



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA

**MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

TESIS

**DIVERSIDAD DE ODONATA (INSECTA) EN UN
GRADIENTE ALTITUDINAL DEL RÍO SAN
MARCOS EN LOS ESTADOS DE HIDALGO Y
PUEBLA, MÉXICO**

Para obtener el grado de

**Maestro en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación**

PRESENTA

Biol. Josué Dolores Silva Hurtado

Director (a)

Dr. Juan Márquez Luna

Comité tutorial

Dr. Jaime Antonio Escoto Moreno

Dra. Ana Paola Martínez Falcon

Dr. Julián Bueno Villegas

Mineral de la Reforma, Hgo., México., agosto de 2022



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería

School of Engineering and Basic Sciences

Área Académica de Biología

Department of Biology

Mineral de la Reforma, Hgo., a 02 de agosto de 2022

Número de control: ICBI-AAB/463/2022

Asunto: Autorización de impresión.

MTRO. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR DE LA UAEH

El Comité Tutorial del nombre del producto que indique el documento curricular del programa educativo de posgrado titulado "Diversidad de Odonata (Insecta) en un gradiente altitudinal del río San Marcos en los estados de Hidalgo y Puebla, México", realizado por el sustentante **Josué Dolores Silva Hurtado** con 260930 perteneciente al programa de **MAESTRÍA EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**, una vez que ha revisado, analizado y evaluado el documento recepcional de acuerdo a lo estipulado en el Artículo 110 del Reglamento de Estudios de Posgrado, tiene a bien extender la presente:

AUTORIZACIÓN DE IMPRESIÓN

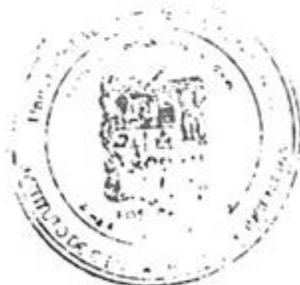
Por lo que el sustentante deberá cumplir los requisitos del Reglamento de Estudios de Posgrado y con lo establecido en el proceso de grado vigente.

Atentamente
"Amor, Orden y Progreso"

El Comité Tutorial

Marquez Luna
Dr. Juan Márquez Luna
Vocal

Escoto
Dr. Jaime Antonio Escoto
Secretario



Villegas
Dr. Julián Bueno Villegas
Presidente

Martinez
Dra. Ana Paola Martínez
Suplente

ROP/CIAF



Ciudad del Conocimiento
Carretera Pachuca-Tulancingo km 4.5
Colonia Carboneras, Mineral de la Reforma,
Hidalgo, México. C.P. 42184
Teléfono: +52 (771) 71 720 00 ext. 6640, 6642
Fax 2112
aab_icbi@uaeh.edu.mx

www.uaeh.edu.mx

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al programa CONACyT 000392-Maestría en Ciencias en Biodiversidad y Conservación por la beca otorgada para realizar mis estudios.

A mis padres, en especial a mi madre Juana que sigue y seguirá siendo un apoyo para mí después de tantos años. Gracias a mis padres soy quien soy, orgullosamente y con la cara muy en alto, ha sido un orgullo y privilegio ser su hijo.

A mis hermanas Ana Bertha y Juana Cecilia por el apoyo moral, que me brindaron a lo largo de esta etapa de mi vida. Y ser un ejemplo de superación para mí. A mi hermana Ana Bertha por apoyarme con el transporte a las localidades de colecta, ya que hubiera sido muy difícil sin su ayuda.

Agradezco al comité que participó en el desarrollo de esta investigación y espero que continuemos colaborando en futuros trabajos e investigaciones.

A mi director de tesis, Dr. Juan Márquez por su apoyo y paciencia brindada en la realización de este trabajo, así como en la asesoría, correcciones y la confianza, para que forme parte de este equipo de trabajo, y que, con sus conocimientos y su gran trayectoria, han colaborado en la culminación exitosa de estos estudios de Posgrado.

Al Dr. Jaime A. Escoto Moreno, por su apoyo en la identificación de los organismos y brindarme su ayuda para tener un mayor conocimiento acerca de los odonatos.

A la Dra. Ana Paola Martínez por su apoyo en la realización de diversos procedimientos para obtener resultados en este trabajo de investigación.

Al Dr. Julián Bueno Villegas por su participación y su comprensión en la revisión y realización del trabajo.

A todas las personas que me apoyaron y han hecho que el trabajo se realice con éxito, a Fernando, Gerardo, Daniel y Alexis por su ayuda en campo.

A todos los profesores de las asignaturas del programa, por sus enseñanzas en el aula de clases.

ÍNDICE

| | | |
|-------------|---|-----------|
| I. | Resumen..... | 11 |
| II. | Introducción..... | 13 |
| III. | Antecedentes..... | 16 |
| | A. Patrones altitudinales de los insectos..... | 16 |
| | B. Odonatos y su relación con los gradientes altitudinales en el mundo..... | 17 |
| | C. Odonatos y su relación con los gradientes altitudinales en México..... | 19 |
| | D. Diversidad de odonatos en Hidalgo, Puebla y localidades cercanas al río San Marcos..... | 20 |
| IV. | Justificación..... | 22 |
| | A. Hipótesis..... | 22 |
| V. | Objetivos..... | 23 |
| | A. Objetivo general..... | 23 |
| | B. Objetivos particulares..... | 23 |
| VI. | Materiales y métodos..... | 24 |
| | A. Zona de estudio..... | 24 |
| | B. Ubicación de las localidades de colecta..... | 26 |
| | C. Muestreo..... | 33 |
| | D. Identificación taxonómica..... | 35 |
| | E. Completitud del inventario..... | 37 |
| | F. Diversidad alfa..... | 37 |
| | G. Diversidad beta..... | 38 |
| VII. | Resultados..... | 39 |
| | A. Lista taxonómica del gradiente estudiado..... | 39 |
| | B. Clave para la identificación de géneros de odonatos adultos del río San Marcos en Hidalgo y Puebla..... | 46 |
| | C. Diversidad alfa y completitud del inventario por épocas y pisos altitudinales..... | 69 |
| | D. Riqueza y composición estacional del gradiente estudiado..... | 72 |

| | | |
|-------|--|----|
| E. | Riqueza y composición altitudinal del gradiente estudiado..... | 73 |
| F. | Diversidad beta por épocas y pisos altitudinales..... | 75 |
| VIII. | Discusión..... | 79 |
| A. | Lista taxonómica del gradiente estudiado..... | 79 |
| B. | Diversidad alfa y completitud del inventario por épocas y pisos altitudinales..... | 80 |
| C. | Riqueza y composición estacional del gradiente estudiado..... | 84 |
| D. | Riqueza y composición altitudinal del gradiente estudiado..... | 86 |
| E. | Diversidad beta por épocas y pisos altitudinales..... | 89 |
| IX. | Conclusiones..... | 97 |
| X. | Literatura citada..... | 99 |

ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1. Localización geográfica de los sitios de colecta en los estados de Hidalgo y Puebla. Los números corresponden a los sitios descritos en el texto. El punto verde representa la localidad de Tlacuilotepec (Silva Hurtado <i>et al.</i> , 2020) (modificado de INEGI, 2019)..... | 25 |
| Figura 2. La Cruz de Tenango (julio de 2019), se muestra el arroyo del río San Marcos y la vegetación característica de la localidad (©Fotografía: Josué Silva)..... | 28 |
| Figura 3. Agua Zarca (Lago El Ocote) en época de sequía (marzo de 2020), se muestra el lago y la vegetación dominante en la zona (©Fotografía: Ana Silva)..... | 28 |
| Figura 4. Chila de Juárez en época de lluvias (julio de 2019), se aprecia el caudal del río San Marcos (©Fotografía: Josué Silva)..... | 30 |
| Figura 5. Xilepa en época de lluvias (julio de 2019), se observa el caudal del río y la vegetación dominante en sus orillas (©Fotografía: Josué Silva)..... | 30 |
| Figura 6. Tlacuilotepec, se muestra la vegetación característica de la localidad (tomada de Silva-Hurtado <i>et al.</i> , 2020 ©Fotografía: Josué Silva)..... | 32 |
| Figura 7. Coronel Tito Hernández en época de lluvias (octubre 2019), se muestra el caudal del río San Marcos y la roca desechada por la extracción de arena en la localidad (©Fotografía: Josué Silva)..... | 32 |
| Figura 8. a) Macho de <i>Hetaerina capitalis</i> perchando en la vegetación en la localidad de Chila de Juárez a 1600 m de altitud (©Fotografía: Josué Silva). b) Odonatos adultos secándose después de colectarlos y sumergirlos en acetona para sacrificarlos (©Fotografía: Josué Silva)..... | 34 |
| Figuras 9-10. Venación general de las alas de los odonatos para su identificación, las abreviaturas coinciden con la nomenclatura del Cuadro 1. Alas anterior y posterior de: 9) un Zygoptera (<i>Enallagma praevarum</i>); 10) un Anisoptera (<i>Libellula saturata</i>) (tomado de Escoto-Moreno, 2015)..... | 55 |

| | |
|--|----|
| Figuras 11-15. Detalles de la cabeza de: 11) <i>Remartinia luteipennis</i> , 12) <i>Paraphlebia zoe</i> . 13) Detalles del abdomen en vista lateral de <i>Anax junius</i> . Detalles del último segmento abdominal en vista lateral de: 14) <i>Erpetogomphus bothrops</i> , 15) <i>Enallagma praevarum</i> | 56 |
| Figuras 16-19. Ala anterior de: 16) <i>Archilestes grandis</i> , 17) <i>Hetaerina cruentata</i> , 18) <i>Palaemnema paulicoba</i> , 19) <i>Paraphlebia zoe</i> (forma hialina)..... | 57 |
| Figuras 20-25. 20) Detalle del ala anterior de <i>Protoneura cara</i> . Detalles de las patas de: 21) <i>Argia funcki</i> , 22) <i>Enallagma praevarum</i> . 23) Detalles del ala posterior de <i>Mecistogaster ornata</i> . Detalles de <i>Neoerythromma cultellatum</i> : 24) ala anterior, 25) apéndices abdominales en vista lateral..... | 58 |
| Figuras 26-29. Detalles de <i>Ischnura denticollis</i> : 26) apéndices abdominales en vista lateral, 27) ala anterior. Detalles del ala anterior de: 28) <i>Apanisagrion lais</i> , 29) <i>Hesperagrion heterodoxum</i> | 59 |
| Figuras 30-35. Detalles de la cabeza de: 30) <i>Telebasis salva</i> , 31) <i>Acanthagrion quadratum</i> . Detalles de <i>Acanthagrion quadratum</i> : 32) ala anterior, 34) apéndices abdominales en vista lateral. Detalles de <i>Enallagma praevarum</i> : 33) ala anterior, 35) apéndices abdominales en vista lateral..... | 60 |
| Figuras 36-40. 36) Ala posterior de <i>Cannaphila vibex</i> . Alas anteriores de: 37) <i>Libellula croceipennis</i> , 38) <i>Erythemis vesiculosa</i> . Detalles de las alas posteriores de: 39) <i>Orthemis discolor</i> , 40) <i>Libellula croceipennis</i> | 61 |
| Figuras 41-43. Detalle del ala posterior de: 41) <i>Pantala flavescens</i> , 42) <i>Perithemis intensa</i> . 43) Detalles del ala anterior de <i>Pseudoleon superbus</i> | 62 |
| Figuras 44-47. Detalles de las alas posteriores de: 44) <i>Paltothemis lineatipes</i> , 45) <i>Miathyria marcella</i> , 46) <i>Micrathyria aequalis</i> , 47) <i>Sympetrum illotum</i> | 63 |
| Figuras 48-53. 48) Detalles del ala posterior de <i>Dythemis sterilis</i> . 49) Detalles del ala anterior de <i>Erythrodiplax fusca</i> . Detalles de <i>Brechmorhoga pertinax</i> : 50a) ala posterior, 50b) ala anterior, 51) uñas tarsales. Detalles de <i>Macrothemis pseudimitans</i> : 52) ala anterior, 53) uñas tarsales..... | 64 |

