. 2009. Spatial inference of admixture proportions and secondary contact zones. *Molecular Biology and Evolution* 26:1963-1973.
- Eckert, A. J., A. D. Bower, S. C. González-Martínez, J. L. Wegrzyn, G. Coop y D. B. Neales. 2010. Back to nature: ecological genomics of loblolly pine (*Pinus taeda*, Pinaceae). *Molecular Ecology* 19:3789-3805.
- Eguiarte, L., V. Souza y X. Aguirre. 2007. La ecología molecular de plantas y animales. INE/Conabio, México, D. F. p. 592.
- Emaresi, G., J. Pellet, S. Dubey, A. H. Hirzel y L. Fumagalli. 2011. Landscape genetics of the Alpine newt (*Mesotriton alpestris*) inferred from a strip-based approach. *Conservation Genetics* 12:41-50.
- Epperson, B. K., B. McRae, K. Scribner, S. A. Cushman, M. S. Rosenberg, M.-J. Fortin, P. M. A. James, M. Murphy, S. Manel, P. Legendre y M. R. T. Dales. 2010. Utility of computer simulations in landscape genetics. *Molecular Ecology* 19:3540-3564.
- Falush, D., M. Stephens y J. K. Pritchard. 2003. Inference of population structure using multilocus genotype data: linked loci and correlated allele frequencies. *Genetics* 164:1567-1587.
- Farina, A. 2010. Ecology, cognition and landscape. Linking natural and social systems. Springer, Nueva York. 170 p.
- Ferrier, S., G. Manion, J. Elith y K. Richardson. 2007. Using generalized dissimilarity modeling to analyse and predict patterns of beta diversity in regional biodiversity assessment. *Diversity and Distributions* 13:252-264.
- François, O., S. Ancelet y G. Guillot. 2006. Bayesian clustering using hidden markov random fields in spatial population genetics. *Genetics* 174:805-816.
- Frantz, A. C., S. Bertouille, M. C. Eloy, A. Licoppe, F. Chaumon y M. C. Flamand. 2012. Comparative landscape genetic analyses show a Belgian motorway to be a gene flow barrier for red deer (*Cervus elaphus*), but not wild boars (*Sus scrofa*). *Molecular Ecology* 21:3445-3457.
- Galindo, H. M., D. B. Olson y S. R. Palumbi. 2006. Seascape genetics: a coupled oceanographic-genetic model predicts population structure of Caribbean corals. *Current Biology* 16:1622-1626.
- Gauffre, B., A. Estoup, V. Bretagnolle y F. Cosson. 2008. Spatial genetic structure of a small rodent in a heterogeneous landscape. *Molecular Ecology* 17:4619-4629.
- Goudet, J. 1999. PCA-GENERAL for Windows, version 1.2. Available from URL: <http://www2.unil.ch/izea/software/pcagen.html>
- Green, P. J. y S. Richardson. 2002. Hidden markov models and disease mapping. *Journal of the American Statistical Association* 97:1-16.
- Guajardo, J. C., A. Schnabel, R. Ennos, S. Preuss, A. Otero-Arnaiz y G. Stone. 2010. Landscape genetics of the key African acacia species *Senegalia mellifera* (Vahl): the importance of the Kenyan Rift Valley. *Molecular Ecology* 19:5126-5139.
- Guillot, G., F. Mortier y A. Estoup. 2005a. GENELAND: a computer package for landscape genetics. *Molecular Ecology Notes* 5:708-7011.
- Guillot, G., A. Estoup, F. Mortier y J. F. Cosson. 2005b. A spatial statistical model for landscape genetics. *Genetics* 170:1261-1280.
- Guillot, G., R. Leblois, A. Coulon y A. C. Frantz. 2009. Statistical methods in spatial genetics. *Molecular Ecology* 18:4734-4756.
- Hamilton, M. B. 2009. Population genetics. John Wiley and Sons, Hoboken, New Jersey. 424 p.
- Hapeman, P., E. K. Latch, J. A. Fike, O. E. Rhodes y C. W. Kilpatrick. 2011. Landscape genetics of fishers (*Martes pennati*) in the northeast: dispersal barriers and historical influences. *Journal of Heredity* 102:251-259.
- Hedrick, P. W. 2005a. Genetics of populations, 2nd edition. Jones and Bartlett, Sudbury, Massachusetts. 553 p.
- Hedrick, P. W. 2005b. A standardized genetic differentiation measure. *Evolution* 59:1633-1638.
- Hirao, A. S. y G. Kudo. 2004. Landscape genetics of alpine-snowbed plants: comparisons along geographic and snowmelt gradients. *Heredity* 93:290-298.
- Holderegger, R. y H. H. Wagner. 2008. Landscape genetics. *BioScience* 58:199-207.
- Hubisz, M. J., D. Falush, M. Stephens y J. K. Pritchard. 2009. Inferring weak population structure with the assistance of sample group information. *Molecular Ecology Resources* 9:1322-1332.
- Hull, J. M., A. C. Hull, B. N. Sacks, J. P. Smith y H. B. Ernest. 2008. Landscape characteristics influence morphological and genetic differentiation in a widespread raptor (*Buteo jamaicensis*). *Molecular Ecology* 17:810-824.
- Jombart, T. 2008. ADEGENET: a R package for the multivariate analysis of genetic markers. *Bioinformatics* 24:1403-1405.
- Jombart, T., S. Devillard y F. Balloux. 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genetics* 11:94-108.
- Jombart, T., S. Devillard, A. B. Dufour y D. Pontier. 2008. Revealing cryptic spatial patterns in genetic variability by a