Figuras 54-61. Detalles de la cabeza en vista dorsal de: 54) *Remartinia luteipennis*, 55) *Cordulegaster diadema*, 56) *Brechmorhoga tepeaca*, 57) *Erpetogomphus bothrops*. Detalles del ovopositor de *Phyllogomphoides suasus*: 58) vista lateral, 59) vista ventral. Detalles del ovopositor de *Oplonaeschna armata*: 60) vista lateral, 61) vista ventral.....65

Figuras 62-68. Detalles del ala posterior de: 62) *Erpetogomphus bothrops*, 63) *Phyllogomphoides suasus*, 64) *Phyllocycla breviphylla*. Detalles de los apéndices abdominales de *Phyllogomphoides suasus*: 65) vista lateral, 66) vista dorsal. Detalles de los apéndices abdominales de *Phyllocycla breviphylla*: 67) vista lateral, 68) vista dorsal.....66

Figuras 69-74. Detalles del ala anterior de: 69) *Oplonaeschna armata*, 70) *Rhionaeschna jalapensis*. Detalles de los apéndices abdominales de *Oplonaeschna armata*: 71) vista lateral, 72) vista dorsal. Detalles de los apéndices abdominales de *Remartinia luteipennis*: 73) vista lateral, 74) vista dorsal.....67

Figuras 75-82. Detalles del tórax de: 75) *Oplonaeschna armata*, 76) *Remartinia luteipennis*, 77) *Anax junius*, 78) *Rhionaeschna jalapensis*. Detalles de *Anax junius*: 79) apéndices abdominales en vista dorsal, 80) área distal del ala anterior. Detalles de *Rhionaeschna psilus*: 81) apéndices abdominales en vista dorsal, 82) área distal del ala anterior.....68

Figura 83. Diversidad de orden $q=0$ de las especies estimadas por época del año y por altitud: a) 2,450 m; b) 1,600 m; c) 1,000 m; d) 450 m; e) 100 m (el sombreado muestra los intervalos de confianza).....71

Figura 84. Diversidad de orden $q=0$ de las especies estimadas: a) por épocas de lluvia y sequía; b) Total del gradiente estudiado.....72

Figura 85. Número total de especies colectadas por mes de muestreo para el gradiente estudiado.....73

Figura 86. Curvas de riqueza de especies estimadas para cada piso altitudinal del gradiente estudiado.....74

Figura 87. a) Acumulación de especies por suborden en cada piso altitudinal; b) acumulación de géneros por suborden en cada piso altitudinal.....75

| | |
|---|----|
| Figura 88. Escalamiento multidimensional (MDS) empleando el índice de Jaccard: a) tomando como factor los meses de muestreo (los triángulos de color azul corresponden a la época de sequía y los de color rojo a la época de lluvias); b) tomando como factor la altitud..... | 76 |
| Figura 89. Disimilitud total en la composición de especies entre los pisos altitudinales..... | 77 |
| Figura 90. Diagramas de Venn donde se muestran las especies exclusivas y compartidas por épocas de muestreo entre localidades, siguiendo el sentido del gradiente altitudinal. Los colores representan cada altitud de estudio: rojo (2,450 m), verde (1,600 m), azul (1,000 m), morado (450 m), amarillo (100 m)..... | 78 |
| Figura 91. Riqueza total de especies por familia del suborden Anisoptera en cada piso altitudinal..... | 87 |
| Figura 92. Riqueza total de especies por familia del suborden Zygoptera en cada piso altitudinal..... | 88 |

INDICE DE CUADROS

| | |
|---|----|
| Cuadro 1. Coordenadas geográficas, altitud y otros datos de las localidades de estudio..... | 26 |
| Cuadro 2. Venación general de las alas de odonatos, donde el 1 es exclusivo de Anisoptera y 2 lo es para Zygoptera (tomado de Escoto-Moreno, 2015)..... | 36 |
| Cuadro 3. Lista taxonómica general de Odonata del gradiente analizado con sus respectivos meses de colecta, rango altitudinal y localidad de colecta de cada especie (Se marca con * los nuevos registros para Puebla. Las iniciales de las localidades se especifican en el apartado de zona de estudio)..... | 39 |
| Cuadro 4. Análisis de pruebas pareadas entre los distintos pisos altitudinales..... | 76 |
| Cuadro 5. Valores de disimilitud total en la composición de especies (entre parentesis está el valor de recambio y entre corchetes el de anidamiento)..... | 77 |

I. RESUMEN

Algunas de las especies del orden Odonata han sido estudiadas debido a que son esenciales en la evaluación de la salud de los ecosistemas; sin embargo, el efecto del factor altitudinal en su diversidad y riqueza ha sido poco discutido en el mundo y en México. En este trabajo se analiza la diversidad de odonatos en un gradiente altitudinal que va de los 100 a los 2,450 m, en el río San Marcos, en los estados de Hidalgo y Puebla en México, mediante colectas sistemáticas mensuales de julio a octubre del año 2019, y de marzo a junio del 2020. La identificación de los ejemplares se hizo utilizando literatura especializada y por comparación con ejemplares previamente identificados, además fue corroborada por un especialista en el grupo. Se estimó la diversidad alfa, beta (recambio y anidamiento), y la completitud del inventario con los estimadores no paramétricos bootstrap y la cobertura de la muestra. Se colectaron individuos adultos pertenecientes a nueve familias, 38 géneros y 87 especies. Del suborden Anisoptera se registraron 51 especies, siendo la familia Libellulidae la que mayor número de especies aportó, mientras que, del suborden Zygoptera se registraron 36 especies con la familia Coenagrionidae y el género *Argia* como sus mejores representantes en cuanto a riqueza específica. Dichas proporciones se han reportado comúnmente en México, ya que las familias Libellulidae y Coenagrionidae son las más diversas en la República Mexicana. Se registran por primera vez tres géneros y 18 especies para el estado de Puebla, aumentando la cifra reportada de 110 a 128 especies, con lo cual dicho estado ocupa el décimo lugar en mayor diversidad de odonatos del país. Además, la localidad a menor altitud del transecto (Coronel Tito Hernández) resultó la de mayor diversidad de odonatos en todo el estado de Puebla. Se elaboró una clave dicotómica para la identificación de los géneros colectados, acompañada con imágenes de estructuras diagnósticas que facilitan esta actividad. La completitud del inventario del gradiente estudiado, osciló entre el 89-90% durante la época de sequía, entre 88-90% para la temporada de lluvias y la completitud total varió entre el 90 y 93%. Se encontró que los odonatos siguen un patrón altitudinal positivo de incremento en su riqueza específica y diversidad conforme la altitud disminuye. Existen especies exclusivas, tanto en las distintas épocas como en las diferentes altitudes, y especies que pueden encontrarse en un periodo y rango altitudinal amplio. La diversidad beta entre épocas de sequía y lluvias fue de un 41% de acuerdo al estimador Jaccard, mientras que entre los pisos altitudinales lo fue del 81% en promedio. El recambio de especies se mantuvo con un

promedio del 47%, mientras que el anidamiento fue del 33%. Los valores más altos de beta se encontraron en las comparaciones con la localidad a 2,450 m con valores del 85-98%, mientras que, los valores más bajos se mantuvieron entre los pisos altitudinales medios y bajos, identificándose tres grupos altitudinales: altos, medios y bajos. Se observó un patrón de aumento en el valor del anidamiento conforme la altitud disminuye. La altitud de 450 m se considera una zona de transición entre las provincias biogeográficas de la Sierra Madre Oriental y la provincia Veracruzana, debido a que se comparten especies con las localidades a 100 y 1000 m. La riqueza de especies obtenida resalta a nivel nacional, pues supera a lugares como la Estación Biológica de la UNAM en Chamela, Jalisco, o la zona arqueológica de Calakmul en Campeche. Algunas de las especies registradas en el gradiente son poco comunes, como *Cordulegaster diadema*, *Erpetogomphus erici*, *Erpetogomphus viperinus*, *Paraphlebia zoe* y *Argia percellulata* las cuales necesitan condiciones específicas para su supervivencia o tienen una distribución restringida. Lo anterior permite sugerir que la zona de estudio debe ser considerada como prioritaria para su conservación y estudio.

II. INTRODUCCIÓN

Los odonatos son uno de los grupos de insectos mejor conocidos respecto a su taxonomía y ecología, se distribuyen ampliamente en el mundo, y al igual que otros organismos, su mayor diversidad se encuentra alrededor de las áreas tropicales (González-Soriano *et al.*, 2011; Kalkman *et al.*, 2008). Son organismos adaptados a los ambientes acuáticos y dependen de ellos para desarrollar la mayor parte de su ciclo vital. En México se han registrado larvas que pueden vivir en aguas salobres, termales y sulfuradas (González-Soriano, 1997; Needham *et al.*, 2000), mientras que otras se localizan en microhábitats como pequeños escurrideros o fitotelmata (agua acumulada en plantas como bromelias o huecos de troncos) como el caso de *Megaloprepus caerulatus*, *Mecistogaster* sp., *Pseudostigma* sp. y *Paraphlebia* sp. (Fincke, 1984, Ingley *et al.*, 2012).

De manera tradicional se considera que el orden Odonata está constituido por tres subórdenes: Zygoptera, Anisoptera y Anisozygoptera. Sin embargo, algunos autores incluyen a los Anisozygoptera dentro del suborden Anisoptera (Corbet, 1999), mientras que otros los sitúan como un infraorden (Epiophlebioptera) del suborden Eiprocta donde se encuentra Anisoptera y Epiophlebioptera (Dijkstra *et al.*, 2013; Dumont *et al.*, 2010; Lohmann, 1996). Ya que los Epiophlebioptera sólo tienen representantes asiáticos, los autores continúan utilizando los términos de Anisoptera y Zygoptera cuando se habla de trabajos fuera de Asia. Los odonatos principalmente se encuentran activos durante días soleados y cálidos en cuerpos de agua dulce permanentes, tales como ríos y riachuelos, también pueden presentar diferentes periodos de actividad dependiendo de las especies, siendo el mediodía el periodo con mayor actividad para la mayoría de las especies (Ellenrieder y Garrison, 2007; Paulson y Haber, 2021).