- new multivariate method. *Heredity* 101:92-103.
- Joost, S., A. Bonin, M. W. Bruford, L. Després, C. Conord, G. Erhardt y P. Taberlet. 2007. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation. *Molecular Ecology* 16:3955-3969.
- Jost, L. 2008. G_{ST} and its relatives do not measure differentiation. *Molecular Ecology* 17:4015-4026.
- Kalinowski, S. T. 2011. The computer program STRUCTURE does not reliably identify the main genetic clusters within species: simulations and applications for human population structure. *Heredity* 106:625-632.
- Kingman, J. F. C. 1982a. The coalescent. *Stochastic Proceedings Applications* 13:235-248.
- Kingman, J. F. C. 1982b. On the genealogy of large populations. *Journal of Applied Probability* 19A:27-43.
- Klug, P. E., S. M. Wisely y K. A. With. 2011. Population genetic structure and landscape connectivity of the eastern yellowbelly racer (*Coluber constrictor flaviventris*) in the contiguous tallgrass prairie of northeastern Kansas, USA. *Landscape Ecology* 26:281-294.
- Landguth, E. L y S. A. Cushman. 2010. CDPOP: A spatially explicit cost distance population genetics program. *Molecular Ecology Resources* 10:156-161.
- Landguth, E. L., C. C. Muhlfeld y G. Luikart. 2011. CDFISH: an individual-based, spatially-explicit, landscape genetics simulator for aquatic species in complex riverscapes. *Conservation Genetics Resources* 4:133-136.
- Landguth, E. L., S. A. Cushman, M. A. Murphy y G. Luikart. 2010. Relationships between migration rates and landscape resistance assessed using individual-based simulations. *Molecular Ecology* 10:854-862.
- Landguth, E. L., B. Fedy, A. Garey, M. Mumma, S. Emel, S. Oyler-McCance, A. L. Garey, S. L. Emel, M. Mumma, H. H. Wagner, M. J. Fortin y S. A. Cushman. 2012. Effects of sample size, number of markers, and allelic richness on the detection of spatial genetic pattern. *Molecular Ecology Resources* 12:276-284.
- Leblois, R., A. Estoup y F. Rousset. 2009. IBDSim: a computer program to simulate genotypic data under isolation by distance. *Molecular Ecology Resources* 9:107-109.
- Leclerc, E., Y. Mailhot, M. Mingelbier y L. Bernatchez. 2008. The landscape genetics of yellow perch (*Perca flavescens*) in a large fluvial ecosystem. *Molecular Ecology* 17:1702-1717.
- Legendre, P. 1993. Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74:1659-1673.
- Legendre, P. y M. Troussellier. 1988. Aquatic heterotrophic bacteria: modeling in the presence of spatial autocorrelation. *Limnology and Oceanography* 33:1055-1067.
- Manel, S., O. E. Gaggiotti y R. S. Waples. 2005. Assignment methods: matching biological questions with appropriate techniques. *Trends in Ecology and Evolution* 20:136-142.
- Manel, S., M. K. Schwartz, G. Luikart y P. Taberlet. 2003. Landscape genetics: combining landscape ecology and population genetics. *Trends in Ecology and Evolution* 18:189-197.
- Manel, S., B. N. Poncet, P. Legendre, F. Gugerlis y R. Holderegger. 2010. Common factors drive adaptive genetic variation at different spatial scales in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Ecology* 19:3824-3835.
- Manel, S., F. Berthoud, E. Bellemain, M. Gaudel, G. Luikart, J. E. Swenson, L. P. Waits y P. Taberlet. 2007. A new individual-based spatial approach for identifying genetic discontinuities in natural populations. *Molecular Ecology* 16:2031-2043.
- Manni, F., E. Guérard y E. Heyer. 2004. Geographic patterns of (Genetic, morphologic, linguistic) variation: how barriers can be detected by using Monmonier's algorithm. *Human Biology* 76:173-190.
- Mapelli, F. J., M. S. Mora, P. M. Mirol y M. J. Kittlein. 2012. Population structure and landscape genetics in the endangered subterranean rodent *Ctenomys porteus*. *Conservation Genetics* 13:165-181.
- McCairns, R. J. y L. Bernatchez. 2008. Landscape genetic analysis reveals cryptic population structure and putative selection gradients in a large-scale estuarine environment. *Molecular Ecology* 17:3901-3916.
- McRae, B. H. 2006. Isolation by resistance. *Evolution* 60:1551-1561.
- McRae, B. H. y P. Beier. 2007. Circuit theory predicts gene flow in plant and animal populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:19885-19890.
- Miller, M. P. 2005. Alleles In Space (AIS): computer software for the joint analysis of inter individual spatial and genetic information. *Journal of Heredity* 96:722-724.
- Monmonier, M. S. 1973. Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical Analysis* 3:245-261.
- Monmonier, M. S. 2010. Maximum-difference barriers: an alternative numerical regionalization method. *Geographical Analysis* 5:245-261.
- Moran, P. A. P. 1951. Partial and multiple rank correlation. *Biometrika* 38:26-32.
- Moritz, C. 1994. Defining "evolutionarily significant units" for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 9:373-375.
- Munshi-South, J. 2012. Urban landscape genetics: canopy cover predicts gene flow between white-footed mouse (*Peromyscus leucopus*) populations in New York City. *Molecular Ecology* 21:1360-1378.
- Murphy, M. A., R. Dezzani, D. S. Pilliod y A. Storfer. 2010. Landscape genetics of high mountain frog metapopulations. *Molecular Ecology* 19:3634-3649.
- Murtskhvaladze, M., A. Gavashelishvili y D. Tarkhishvili. 2010. Geographic and genetic boundaries of a brown bear (*Ursus arctos*) population in the Caucasus. *Molecular Ecology* 19:1829-1841.
- Neaves, L., K. Zenger, R. L. T. Prince, M. D. B. Eldridge y D. W. Cooper. 2009. Landscape discontinuities influence gene flow and genetic structure in a large, vagile Australian mammal, *Macropus fuliginosus*. *Molecular Ecology* 18:3363-3378.
- Nei, M. 1973. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 70:3321-3323.

- Pavlacky, D. C. Jr., A. W. Goldizen, P. J. Prentis, J. A. Nicholls y A. J. Lowe. 2009. A landscape genetics approach for quantifying the relative influence of historic and contemporary habitat heterogeneity on the genetic connectivity of a rainforest bird. *Molecular Ecology* 18:2945-2960.
- Peakall, R. y P. E. Smouse. 2006. GENALEX 6: genetic analysis in Excel. Population genetics software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes* 6:288-295.
- Poncet, B. N., D. Herrmann, F. Gugerli, P. Taberlet, R. Holderegger et al. 2010. Tracking genes of ecological relevance using a genome scan in two independent regional population samples of *Arabis alpina*. *Molecular Ecology* 19:2896-2907.
- Pritchard, J. K., M. Stephens y P. Donnelly. 2000. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics* 155:945-959.
- Purrenhaage, J. L., P. H. Niewiarowski y F. B. G. Moore. 2009. Population structure of spotted salamanders (*Ambystoma maculatum*) in a fragmented landscape. *Molecular Ecology* 18:235-247.
- Quéméré, E., B. Crouau-Roy, C. Rabarivola, E. E. Louis y L. Chikhi. 2010. Landscape genetics of an endangered lemur (*Propithecus tattersalli*) within its entire fragmented range. *Molecular Ecology* 19:1606-1621.
- Raufaste, N. y F. Rousset. 2001. Are partial Mantel test adequate? *Evolution* 55:1703-1705.
- Ray, N. 2005. PATHMATRIX: a geographical information system tool to compute effective distances among samples. *Molecular Ecology Notes* 5:177-180.
- Riesenberg, L., T. Vines y N. Kane. 2009. Editorial and retrospective 2008. *Molecular Ecology* 18:1-20.
- Rousset, F. 1997. Genetic differentiation and estimation of gene flow from *F*-statistics under isolation by distance. *Genetics* 145:1219-1228.
- Safner, T., M. P. Miller, B. H. McRae, M. J. Fortin y S. Manel. 2011. Comparison of Bayesian clustering and edge detection methods for inferring boundaries in landscape genetics. *International Journal of Molecular Sciences* 12:865-889.
- Schoville, S. D., A. Bonin, O. Francois, S. Lobreux, C. Melodelima y S. Manel. 2012. Adaptive genetic variation on the landscape: methods and cases. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 43:23-43.
- Schwartz, M. K. y K. S. McKelvey. 2009. Why sampling scheme matters: the effect of sampling scheme on landscape genetics results. *Conservation Genetics* 10:441-452.
- Selkoe, K. A., C. M. Henzler y D. D. Gaines. 2008. Seascape genetics and the spatial ecology of marine populations. *Fish and Fisheries* 9:363-377.
- Selkoe, K. A., J. R. Watson, C. White, T. B. Horin, M. Iacchei, S. Mitarai, D. A. Siegel, S. D. Gaines y R. J. Toonen. 2010. Taking the chaos out of genetic patchiness: seascape genetics reveals ecological and oceanographic drivers of genetic patterns in three temperate reef species. *Molecular Ecology* 19:3708-3726.
- Shah, V. B. y B. H. McRae. 2008. Circuitscape: a tool for landscape ecology. In *Proceedings of the 7th Python in Science Conference (SciPy 2008)*. p. 62-66.