El estudio de la distribución de animales y plantas a lo largo de gradientes ambientales, puede evidenciar los factores que promueven una gran diversidad de especies, y una de las razones por las que es tan difícil de analizar en todo el planeta (Sanders, 2002). En el caso de los odonatos, las diferentes características que presentan los hábitats acuáticos (profundidad, velocidad, condiciones fisicoquímicas, entre otras), ya sean aguas lénticas (estancadas) o lólicas (corrientes), pueden determinar la presencia de un conjunto de especies, ya que tienen las condiciones necesarias para su desarrollo (especies estenotópicas y especies euritópicas) (Sánchez *et al.*, 2009).

Dentro de la variación altitudinal de la fauna, la relación existente entre la riqueza de especies y la elevación se traduce en un patrón ecológico frecuentemente documentado pero polémico, debido a que no se han podido desarrollar generalizaciones o explicaciones universales del fenómeno. Esto se debe a que el comportamiento de la curva de riqueza de especies difiere entre taxones o también puede cambiar a nivel local o regional (Rahbek, 1995).

Al tratar de entender estos patrones altitudinales de las especies, comúnmente se han encontrado dos patrones generales entre la altitud y la riqueza de especies (Lomolino, 2001; Rahbek, 1995): 1) una disminución de la riqueza con el aumento de la altitud o, 2) una relación en forma de joroba o campana, en donde los valores máximos de riqueza se observan en las altitudes medias. Aunque, como se ha mencionado, no todos los taxones o grupos siguen estos patrones, en el caso de los odonatos, tienen tendencias a ser más diversos en altitudes bajas, con temperaturas elevadas, flujos continuos y permanencia de agua, o características muy específicas que necesitan las especies para su supervivencia. Es necesario un entendimiento profundo de la distribución altitudinal de estos insectos para evaluar la efectividad de las estrategias de conservación, ya que estos organismos nos ayudan a conocer la salud y calidad de los ambientes, como los bosques tropicales, y así sumar a la conservación de las plantas y otros hexápodos como coleópteros, himenópteros, dípteros, etc., los cuales representan la diversidad más alta de estas zonas (Olson, 1994).

Debido a la gran importancia ecológica y papel que desempeñan los odonatos y a la poca información y conocimiento que se tiene con respecto a su comportamiento altitudinal, es necesario conocer y abordar todos los aspectos posibles. Esto con la finalidad de tomarlos como base para futuras investigaciones. El conocimiento sobre sus características y comportamiento altitudinal ayudarían a mejorar su entendimiento y aportarían datos relevantes en campos del conocimiento como conservación, ecología y taxonomía.

Con este estudio se busca generar una aproximación al conocimiento de la fauna de odonatos de un cuerpo de agua poco conocido y analizar su diversidad a lo largo de un gradiente altitudinal. Al mismo tiempo, se pretende dejar un precedente útil para estudios de diversidad en gradientes altitudinales ya que este orden de insectos tiene un papel fundamental en los ecosistemas al ser depredadores generalistas e indicadores de la calidad ambiental. Lo anterior se hará mediante la obtención de muestras de ejemplares adultos de

odonatos de diferentes pisos altitudinales que se encuentran a lo largo del río San Marcos en los estados de Hidalgo y Puebla. También se observará y reconocerá la ocurrencia de los organismos en las distintas épocas del año (estacionalidad) y en las diferentes altitudes.

III. ANTECEDENTES

A. Patrones altitudinales de los insectos

Alrededor del mundo se han tratado de explicar los comportamientos de riqueza de especies de distintos grupos de hexápodos en diferentes altitudes. Por ejemplo, Escobar y Valderrama (1995) realizaron una comparación de la distribución altitudinal de coleópteros coprófagos, arañas orbiculares y hormigas. Detectaron un patrón de riqueza y abundancia diferentes para cada taxón: en coleópteros existe una declinación de riqueza con el aumento de la altitud, en arañas se detectó una mayor riqueza en elevaciones intermedias y para las hormigas no se apreció ninguna asociación con la altitud.

Amat y Reyes-Castillo (1999) estudiaron los coleópteros de la familia Passalidae en un gradiente altitudinal desde los 0 a los 2800 m, definieron dos grupos altitudinales: especies de tierras bajas (0-1,000 m) y especies de tierras altas (1,000-2,800 m), además de presentar un modelo de mayor riqueza en altitudes medias (1,000-2,000 m). Por otra parte, también se pueden presentar casos como el registrado por Arias y Huertas (2001), en el que estudiaron mariposas en bosques de niebla colombianos, en un rango altitudinal desde los 350 a los 1,450 m, en el cual las mariposas no mostraron una declinación de su riqueza de especies con la altitud, sino una estabilidad en el número de especies en los diferentes pisos altitudinales.

Se han identificado algunos patrones altitudinales en grupos de insectos polinizadores. Warren *et al.* (1998) describieron estos patrones para cuatro órdenes de insectos polinizadores en las montañas de Utah, EUA, en un gradiente altitudinal que iba de los 1,495 a los 3,170 m. Los patrones encontrados fueron dos: para coleópteros, himenópteros y lepidópteros se obtuvo que la riqueza disminuía con el aumento de la altitud, mientras que para dípteros se observó lo contrario, un aumento de su riqueza con el incremento de la altitud. Este patrón invertido de mayor riqueza en altitudes mayores, ya se había registrado anteriormente en zonas cercanas al ártico y subártico, siendo los dípteros el principal grupo de polinizadores debido a su gran capacidad de termorregulación y tolerancia a condiciones extremas.

Sanders *et al.* (2003), en un trabajo realizado con hormigas en las montañas del desierto de Mojave, Nevada, en un gradiente altitudinal de 900-2,500 m, encontraron un patrón invertido donde la riqueza máxima de especies se observó en las zonas más altas y disminuía conforme la altitud decrecía. El anterior es uno de los patrones menos comunes de

observar, ya que es frecuente encontrar en la mayoría de los taxones que la riqueza de especies disminuye al aumentar la elevación de la zona. Los autores sugieren que la riqueza de especies para algunos taxones puede ser alta en altitudes elevadas en ecosistemas áridos. Ecosistemas con temperaturas más bajas o precipitación más alta pueden apoyar una productividad primaria más alta y causar niveles bajos de estrés fisiológico promoviendo la diversidad y riqueza de los distintos taxones que habitan estos lugares. Las variaciones en los patrones de diversidad en gradientes altitudinales también pueden depender del tipo de vegetación, condiciones ambientales o en algunos casos la escala del estudio, ya sea local, regional o global (Sanders *et al.*, 2003).

Subedi y Budha (2020) realizaron una recopilación de diversas investigaciones acerca de la diversidad de hormigas y su relación con la altitud, encontrando cinco patrones:

1. Patrones decrecientes (mayor diversidad en la elevación más baja).
2. Mesetas bajas (gran diversidad en elevaciones bajas hasta los 300 m).
3. Picos de elevación media (mayor diversidad en elevaciones medias por encima de 300 m desde la base).
4. Patrones crecientes (diversidad creciente con un aumento de la elevación).
5. Constante (sin aumento o disminución de especies en el gradiente altitudinal).

Como se ha mencionado anteriormente, dos de estos patrones son los más comunes de observar: el pico de elevación media y el patrón decreciente con mayor riqueza en elevaciones bajas. La mayor riqueza de especies en las elevaciones medias se debe a que en las elevaciones más altas existen temperaturas muy bajas y la disponibilidad de recursos es limitada, mientras en las zonas más bajas, a pesar de que existe una mayor disponibilidad de recursos, las temperaturas llegan a ser muy altas y muchos taxones no soportan estas condiciones (Subedi y Budha, 2020).

B. Odonatos y su relación con los gradientes altitudinales en el mundo

Para los odonatos existen investigaciones donde se busca conocer sus patrones a lo largo de gradientes de altitud, generando aproximaciones sobre cómo cambian éstos en distintas condiciones altitudinales en todo el mundo.

Samways (1989) realizó un estudio en un transecto de 200 km a lo largo de un gradiente altitudinal de los 0 a los 3,000 m en sentido este-oeste, en la zona meridional de

África con adultos de odonatos, obteniendo el registro de 117 especies. En las llanuras costeras, donde se tienen las altitudes más bajas (<200 m) observó la mayor riqueza de especies con 86, éstas disminuyeron conforme la altitud aumentaba, en el rango de 200-1,400 m registró una riqueza constante de 43 especies, hasta llegar a la altitud de los 1,400 m, donde observó un descenso exponencial hasta encontrar solo cuatro especies a partir de los 2,400 m de altitud. Las familias Chlorolestidae, Coenagrionidae, Aeshnidae y Libellulidae fueron las mejores adaptadas a los cambios, teniendo representantes en todas las altitudes.

Larrondo y Burrial (2004), a partir de colectas realizadas entre 1980 y 1986 por Larrondo (1987) de ejemplares adultos, elaboraron un estudio donde evalúan si existe un comportamiento o relación entre la altitud y la riqueza de odonatos en Asturias, España. Se muestrearon 295 localidades y se trató de detectar el mayor número posible de hábitats acuáticos con el fin de encontrar especies poco frecuentes, muestreando las localidades en distintas épocas y años. El rango altitudinal utilizado fue de los 0 a los 1,900 m.

En total se capturaron 41 especies, se observó una disminución de la riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal, pasando de 35 especies en altitudes inferiores a 150 m, a 16 especies localizadas en altitudes superiores a los 1,500 m. Además de las diferencias en la riqueza de especies, observaron que se producen diferencias en la composición de las especies presentes, aunque este cambio no es total, ya que existieron taxones presentes a lo largo de todo el gradiente altitudinal, como *Cordulegaster boltonii* y *Pyrrhosoma nymphula*. En las zonas bajas se encontraron familias exclusivas (Platycnemididae y Gomphidae) de estas, mientras que, en altitudes superiores a los 1,000 m, la familia Calopterygidae no se presentó. Se encontró que *Aeshna juncea*, una especie de montaña y zonas altas, se puede encontrar en altitudes bajas de 230 m, debido a que las características del ambiente son las que van a determinar la presencia de la especie, a pesar de su adaptación por lugares fríos y altitudes elevadas.