- Slatkin, M. 1994. Gene flow and population structure. In *Ecological genetics*, L. A. Real (ed.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey. p. 3-18.
- Slatkin, M. 1995. A measure of population subdivision based on microsatellite allele frequencies. *Genetics* 139:457-462.
- Smouse, P. E., J. C. Long y R. R. Sokal. 1986. Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35:627-632.
- Sork, V. L. y L. Waits. 2010. Contributions of landscape genetics-approaches, insights, and future potential. *Molecular Ecology* 19:3489-3495.
- Sork, V. L., F. W. Davis, R. Westfall, A. Flint, M. Ikegami, H. Wang y D. Grivet. 2010. Gene movement and genetic association with regional climate gradients in California valley oak (*Quercus lobata* noe) in the face of climate change. *Molecular Ecology* 19:3806-3823.
- Spear, S. y A. Storfer. 2008. Landscape genetic structure of coastal tailed frog (*Ascaphus truei*) in protected vs. managed forests. *Molecular Ecology* 17:642-656.
- Spear, S. y A. Storfer. 2010. Anthropogenic and natural disturbance lead to differing patterns of gene flow in the Rocky Mountain tailed frog, *Ascaphus montanus*. *Biological Conservation* 143:778-786.
- Spear, S., C. R. Peterson, M. Matocq y A. Storfer. 2005. Landscape genetics of the blotched tiger salamander (*Ambystoma tigrinum melanostictum*). *Molecular Ecology* 14:2553-2564.
- Stevens, V. M., C. Verkenne, S. Vandewoestijne, R. A. Wesselingh y M. Baguette. 2006. Gene flow and functional connectivity in the natterjack toad. *Molecular Ecology* 15:2333-2344.
- Storfer, A., M. A. Murphy, S. F. Spear, R. Holderegger y L. Waits. 2010. Landscape genetics: where are we now? *Molecular Ecology* 19:3496-3514.
- Storfer, A., M. A. Murphy, J. S. Evans, C. S. Goldberg, S. Robinson, S. F. Spear, R. Dezzani, E. Delmelle, L. Vierling y L. P. Waits. 2007. Putting the landscape in landscape genetics. *Heredity* 98:129-142.
- Taylor, P. D., L. Fahrig, K. Henein y G. Merriam. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68:571-573.
- Thioulouse, J., S. Dolédec, D. Chessel y J. M. Olivier. 1994. ADE software: multivariate analysis and graphical display of environmental data. In *Software Per L'ambiente*, G. Guariso, A. Rizzoli (eds.). Pàtron Editore, Bologna. p. 57-62.
- Thomassen, H. A., Z. A. Cheviron, A. H. Freedman, R. J. Harrigan, R. K. Wayne y T. B. Smith. 2010. Spatial modeling and landscape-level approaches for visualizing intra-specific variation. *Molecular Ecology* 19:3532-3548.
- Tischendorf, L. y L. Fahring. 2000. On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90:7-19.
- Van Dick, H. 2012. Changing organisms in rapidly changing anthropogenic landscapes: the significance of the 'Umwelt'-concept and functional habitat for animal conservation. *Evolutionary Applications* 5:144-153.
- Vandepitte, K., H. Jacquemyn, I. Roldán-Ruiz y O. Honnay.