En el continente americano existen pocos estudios que hablan de los comportamientos altitudinales de los odonatos. Tobias-Loaiza y Tamaris-Turizo (2019), con ayuda de una recopilación de varios estudios sobre la distribución de odonatos, tanto adultos como juveniles, de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, lograron registrar ocho familias, 35 géneros y 38 especies en ocho ríos, teniendo un rango altitudinal de 0 a 2,850 m. El análisis se realizó a niveles taxonómicos más altos con el fin de registrar la disminución de la

diversidad de géneros y familias conforme aumentaba la altitud. La familia Libellulidae tuvo los rangos de altitud más amplios (50 a 2,850 m), las altitudes medias y bajas presentaron una mayor riqueza de géneros (21 a 35), a diferencia de las altitudes mayores (1,800-2,850 m), donde solo se encontraron uno o dos géneros. De acuerdo con estos autores, la heterogeneidad de los ambientes, cantidad de recursos y condiciones ambientales como la temperatura, son los factores que promueven la diversidad de odonatos en la zona de estudio.

C. Odonatos y su relación con los gradientes altitudinales en México

En México existen escasos estudios en los cuales se habla de la distribución altitudinal de los odonatos y su diversidad. Alonso-Eguía Lis *et al.* (2002) realizaron un estudio en la cuenca del río Moctezuma, que se localiza dentro de los estados de Querétaro, Guanajuato, San Luis Potosí e Hidalgo. Se muestrearon 29 localidades encontradas dentro de los ríos Santa María, Estorax, Tanculín, Claro, Amajac, Tamuín y Verdito, las capturas se realizaron quincenalmente durante un periodo cercano a un año. Además, se capturaron individuos juveniles (larvas) y adultos, siguiendo un gradiente altitudinal que va de los 40 a los 2400 m, dando como resultado el registro de 78 especies, 36 géneros y 10 familias.

Se encontró que las altitudes menores a 500 m tienen la mayor riqueza de especies. Para el suborden Zygoptera se señaló que los géneros *Hetaerina*, *Archilestes*, *Argia*, *Telebasis*, *Leptobasis*, *Acanthagrion*, *Paraphlebia*, *Mecistogaster*, *Protoneura* y *Palaemnema* son de afinidad neotropical, *Enallagma* e *Ischnura* de afinidad septentrional y *Hesperagrion* parece ser endémico de la Zona de Transición Mexicana. Mientras que, para el suborden Anisoptera cerca del 60% de los géneros de este estudio tienen afinidad neotropical (*Phyllocycla*, *Progomphus*, *Brechmorhoga*, *Dythemis*, *Erythrodiplax*, *Erythemis*, *Macrothemis*, *Miathyria*, *Phyllogomphoides*, *Elasmothemis*, *Perithemis*, *Orthemis* y *Tholymis*), los géneros *Aeshna* (*Rhionaeschna*), *Anax*, *Libellula*, *Sympetrum* y *Tramea* tienen una distribución cosmopolita y *Pantala* está distribuido ampliamente en los trópicos del mundo.

Por último, los géneros *Erpetogomphus*, *Pseudoleon* y *Paltothemis*, a pesar de ser de origen neártico, pueden estar presentes en lugares tropicales de Centro América. Las especies *Hetaerina americana* y *Macrothemis pseudimitans*, mostraron tener el mayor intervalo de distribución altitudinal (275-2,500 msnm) encontrándose en la mayoría de las localidades.

Uno de los estudios más recientes acerca de la distribución y diversidad altitudinal de los odonatos es el de Gómez-Anaya *et al.* (2011), en el cual trabajaron con larvas de la Sierra de Coalcomán, Michoacán en donde predomina un clima tropical. Registraron 75 especies, 28 géneros y ocho familias procedentes de colectas realizadas en cinco localidades durante las temporadas de sequía y lluvia, dentro de un rango altitudinal que va de los 10 a los 1,130 m. Además, se obtuvo el 72.8% de completitud de inventario de acuerdo con el estimador Chao2. Concluyeron que existen correlaciones positivas entre la disminución de la riqueza de especies y el aumento de la altitud. En el caso de los Anisoptera, la familia Libellulidae fue la mejor representada, teniendo el mayor número de especies, encontrándose una riqueza mayor en altitudes por debajo de los 560 m, en la familia Gomphidae se observó una alta riqueza de especies en altitudes medias (408-560 m); mientras que para Zygoptera la familia Coenagrionidae tuvo una alta riqueza en altitudes de 1,130 m, además de encontrar a las especies *Argia cuprea* y *A. lacrimans* exclusivamente en los 1,050 m.

D. Diversidad de odonatos en Hidalgo, Puebla y localidades cercanas al río San Marcos

En la República Mexicana actualmente se registran 371 especies de odonatos (Paulson y González-Soriano, 2022), lo que representa el 5.8% de las 6,376 especies del mundo (Paulson *et al.*, 2022). En la última actualización de la lista electrónica “*Mexican Odonata List*” se registran 110 especies para Puebla; mientras que Escoto-Moreno *et al.* (2020) registran 141 para el estado de Hidalgo.

En Hidalgo, Escoto-Moreno *et al.* (2017) estudiaron las especies de odonatos de los bosques mesófilos de montaña del estado. En Tenango de Doria, una de sus localidades de estudio, registraron cinco familias, ocho géneros y 10 especies, esta es una localidad que se ubica cercana al piso de mayor altitud de este trabajo. De las ocho localidades estudiadas en el trabajo referido, en Tenango de Doria se encontró la menor riqueza de especies, con una completitud del inventario de apenas 60% sin mostrar una curva estable.

Gómez-Anaya y Novelo-Gutiérrez (1993), en un estudio sobre los odonatos de la Sierra de Huauchinango, Puebla, incluyen una localidad en el río San Marcos perteneciente al municipio de Villa Ávila Camacho, a una altitud aproximada de 250 m, donde se encontraron cuatro familias, 14 géneros y 27 especies.

En dos localidades de Zihuateutla, Puebla, Cuevas-Yáñez (2007) registró 51 especies, 31 géneros y 10 familias. Dicho municipio se encuentra cercano a Tlacuilotepec, que es otra

de las localidades que forman parte de este estudio. Las zonas de muestreo fueron la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo), la cual tiene el registro de más especies encontradas en una sola localidad en este estado, con 46 especies, y el río Tecpatlán, donde se encontraron 31 especies. Para ambas localidades, resaltó que Coenagrionidae y Libellulidae fueron las familias con más especies, además de encontrar especies de zigópteros poco comunes y de gran tamaño corporal, como *Megaloprepus caerulatus*.

En un trabajo más reciente, Silva-Hurtado (2019), documentó seis familias, 21 géneros y 37 especies, con una completitud de inventario anual de 74-86%, para una localidad del río San Marcos ubicada en el municipio de Tlacuilotepec a 450 m de altitud, cuyo tipo de vegetación es bosque tropical subcaducifolio. Los primeros registros de tres especies para Puebla, que resultaron del muestreo antes mencionado, fueron reportados por Escoto-Moreno *et al.* (2020).

IV. JUSTIFICACIÓN

A pesar que existe poca información del patrón o patrones que pueden seguir los odonatos en gradientes altitudinales en el mundo y en México específicamente en la vertiente del Golfo de México, se ha observado una tendencia a una mayor riqueza en lugares con baja altitud, muy cálidos, con heterogeneidad de ambientes y alta cantidad de recursos, en comparación con lugares ubicados a una mayor altitud y con un clima más frío, aunque éstos cumplan con los requerimientos para su supervivencia. Debido a lo anterior, en este estudio se busca comprender el patrón o patrones que siguen los odonatos en un cuerpo de agua permanente como es el río San Marcos, teniendo diferentes tipos de vegetación, clima, temperatura, historia biogeográfica y principalmente altitud, en la zona que se dirige hacia el Golfo de México. Lo anterior, contribuirá a la mejora del conocimiento sobre el patrón altitudinal y de distribución de los odonatos del río San Marcos que se localiza en los estados de Hidalgo y Puebla, con la finalidad de aportar datos sobre la diversidad, distribución espacial y altitudinal de los odonatos de la Sierra Madre Oriental y la provincia Veracruzana.

A. Hipótesis: el piso altitudinal más bajo (100 m) tendrá la riqueza más alta de especies de odonatos, y el piso altitudinal más alto (2,450 m) tendrá la riqueza de especies más baja; mientras que los pisos altitudinales medios tendrán una mayor similitud entre su riqueza y composición de especies. La diversidad beta entre el piso altitudinal más bajo y el más alto será la más elevada debido a que su composición de especies es muy diferente, teniendo el mayor valor de recambio. Los pisos altitudinales medios (1,600-1,000) tendrán el menor recambio y el mayor anidamiento de especies entre ellos. En cuanto a la comparación entre épocas de sequía y lluvia, se espera observar una mayor riqueza en los meses pertenecientes a los meses de lluvias. La composición de especies en cada localidad cambiara significativamente en las diferentes temporadas.

V. OBJETIVOS

A. Objetivo general

Conocer la diversidad alfa y beta de los odonatos adultos a lo largo de un gradiente altitudinal que va de los 100 a los 2,450 m, a lo largo del río San Marcos en los estados de Hidalgo y Puebla, mediante su colecta sistemática en las temporadas de lluvias y de sequía.

B. Objetivos particulares

- Realizar un listado taxonómico general de las especies del gradiente altitudinal estudiado en los estados de Hidalgo y Puebla.
- Elaborar una clave taxonómica para la identificación de los géneros de odonatos adultos del gradiente altitudinal estudiado en los estados de Hidalgo y Puebla.
- Estimar y discutir la diversidad alfa y la completitud del inventario faunístico tanto por épocas del año (lluvia y sequía), como para cada piso altitudinal.
- Comparar la riqueza y composición de especies de odonatos por épocas de lluvia y sequía y en los distintos niveles altitudinales.
- Analizar el recambio de especies y el anidamiento (diversidad beta) entre las temporadas de lluvia y sequía, así como entre los distintos niveles altitudinales.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

A. Zona de estudio

El área de estudio contempla cinco localidades, una dentro del estado de Hidalgo y las otras cuatro en el estado de Puebla. Las localidades se seleccionaron debido a que el caudal del río San Marcos recorre estas zonas y sigue un gradiente de altitud desde los 100 hasta los 2,450 m (Fig. 1).

Los sitios de muestreo se encuentran dentro de las provincias biogeográficas de la Sierra Madre Oriental (SMO), excepto la localidad que se encuentra a los 100 m de altitud, conocida como Coronel Tito Hernández (María Andrea), que pertenece a la provincia Veracruzana (VE) (Morrone *et al.*, 2019). Cada una de las localidades presenta un tipo de vegetación distinto conforme va cambiando su altitud. Además, se utilizaron en los análisis los resultados del estudio de la localidad de Tlacuilotepec (Silva-Hurtado, 2019; Silva Hurtado *et al.*, 2020), ya que ésta representa el intervalo de altitud entre 450-550 m, y aportará datos importantes que pueden ayudar a entender mejor la diversidad de odonatos en este río.

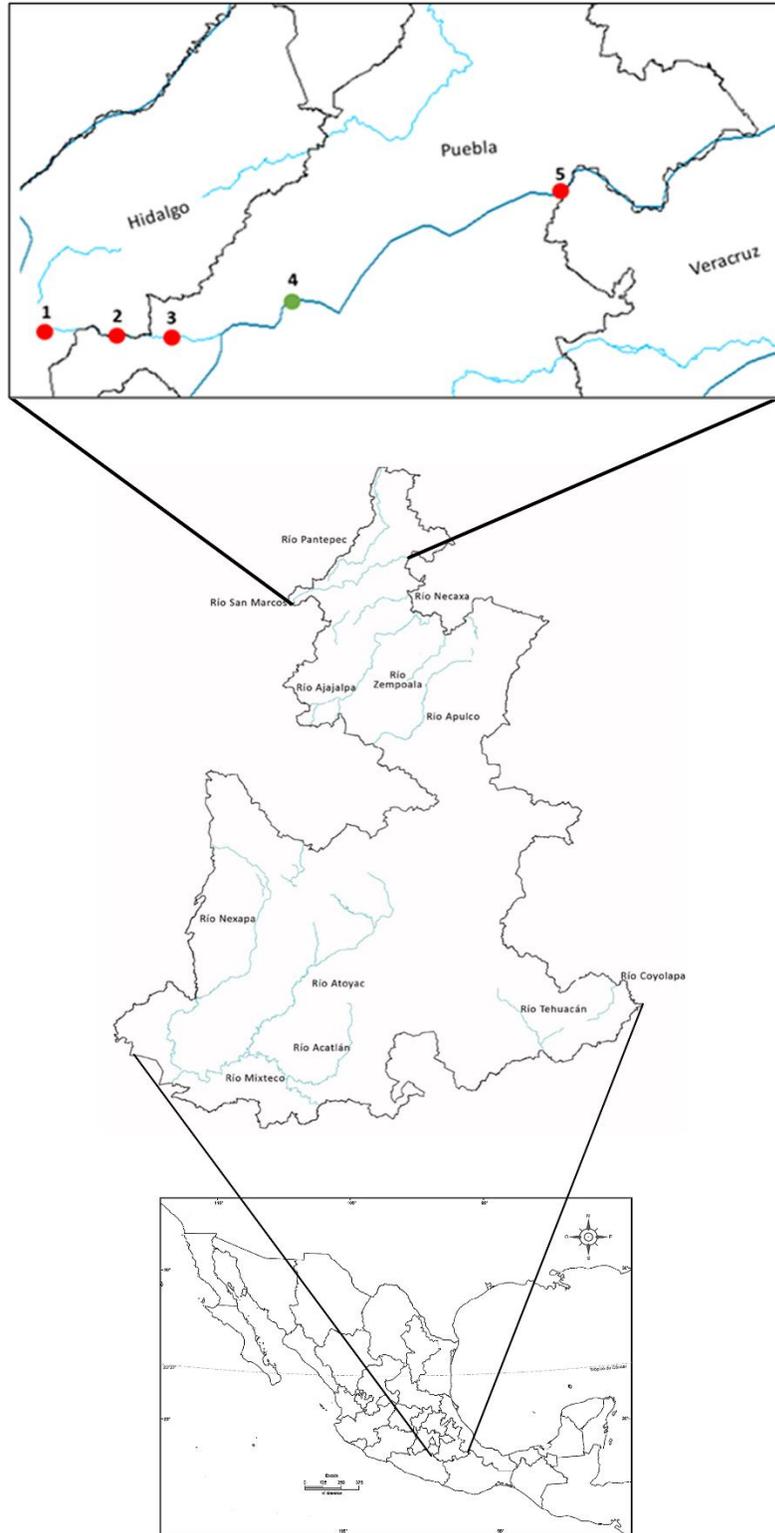


Figura 1. Localización geográfica de los sitios de colecta en los estados de Hidalgo y Puebla. Los números corresponden a los sitios descritos en el texto. El punto verde representa la localidad de Tlacuilotepec (Silva Hurtado *et al.*, 2020) (modificado de INEGI, 2019).

B. Ubicación de las localidades de colecta

El gradiente altitudinal estudiado va en sentido oeste-este, siendo el mismo que sigue el caudal del río San Marcos al descender hacia el mar en el Golfo de México. Las localidades se escogieron de acuerdo con su altitud y accesibilidad (Cuadro 1). En el caso de los lugares cercanos a los 2,000 m de altitud es difícil y peligroso acercarse al río, debido a una pendiente muy pronunciada creada por las montañas del lugar, haciendo inaccesible el paso. Esta es la principal razón por la que no se cuenta con un punto de muestreo cercano a este rango de los 2,000 m de altitud. El resto de las localidades cuentan con una diferencia de altitud lo más cercanamente posible a los 500 m entre una y otra.

El río San Marcos es parte de un gran cuerpo de agua que, al entrar dentro de los límites del estado de Veracruz, se le denomina como río Cazonces que desemboca en el Golfo de México en la Barra de Cazonces. No se eligieron localidades de muestreo en el estado de Veracruz, debido a que hay suficientes localidades en Hidalgo y Puebla para la realización de los análisis.

Cuadro 1. Coordenadas geográficas, altitud y otros datos de las localidades de estudio.

| Localidad | Número y abreviatura | Municipio | Coordenadas geográficas (en decimales) | | Rango de altitud (m) | Tipo de vegetación |
|--|----------------------|-----------------------------|--|---------------------------|----------------------|---|
| | | | Latitud | Longitud | | |
| 1. La Cruz de Tenango (Agua Zarca) | 1: TE/AZ | Tenango de Doria, Hidalgo | 20.283056 (20.31058) | -98.271389 (-98.26751) | 2,300-2,450 | Bosque de pino-encino |
| 2. Chila de Juárez | 2: CHJ | Honey, Puebla | 20.277778 | -98.213611 | 1,500-1,600 | Bosque mesófilo de montaña con cultivos |
| 3. Xilepa | 3: XI | Pahuatlán, Puebla | 20.288611 | -98.171667 | 900-1,000 | Bosque tropical subcaducifolio |
| 4. Tlacuilotepec | 4: TLA | Tlacuilotepec, Puebla | 20.323097 | -98.043283 | 450-550 | Bosque tropical subcaducifolio |
| 5. Coronel Tito Hernández (María Andrea) | 5: CTH | Venustiano Carranza, Puebla | 20.456389 | -97.735833 | 100-200 | Fragmentos de selva alta perennifolia |

1. La Cruz de Tenango (Agua Zarca-Lago El Ocote)

La localidad de La Cruz de Tenango está situada en el municipio de Tenango de Doria, Hidalgo, a 2,437 m de altitud. Pertenece a la región hidrográfica de Tuxpan-Nautla y la cuenca del río Tuxpan. Cuenta con una vegetación de bosque de pino-encino (*Pinus patula*, *Pinus greggi*, *Pinus* sp. y *Quercus* sp.) (Villavicencio-Nieto y Escandón, 2010). El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano y una temperatura media de entre 10-20°C (INEGI, 2009). Esta localidad es la que se encuentra más al oeste cercana al origen del río. El agua es de tipo lotica, cristalina, donde se pueden observar escurrideros y distintas especies de anfibios, así como de invertebrados (Fig. 2).

Debido al acceso restringido causado por la contingencia sanitaria de Covid-19, no se realizaron los muestreos durante la época de sequía (marzo-junio) en la localidad de La Cruz Tenango. Esto ocasionó que se buscara una nueva localidad lo más cercana posible para el muestreo durante esta época. Por lo anterior, se realizaron muestreos en la localidad de Agua Zarca, que se encuentra aproximadamente a un kilómetro en línea recta de la localidad de La Cruz Tenango a una altitud de 2,300 m. En esta localidad se encuentra el Lago El Ocote, que desemboca en el río San Marcos, siendo uno de los cuerpos de agua que alimenta el caudal del río en su origen. La vegetación es similar a la de La Cruz Tenango, el agua que se encuentra en la localidad es principalmente léntica, en la cual se pueden observar peces, anfibios, reptiles y otros invertebrados. Un pequeño caudal de agua lotica proveniente de un río natural y agua de una granja piscícola son los encargados de alimentar el lago (Fig. 3).



Figura 2. La Cruz de Tenango (julio de 2019), se muestra el arroyo del río San Marcos y la vegetación característica de la localidad (©Fotografía: Josué Silva).



Figura 3. Agua Zarca (Lago El Ocote) en época de sequía (marzo de 2020), se muestra el lago y la vegetación dominante en la zona (©Fotografía: Ana Silva).

2. Chila de Juárez

La localidad de Chila de Juárez está situada en el municipio de Honey, Puebla. Su altitud es de 1,600 m y pertenece a la región hidrográfica de Tuxpan-Nautla y a la cuenca del río Cazonos, cuenta con una vegetación de bosque mesófilo de montaña con áreas de cultivo (*Pinus patula*, *Pinus* sp., *Quercus* sp., *Liquidambar* sp.) (Sánchez Flores *et al.*, 2020). El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano y una temperatura media de entre 12 y 18°C (INEGI, 2009). En esta localidad el río San Marcos se encuentra en el límite entre los estados de Hidalgo y Puebla. Las colectas se realizaron del lado que pertenece a Puebla. El agua es de tipo lítica con varios riachuelos que se integran al caudal principal del río, además de contar con lugares de aguas lénticas como pequeñas pozas (Fig. 4).

3. Xilepa

La localidad de Xilepa está situada en el municipio de Pahuatlán en el estado de Puebla. Se ubica a 1,000 m de altitud. Pertenece a la región hidrográfica de Tuxpan-Nautla y a la cuenca del río Cazonos, cuenta con una vegetación de selva baja subcaducifolia con algunos remanentes de otro tipo de vegetación como *Pinus* sp., *Brosium* sp., *Bursera* sp. y *Nectandra* sp. (Yanes-Gómez, 2011). El clima es templado húmedo con lluvias todo el año y una temperatura media de entre 17-22°C (INEGI, 2009). Este lugar se caracteriza por tener grandes rocas sedimentarias a lo largo del cauce del río y zonas abiertas con vegetación baja en el suelo. El agua es de tipo lítica y léntica con algunas pozas formadas al bajar el nivel del agua o por el riego continuo de algunos cultivos (Fig. 5).



Figura 4. Chila de Juárez en época de lluvias (julio de 2019), se aprecia el caudal del río San Marcos (©Fotografía: Josué Silva).



Figura 5. Xilepa en época de lluvias (julio de 2019), se observa el caudal del río y la vegetación dominante en sus orillas (©Fotografía: Josué Silva).