2007. Landscape genetics of the self-compatible forest herb *Geum urbanum*: effects of habitat age, fragmentation and local environment. *Molecular Ecology* 16:4171-4179.
- Vandergast, A. G., A. J. Bohonak, D. B. Weissman y R. N. Fisher. 2007. Understanding the genetic effects of recent habitat fragmentation in the context of evolutionary history: phylogeography and landscape genetics of a southern California endemic Jerusalem cricket (Orthoptera: Stenopelmidae: Stenopelmatus). *Molecular Ecology* 16:977-992.
- Vázquez-Domínguez, E., D. Paetkau, N. J. Tucker, G. Hinten y C. Moritz. 2001. Resolution of natural groups using iterative assignment tests: an example from two species of Australian native rats (*Rattus*). *Molecular Ecology* 10:2069-2078.
- Vignieri, S. A. 2005. Streams over mountains: influence of riparian connectivity on gene flow in the Pacific jumping mouse (*Zapus trinotatus*). *Molecular Ecology* 14:1925-1937.
- Wang, I. J. 2009. Fine-scale population structure in a desert amphibian: landscape genetics of the black toad (*Bufo exsul*). *Molecular Ecology* 18:3847-3856.
- Wang, I. J. 2010. Recognizing the temporal distinctions between landscape genetics and phylogeography. *Molecular Ecology* 19:2605-2608.
- Wang, I. J. 2011. Choosing appropriate markers and analytical methods for testing landscape genetic hypotheses. *Molecular Ecology* 20:2480-2482.
- Wang, I. J y K. Summers. 2010. Genetic structure is correlated with phenotypic divergence rather than geographic isolation in the highly polymorphic strawberry poison-dart frog. *Molecular Ecology* 19:447-458.
- Wang, I. J., W. K. Savage y H. B. Shaffer. 2009. Landscape genetics and least-cost path analysis reveal unexpected dispersal routes in the California tiger salamander (*Ambystoma californiense*). *Molecular Ecology* 18:1365-1374.
- Wang, I. J., R. E. Glor y J. B. Losos. 2012. Quantifying the roles of ecology and geography in spatial genetic divergence. *Ecology Letters* doi: 10.1111/ele.12025.
- Wasserman, T. N., S. A. Cushman, A. S. Shirk, E. L. Landguth y J. S. Littell. 2012. Simulating the effects of climate change on population connectivity of American marten (*Martes Americana*) in the northern Rocky Mountains, USA. *Landscape Ecology* 27:211-225.
- Wilson, G. A. y B. Rannala. 2003. Bayesian inference of recent migration rates using multilocus genotypes. *Genetics* 163:1177-1191.
- Womble, W. 1951. Differential systematics. *Science* 28:315-322.
- Workman, P. L. y J. D. Niswander. 1970. Population studies on southwestern indian tribes. II. Local differentiation in the Papago. *American Journal of Human Genetics* 22:24-49.
- Wright, S. 1943. Isolation by distance. *Genetics* 28:114-138.
- Wright, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annual Eugen* 15:323-354.
- Zalewski, A., S. B. Pierny, H. Zaleska y X. Lambin. 2009. Landscape barriers reduce gene flow in an invasive carnivore: geographical and local genetic structure of American mink in Scotland. *Molecular Ecology* 18:1601-1615.