4. Tlacuilotepec

La localidad de Tlacuilotepec está situada en el municipio de Tlacuilotepec, Puebla. Se localiza a una altitud de 450 m de altitud. Pertenece a la región hidrográfica de Tuxpan-Nautla y la cuenca del río Cazonés, cuenta con una vegetación de selva baja subcaducifolia con zonas de cultivo y áreas deforestadas para el pastoreo (*Brosium* sp., *Vitex* sp., *Bursera* sp., *Nectandra* sp., *Sterculia* sp.) (Yanes-Gómez, 2011). El clima es semicálido húmedo con lluvias todo el año y una temperatura media de entre 16-24°C (INEGI, 2009). En este lugar se encuentran zonas de aguas lóxicas y aguas lénticas con pozas provocadas por el bajo nivel del agua u otras formadas por la extracción de roca del río por maquinaria (Fig. 6).

5. Coronel Tito Hernández (María Andrea)

La localidad de Coronel Tito Hernández (también conocida como María Andrea) está situada a 100 m de altitud en el municipio de Venustiano Carranza en el estado de Puebla. Pertenece a la región hidrográfica de Tuxpan-Nautla y la cuenca del río Cazonés, en esta localidad el río se encuentra en los límites del estado de Puebla con el estado de Veracruz, cuenta con remanentes de selva alta perennifolia y áreas deforestadas para el pastoreo de ganado y el cultivo (*Bursera* sp., *Terminalia amazonica*, *Musa* sp., *Ficus* sp.) (Yanes-Gómez, 2011). El clima es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano y una temperatura media de 22-26°C (INEGI, 2009). El agua es de tipo lótica y léntica donde se forman pozas formadas por el bajo nivel del agua, además de otras similares a las de Tlacuilotepec que son causadas por la inundación de agujeros realizados por maquinaria debido a la extracción de arena y roca. A su vez se puede observar un canal de riego y desechos que desemboca en el cauce principal del río (Fig. 7).



Figura 6. Tlacuilotepec, se muestra la vegetación característica de la localidad (tomada de Silva-Hurtado *et al.*, 2020 ©Fotografía: Josué Silva).



Figura 7. Coronel Tito Hernández en época de lluvias (octubre de 2019), se muestra el caudal del río San Marcos y la roca desechada por la extracción de arena en la localidad (©Fotografía: Josué Silva).

C. Muestreo

En cada una de las cuatro localidades de estudio se realizaron cuatro colectas sistemáticas mensuales en la época de lluvias del año 2019 que, de acuerdo con Santillán Gutiérrez *et al.* (2013), va de los meses de julio a octubre, y cuatro en la época de sequía (con base en los mismos autores), de marzo a junio del 2020. Cada evento de colecta se realizó hacia finales del mes, por un periodo aproximado de cinco horas de esfuerzo de muestreo efectuado por una sola persona (Silva-Hurtado, 2019; Silva-Hurtado *et al.*, 2020). En cada localidad se realizaron ocho muestreos mensuales que resultaron en 40 horas de esfuerzo, y un total de 160 horas de esfuerzo de muestreo considerando las cuatro localidades.

En el caso de la localidad de Tlacuilotepec, los muestreos se realizaron mensualmente en los meses de abril, mayo, junio y noviembre del 2018 para la época de sequía, mientras que para la época de lluvias se realizaron en julio, agosto, septiembre y octubre de ese mismo año (Silva-Hurtado, 2019; Silva Hurtado *et al.*, 2020), estos muestreos son equivalentes a los realizados en las otras cuatro localidades, ya que se empleó el mismo esfuerzo de colecta, con colectas mensuales realizadas por la misma persona y además se muestrearon cuatro meses por época.

Las colectas consistieron en buscar de manera directa ejemplares de odonatos adultos para capturarlos con una red aérea, haciendo recorridos en las orillas del río y sitios aledaños, como riachuelos, escurrideros, aguas lénticas como pozas y vegetación colindante (Fig. 8a). Los ejemplares colectados se sumergieron en acetona al 100% para sacrificarlos. Al final de cada colecta los organismos se pusieron a secar, para posteriormente guardarlos en sobres de papel encerado o celofán con sus datos de colecta, esto para su transporte y evitar que se dañaran (Escoto-Moreno, 2015) (Fig. 8b). En el laboratorio se sumergieron nuevamente en acetona por un periodo mínimo de 24 horas para fijar su coloración.



Figura 8. a) Macho de *Hetaerina capitalis* perchando en la vegetación en la localidad de Chila de Juárez a 1600 m de altitud (©Fotografía: Josué Silva); b) Odonatos adultos secándose después de colectarlos y sumergirlos en acetona para sacrificarlos (©Fotografía: Josué Silva).

D. Identificación taxonómica

Los ejemplares se identificaron con base en literatura especializada (Escoto-Moreno, 2015; Garrison, 1994; Garrison *et al.*, 2006, 2010; Heckman, 2006; Palacino, 2011; Silva-Hurtado, 2019) y por comparación con material previamente identificado y depositado en la Colección de Odonata del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del estado de Hidalgo (COD-UAEH) y de la Colección Zoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes (CZ-UAA). La determinación de los ejemplares fue verificada por el Dr. Jaime A. Escoto Moreno del Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Aguascalientes. Los ejemplares ya identificados se depositaron en las colecciones mencionadas, estando disponibles para posterior estudios.

Se presenta una lista taxonómica general que incluye todas las localidades estudiadas del río, ésta se basa en el criterio de clasificación propuesto por Dijkstra *et al.* (2013). Para la realización de la clave taxonómica se modificó la propuesta por Silva-Hurtado (2019). La nomenclatura de la venación de las alas fue tomada de Escoto-Moreno (2015) y Silva-Hurtado (2019), quienes a su vez se basaron en Riek y Kukalová-Peck (1984) (Cuadro 2).

Cuadro 2. Venación general de las alas de odonatos, donde el 1 es exclusivo de Anisoptera y 2 lo es para Zygoptera (tomado de Escoto-Moreno, 2015).

| Nombre | Abreviatura | Nombre | Abreviatura |
|--|---|--|-------------|
| Costa | C | Antenodales | An |
| Subcosta | Sc | Postnodales | Pn |
| Radial Anterior + Radial Posterior + Media Posterior | RA+RP+MA | Nodo | N |
| Radial Anterior | RA | Subnodo | sn |
| Radial posterior | RP | Árculo | arc |
| Primera Radial Posterior | RP ₁ | Vena Transversal del Puente ¹ | vtp |
| Intercalares de la Primera Radial Posterior | IR _{1a} , IR _{1b} , IR _{1c} , IR _{1d} | Triángulo ¹ | t |
| Segunda Radial Posterior | RP ₂ | Subtriángulo ¹ | st |
| Intercalares de la Segunda Radial Posterior | IR ₂ | Supratriángulo ¹ | spt |
| Suplemento Radial | Rspl | Cuadrángulo ² | cr |
| Tercera y Cuarta Radial Posterior | RP ₃₊₄ | Campo discoidal ¹ | cd |
| Media Anterior | MA | Campo anal (ala posterior) ¹ | caa |
| Suplemento Medio | Mspl | Celda media | cm |
| Media + Cubital | M+Cu | Membránula ¹ | mb |
| Media Posterior | MP | Área cúbito-anal ¹ | ca |
| Cubital Anterior | CuA | Asa anal ¹ | aa |
| Intercalares de la Cubital | ICu ₁ , ICu ₂ | Pterostigma | pt |
| Cubital Posterior | CuP | Vena apuntada por debajo del pterostigma | b |
| Anal Anterior + Cubital Posterior | AA+CuP | Celdas antenodales postcuadrangulares ¹ | pac |
| Anal | A | Cubital Posterior Basal (<i>Palaemnema</i>) | CuPb |
| Anal Anterior | AA | Basal Subcostal (<i>Phyllogomphoides</i>) | x |
| Anal Posterior | AP | | |

E. Completitud del inventario

Se analizó la completitud del inventario con el programa EstimateS 9 (Colwell, 2013), para cada piso altitudinal y época de colecta (lluvia y sequía), basándose en datos de presencia-ausencia mediante el estimador Bootstrap y con el programa en línea iNEXT (Chao *et al.*, 2016) se obtuvo la cobertura de la muestra (sample coverage). De acuerdo con Chao *et al.* (2017), la toma de incidencias (presencia-ausencia) ayuda a que en el conteo de organismos móviles o con un desplazamiento continuo como los odonatos, se evite contar dos veces al mismo individuo o tenga el mismo peso una especie rara que una común. Se seleccionaron estos estimadores ya que se centran o priorizan en el análisis de especies únicas o raras (uniques). Sus fórmulas son:

$$Bootstrap = S + \sum (1 - p_j)^n$$

Bootstrap es un estimador de la riqueza de especies que se basa en p_j , que es la proporción de unidades de muestreo que contienen a cada especie j (Moreno, 2001; Pineda-López, 2019).

$$\hat{c}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1) * f_1 + 2f_2} \right]$$

En el caso de la cobertura de la muestra se presenta la proporción de la comunidad representada en las especies presentes en la muestra. Donde f_1 es el número de especies que sólo se registraron una vez durante el muestreo (uniques), f_2 es el número de especies con dos registros (duplicates) y n es el número total de registros. Esta cobertura de la muestra se basa en la propuesta de Alan Turing (Good, 1953) $(1-f_1/n)$ con la cual es posible estimar qué porcentaje de la información ha sido detectada en una muestra a partir de la información de las especies raras, midiendo la proporción que representa la presencia de cada especie en la muestra, con respecto al número total (Chao y Jost, 2012).

F. Diversidad alfa

La diversidad alfa se calculó con el programa disponible en línea iNEXT (Chao *et al.*, 2016), se usó el método de extrapolación donde se duplicó el número de muestras para estimar más allá del intervalo de observación, dando como resultado una cantidad de lo que se esperaría si se realizaran más muestreos, todo esto usando el método de Colwell, que crea aleatorizaciones de especies estimadas conocidas como S_{est} .

Con este mismo programa, se obtuvo y comparó la diversidad alfa entre los pisos altitudinales y las épocas de sequía y lluvia, usando el orden $q=0$ y la presencia-ausencia sin abundancias ($q=0$, *sensu* Jost, 2006), observando si existe una superposición de los intervalos de confianza. El orden $q=0$ no usa datos de abundancias, representa solo el valor de la riqueza de especies, por lo que se considera el indicado para utilizar cuando se usan únicamente incidencias, como es el caso de este estudio.

G. Diversidad beta

Para comparar la composición de especies entre pisos altitudinales y temporadas, se realizó un análisis de PERMANOVA y se utilizó el índice de similitud de Jaccard basándose en presencia-ausencia; los valores obtenidos se representaron en un escalamiento multidimensional (MDS por sus siglas en inglés) con ayuda del programa Primer v7 (Clarke y Gorley, 2015).

La diversidad beta se calculó con el programa R 3.5.2 (R Development Core Team, 2015), tanto para comparar altitudes como las épocas (sequía y lluvia). De acuerdo con el método de Baselga (2010), se calculó si la diversidad beta está dada por cambios en riqueza de especies (anidamiento) o por recambio (turnover), tanto para pisos altitudinales como para épocas de colecta.

Esta propuesta se basa en que la diversidad beta (β) es el resultado de dos fenómenos: la diferenciación en la composición de especies (turnover o recambio), el cual implica la sustitución de unas especies por otras como consecuencia de arreglos o restricciones espaciales e históricas; mientras que el segundo fenómeno, conocido como anidamiento, se toma como gradientes de riqueza en donde la disimilitud entre comunidades se origina debido a un diferente número de especies (riqueza) (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

Baselga (2010) aplica una partición de dos componentes a la diversidad beta de múltiples sitios: el recambio y el anidamiento, estos dos componentes incorporan un mejor entendimiento y amplían el análisis de la diversidad beta tomando en cuenta las diferencias en la riqueza de especies. Estos dos componentes pueden cuantificarse de forma aditiva, tal que la suma de ambos mide la disimilitud total entre dos o más sitios. En la naturaleza, el recambio de especies puede reflejar una selección de especies por el ambiente o por procesos de dispersión, mientras que el anidamiento está relacionado comúnmente con dinámicas de extinción-colonización (Calderón-Patrón y Moreno, 2019).

VII. RESULTADOS

A. Lista taxonómica del gradiente estudiado

Se registran dos subórdenes, nueve familias, 38 géneros y 87 especies (Cuadro 3). El suborden Zygoptera incluye 36 especies, 14 géneros y cinco familias, mientras que el suborden Anisoptera reúne 51 especies, 24 géneros y cuatro familias. La familia de Zygoptera con mayor número de especies fue Coenagrionidae (27 especies), con *Argia* como el género más rico en especies (16); mientras que para Anisoptera la familia Libellulidae resultó la más rica en especies (35), teniendo a *Brechmorhoga* y *Erythemis* como los géneros mejor representados (cuatro especies cada uno).

Cuadro 3. Lista taxonómica general de Odonata del gradiente analizado con sus respectivos meses de colecta, rango altitudinal y localidad de colecta de cada especie (Se marca con * los nuevos registros para Puebla. Las iniciales de las localidades se especifican en el apartado de zona de estudio).

| Taxones | Mes de colecta | Rango altitudinal | Localidades |
|---|--|-------------------|--------------|
| Suborden Zygoptera | | | |
| Superfamilia Lestoidea, Familia Lestidae | | | |
| <i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842) | abr, jun, jul, ago, sep, oct | 900-1,600 | XI, CHJ |
| Superfamilia Platystictoidea, Familia Platystictidae | | | |
| <i>Palaemnema paucicoba</i> Calvert, 1931 | jun, jul, sep | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| Superfamilia Calopterygoidea, Familia Calopterygidae | | | |
| <i>Hetaerina calverti</i> Vega-Sánchez, Mendoza-Cuenca & González-Rodríguez, 2020 | mar, jun, jul, ago, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| * <i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873 | abr, may, jul, ago, sep, oct | 1,500-1,600 | CHJ |
| <i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 450-1,600 | TLA, XI, CHJ |
| <i>Hetaerina occisa</i> (Hagen in Selys, 1853) | abr, jun, jul, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| * <i>Hetaerina titia</i> (Drury, 1773) | jul, ago | 100-200 | CTH |
| <i>Hetaerina vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853 | jul, ago, oct | 1,500-1,600 | CHJ |

| Taxones | Mes de colecta | Rango altitudinal | Localidades |
|---|--|-------------------|-------------------|
| Familia Thaumtoneuridae | | | |
| <i>Paraphlebia zoe</i> Selys in Hagen, 1861 | may, jun, jul, ago, sep | 1,500-1,600 | CHJ |
| Superfamilia Coenagrionoidea, Familia Coenagrionidae | | | |
| <i>Acanthagrion quadratum</i> Selys, 1876 | mar, jun, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 450-1,600 | TLA, XI, CHJ |
| <i>Argia anceps</i> Garrison, 1996 | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>Argia barretti</i> Calvert, 1902 | mar, jun, jul, ago, sep | 100-200 | CTH |
| <i>Argia cuprea</i> (Hagen, 1861) | ago | 900-1,000 | XI |
| <i>Argia extranea</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, TLA, XI, CHJ |
| <i>Argia frequentula</i> Calvert, 1907 | ago | 100-200 | CTH |
| * <i>Argia funcki</i> (Selys, 1854) | may, jun, jul | 900-1,600 | XI, CHJ |
| <i>Argia immunda</i> (Hagen, 1861) | mar, may, ago, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Argia oenea</i> Hagen in Selys, 1865 | mar, abr, may, jun, jul, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Argia rhoadsi</i> Calvert, 1902 | mar, abr, may, jun, jul, ago, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Argia sedula</i> (Hagen, 1861) | mar, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-200 | CTH |
| <i>Argia</i> sp. grupo <i>oculata</i> | mar, sep, oct | 450-1,600 | TLA, XI, CHJ |
| <i>Argia percellulata</i> Calvert, 1902 | sep | 900-1,000 | XI |
| * <i>Argia plana</i> Calvert, 1902 | mar, jul, ago | 1500-2,450 | TE/AZ, CHJ |
| <i>Argia pulla</i> Hagen in Selys, 1865 | abr, may, ago | 100-200 | CTH |
| <i>Argia translata</i> Hagen in Selys, 1865 | jun, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Argia ulmeca</i> Calvert, 1902 | abr, may, jun, jul, ago, sep | 450-1,600 | TLA, XI, CHJ |
| <i>Enallagma novahispaniae</i> Calvert, 1907 | jun, jul, ago | 100-200 | CTH |
| <i>Enallagma praevarum</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, may, jun | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| <i>Enallagma semicirculare</i> Selys, 1876 | abr, jun | 100-200 | CTH |
| <i>Hesperagrion heterodoxum</i> (Selys, 1868) | abr, may, jun | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| <i>Ischnura denticollis</i> (Burmeister, 1839) | abr, may, jun | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| <i>Mecistogaster ornata</i> Rambur, 1842 | sep | 100-200 | CTH |

| Taxones | Mes de colecta | Rango altitudinal | Localidades |
|---|--|-------------------|-------------------|
| <i>*Neoerythromma cultellatum</i> (Hagen in Selys, 1876) | jun | 100-200 | CTH |
| <i>Protoneura cara</i> Calvert, 1903 | sep | 450-550 | TLA |
| <i>Telebasis salva</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, TLA, XI, CHJ |
| Suborden Anisoptera | | | |
| Superfamilia Aeshnoidea, Familia Aeshnidae | | | |
| <i>Anax junius</i> (Drury, 1773) | jul | 900-1,000 | XI |
| <i>Oplonaeschna armata</i> (Hagen, 1861) | jun, jul, ago, sep, oct | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| <i>Oplonaeschna magna</i> González & Novelo, 1998 | sep, oct | 1,500-2,450 | CHJ, TE/AZ |
| <i>Remartinia luteipennis</i> (Burmeister, 1839) | mar, abr, jun, sep, oct | 450-2,450 | TLA, XI, TE/AZ |
| <i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908) | abr, may, jun | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| <i>Rhionaeschna multicolor</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, jun, sep | 1,500-2,450 | CHJ, TE/AZ |
| <i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947) | abr, oct | 450-2,450 | TLA, TE/AZ |
| Superfamilia Gomphoidea, Familia Gomphidae | | | |
| <i>Erpetogomphus bothrops</i> Garrison, 1994 | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, TLA, CHJ |
| <i>*Erpetogomphus erici</i> Novelo & Garrison, 1999 | jun | 1,500-1,600 | CHJ |
| <i>Erpetogomphus eutainia</i> Calvert, 1905 | sep, oct | 100-200 | CTH |
| <i>*Erpetogomphus liopeltis</i> Garrison, 1994 | jul, sep | 900-1,000 | XI |
| <i>*Erpetogomphus viperinus</i> Selys, 1868 | sep | 900-1,000 | XI |
| <i>*Phyllogomphoides albrighti</i> (Needham, 1950) | abr, may, jun | 100-200 | CTH |
| <i>Phyllogomphoides suasus</i> (Selys, 1859) | mar, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>*Phyllocycla breviphylla</i> Belle, 1975 | sep, oct | 100-200 | CTH |
| Superfamilia Cordulegastroidea, Familia Cordulegastridae | | | |
| <i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1868 | oct | 1,500-1,600 | CHJ |
| Superfamilia Libelluloidea, Familia Libellulidae | | | |
| <i>*Brechmorhoga pertinax</i> (Hagen, 1861) | abr, may, jun, jul, ago, sep | 900-1,600 | XI, CHJ |
| <i>Brechmorhoga praecox</i> (Hagen, 1861) | jul, ago | 100-200 | CTH |
| <i>Brechmorhoga tepeaca</i> Calvert, 1908 | may, jun, jul, ago, sep, oct | 450-1,600 | CHJ, XI, TLA |

| Taxones | Mes de colecta | Rango altitudinal | Localidades |
|--|--|-------------------|--------------------------|
| <i>Brechmorhoga vivax</i> Calvert, 1906 | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, TLA, CHJ |
| <i>Cannaphila insularis</i> Kirby, 1889 | jun | 100-200 | CTH |
| * <i>Cannaphila vibex</i> (Hagen, 1861) | abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, XI, CHJ |
| <i>Dythemis nigra</i> Martin, 1897 | abr, may, sep | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899 | abr, may, jul, ago, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Dythemis sterilis</i> Hagen, 1861 | mar, may, jun, jul, ago, sep | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Erythemis collocata</i> Hagen, 1861 | sep | 400-550 | TLA |
| * <i>Erythemis mithroides</i> (Brauer, 1900) | jul | 100-200 | CTH |
| <i>Erythemis plebeja</i> (Burmeister, 1839) | abr | 100-200 | CTH |
| * <i>Erythemis vesiculosa</i> (Fabricius, 1775) | abr, may, sep | 100-200 | CTH |
| <i>Erythrodiplax fusca</i> (Rambur, 1842) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-1,600 | CTH, TLA, XI, CHJ |
| <i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758) | abr, may, jun, jul, ago, sep | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868 | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-2,450 | CTH, TLA, XI, CHJ, TE/AZ |
| <i>Libellula herculea</i> Karsch, 1889 | abr, jun, sep | 450-1,600 | TLA, CHJ |
| <i>Libellula saturata</i> Uhler, 1857 | abr | 2,300-2,450 | TE/AZ |
| * <i>Macrothemis inacuta</i> Calvert, 1898 | abr, may, jun | 100-200 | CTH |
| <i>Macrothemis pseudimitans</i> Calvert, 1898 | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep | 100-1,600 | CTH, TLA, XI, CHJ |
| * <i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857) | abr, ago, sep | 100-200 | CTH |
| <i>Micrathyria aequalis</i> (Hagen, 1861) | abr | 100-200 | CTH |
| <i>Micrathyria didyma</i> (Selys in Sagra, 1857) | jul | 100-200 | CTH |
| * <i>Micrathyria ocellata</i> Martin, 1897 | may, jun | 100-200 | CTH |
| <i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839) | mar, abr, jun, jul, sep, oct | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>Orthemis ferruginea</i> (Fabricius, 1775) | abr, jul, oct | 100-500 | CTH, TLA |
| * <i>Paltothemis lineatipes</i> Karsch, 1890 | abr, jun, ago, sep, oct | 900-1,600 | XI, CHJ |
| <i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798) | mar, sep, oct | 100-1,000 | CTH, TLA, XI |
| <i>Pantala hymenaea</i> (Say, 1840) | jul | 100-200 | CTH |

| Taxones | Mes de colecta | Rango altitudinal | Localidades |
|--|--|-------------------|----------------|
| <i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773) | abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-200 | CTH |
| <i>Perithemis intensa</i> Kirby, 1889 | mar, jul, ago, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Perithemis tenera</i> (Say, 1840) | abr | 100-200 | CTH |
| <i>Pseudoleon superbus</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, may, jun, jul, ago, sep, oct | 100-550 | CTH, TLA |
| <i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861) | mar, abr, may, jun, sep, oct | 900-2,450 | XI, CHJ, TE/AZ |
| <i>Tramea onusta</i> Hagen, 1861 | ago | 100-200 | CTH |