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 en moneda nacional (para pagos en México) o USD \$40.00 dólares americanos (sólo para pagos en el extranjero) 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 en jefe. 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 sobre 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 o contacto: 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.

Editor en jefe (Fernando Álvarez): falvarez@ib.unam.mx

Editora técnica (Ma. Antonieta Arizmendi): aarizmen@ib.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

nes 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 y seguido. 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., nombres de libros o revistas. No usar el símbolo & (ampersand) en ningún caso.

□ 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, Facultad 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 se enviará la versión electrónica de las figuras en formato TIFF con una resolución de 600 dpi si se trata de fotografías, y de 1200 dpi 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.) and USD \$40.00 (American dollars) 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 color images/figures. The charge will be directly paid to the printing company through bank deposit. The cost will be variable and it will be indicated to the authors by the technical editor.

Editorial process. Rejected manuscripts will be reconsidered only by editor's in chief 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

Editor in chief (Fernando Álvarez): falvarez@ib.unam.mx

Technical editor (Ma. Antonieta Arizmendi): aarizmen@ib.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, me-

thods 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 Acknowledgements) 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 italics, 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 chronological order—

(Juárez, 1954; Aguilar, 2000; Méndez, 2000)—chronological and alphabetical in the same year— (Juárez, 1954, 1960, 1960a, 1960b)

NOTE: Do not use italics for: et al., neither journal or boor names. Do not use 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.

REVISTA MEXICANA DE BIODIVERSIDAD
Volumen 84, número 3, septiembre 2013, se terminó de imprimir
en septiembre de 2013 en los talleres de S y G editores.
Calle Cuapinol 52, Col. Pedregal de Santo Domingo
Delegación Coyoacán, 04369, México, D.F.
Tel. 5617-5610; sygeditorespress@gmail.com.
La edición consta de 150 ejemplares en
papel bond eucalipto de 90 g, forros
en cartulina sulfatada de 14 pts.



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. 5622-5690. Impresa en los Talleres de S y G, editores. 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 84, número 3, septiembre 2013.

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/>