Se resaltan los primeros registros de tres géneros y 18 especies para el estado de Puebla, de los 18 especies, cinco pertenecen a Zygoptera y 13 a Anisoptera (Cuadro 3). Las especies de Zygoptera que se registran por primera ocasión para Puebla son:

Familia Calopterygidae

1. *Hetaerina capitalis* Selys, 1873. Especie previamente conocida de: Chiapas, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
2. *Hetaerina titia* (Drury, 1773). Sus registros estatales previos son: Campeche, Chiapas, Coahuila, Colima, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Nuevo León, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).

Familia Coenagrionidae

3. *Argia funcki* (Selys, 1854). Se conocía de: Campeche, Chiapas, Ciudad de México, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sonora y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
4. *Argia plana* Calvert, 1902. Previamente documentada de: Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Colima, Ciudad de México, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Zacatecas (Paulson y González-Soriano, 2022).
5. *Neoerythromma cultellatum* (Hagen in Selys, 1876). Registrada previamente en: Chiapas, Campeche, Colima, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Quintana Roo, San Luis, Potosí, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Paulson y González-Soriano, 2022).

Las especies de Anisoptera registradas por primera vez para Puebla son:

Familia Gomphidae

6. *Erpetogomphus erici* Novelo & Garrison, 1999. Con distribución en: Hidalgo y Veracruz (Novelo-Gutiérrez y Garrison, 1999; Paulson y González-Soriano, 2022).
7. *Erpetogomphus liopeltis* Garrison, 1994. Conocida anteriormente de: Hidalgo, Michoacán, Nuevo León y San Luis Potosí (Paulson y González-Soriano, 2022).
8. *Erpetogomphus viperinus* Selys, 1868. Reportada únicamente en: Veracruz (Garrison, 1994; Paulson y González-Soriano, 2022).
9. *Phyllogomphoides albrighti* (Needham, 1950). Distribución estatal en: Colima, Guerrero, Hidalgo, Nuevo León, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
10. *Phyllocycla breviphylla* Belle, 1975. Distribución en México: Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).

Familia Libellulidae

11. *Brechmorhoga pertinax* (Hagen, 1861). Conocida de: Chiapas, Campeche, Hidalgo, Estado de México, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sonora y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
12. *Cannaphila vibex* (Hagen, 1861). En México se ha registrado de Chiapas, Hidalgo, Oaxaca y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
13. *Erythemis mithroides* (Brauer, 1900). Distribuida estatalmente en: Campeche, Chiapas, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Paulson y González-Soriano, 2022).
14. *Erythemis vesiculosa* (Fabricius, 1775). De distribución amplia en México: Baja California Sur, Campeche, Chiapas, Coahuila, Ciudad de México, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, Quintana Roo, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Paulson y González-Soriano, 2022).
15. *Macrothemis inacuta* Calvert, 1898. Previamente registrada en: Baja California Sur, Campeche, Chiapas, Coahuila, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).

16. *Miathyria marcella* (Selys in Sagra, 1857). Conocida anteriormente en: Aguascalientes, Chiapas, Ciudad de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Paulson y González-Soriano, 2022).
17. *Micrathyria ocellata* Martin, 1897. Distribución estatal en: Chiapas, Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa, Tabasco y Veracruz (Paulson y González-Soriano, 2022).
18. *Paltothemis lineatipes* Karsch, 1890. Se registra en casi todos los estados en México, excepto en Campeche, Nayarit, Puebla, Quintana Roo, Tlaxcala, Tabasco, Yucatán y Zacatecas (Paulson y González-Soriano, 2022).

B. Clave para la identificación de géneros de odonatos adultos del río San Marcos en Hidalgo y Puebla

1. Cabeza con forma triangular, con los ojos compuestos separados entre sí y no ocupando la mayor parte de la cabeza (Fig. 12); alas anteriores y posteriores similares en forma y tamaño (Fig. 9); tórax y abdomen delgado; machos con cuatro apéndices al final del abdomen (cercos y paraproctos) (Fig. 15).....**Suborden Zygoptera**.....2
- 1' Cabeza casi redonda o globosa, con los ojos compuestos ocupando la mayor parte de la cabeza (Fig. 11); alas anteriores y posteriores de diferente forma y tamaño (Fig. 10); tórax y abdomen robusto; machos con tres apéndices al final del abdomen (cercos y epiprocto) (Fig. 14).....**Suborden Anisoptera**.....15
- 2(1). Alas amplias en la base, con diez o más venas Antenodales (An), con una mancha roja, negra o parda en su base (Fig. 17).....**Calopterygidae**.....*Hetaerina*
- 2'. Alas estrechas en la base, con dos venas Antenodales (An), sin manchas basales (Fig. 16).....3
- 3(2). Venas tercera y cuarta Radial Posterior (RP₃₊₄) ramificándose más cerca del árculo (arc) que del Nodo (N), con el pterostigma (pt) alargado, celdas pentagonales (Fig. 16); la vena Segunda Radial Posterior (RP₂) comienza una celda más allá del pterostigma (pt).....**Lestidae**.....*Archilestes*
- 3'. Venas tercera y cuarta Radial Posterior (RP₃₊₄) ramificándose más cerca del Nodo (N) que del árculo (arc), con el pterostigma (pt) trapezoidal, celdas cuadradas (Fig. 18).....4
- 4(3). Con varias venas Intercalares de la Primera Radial Posterior (IR_{1a-d}) cerca o bajo el nivel del pterostigma (pt), con numerosas venas entre la vena Media Posterior (MP) y cubito anal (ca) (Fig. 19).....**Thaumatoneuridae**.....*Paraphlebia*
- 4'. Con una vena Intercalar de la Primera Radial Posterior (IR_{1a-d}) entre la Primera Radial Posterior (RP₁) y la Segunda Radial Posterior (RP₂) bajo el pterostigma (pt), si es más de una no supera las tres, con pocas venas entre la vena Media Posterior (MP) y cubito anal (ca) (Fig. 18).....5

| | | |
|--|-----------------------------|----------------------|
| 5(4). Alas con el cuadrángulo (cr) siempre en forma rectangular y una vena suplementaria en la base; con una mancha negra en el ápice del ala que cubre hasta el área del pterostigma (pt) (Fig. 18)..... | Platystictidae | <i>Palaemnema</i> |
| 5'. Alas con el cuadrángulo (cr) de forma trapezoidal o en ocasiones rectangular pero siempre sin una vena suplementaria en la base; sin manchas negras en las alas (Fig. 24)..... | Coenagrionidae | 6 |
| 6(5). Vena Anal (A) ausente o muy reducida y Cubital Anterior (CuA) ausente o solamente tan larga como una celda; cuadrángulo (cr) más o menos rectangular; primer espacio antenodal (An) costal más largo que el tercero, y del doble o más largo que el segundo (Fig. 20)..... | | <i>Protoneura</i> |
| 6'. Vena Anal (A) y Cubital Anterior (CuA) de longitud normal; cuadrángulo (cr) distintamente trapezoidal (Fig. 24)..... | | 7 |
| 7(6). Espinas meso y metatibiales generalmente del doble de largo que el espacio entre ellas (Fig. 21)..... | | <i>Argia</i> |
| 7'. Espinas meso y metatibiales generalmente igual o ligeramente más largas que el espacio que existe entre ellas (Fig. 22)..... | | 8 |
| 8(7). Abdomen mayor a 55 mm de longitud y una sola fila de celdas entre la vena cubito anal (ca) y el margen posterior (Fig. 23)..... | | <i>Mecistogaster</i> |
| 8'. Abdomen menor a 55 mm de longitud y con una o más de una fila de celdas entre la vena cubito anal (ca) y el margen posterior..... | | 9 |
| 9(8). Margen proximal del cuadrángulo (cr) del ala anterior menos de la mitad del largo del margen distal (Fig. 24); cercos de los machos del doble de largo que el segmento abdominal 10 (Fig. 25)..... | | <i>Neoerythromma</i> |
| 9'. Margen proximal del cuadrángulo (cr) del ala anterior más de la mitad del largo del margen distal (Fig. 32); cercos de los machos del mismo tamaño o ligeramente más cortos que el segmento abdominal 10 (Fig. 26)..... | | 10 |

- 10(9). Vena Segunda Radial Posterior (RP₂) en las alas posteriores originándose cerca de la tercera vena Postnodal (Pn) o un poco más hacia la base, en las alas anteriores se origina cerca de la cuarta vena Postnodal (Pn) (Fig. 27); segmento abdominal 10 de los machos con una prominencia dorso-apical distintiva ligeramente ascendente (Fig. 26).....*Ischnura*
- 10'. Vena Segunda Radial Posterior (RP₂) en las alas posteriores originándose cerca de la cuarta vena Postnodal (Pn) o más lejos, en las alas anteriores se origina cerca de la quinta vena Postnodal (Pn) o más allá (Fig. 33); segmento abdominal 10 de los machos sin una prominencia dorso-apical elevada (Fig. 35) (excepto *Acanthagrion*)11
- 11(10). Margen costal del pterostigma (pt) ya sea en las alas anteriores o posteriores o ambas usualmente más corto que el margen proximal (Fig. 29) u ocasionalmente casi igual en las hembras (Fig. 28); vena Media Posterior (MP) diferente en alas anteriores y posteriores.....12
- 11'. Margen costal del pterostigma (pt) en alas posteriores tan largo o más largo que el margen proximal (Fig. 33); vena Media Posterior (MP) similar en alas anteriores y posteriores.....13
- 12(11). Alas anteriores de los machos con venación densa y oscura en su punta (Fig. 28); machos con cercos simples; machos y hembras jóvenes con colores rojizos a amarillos, adultos con una coloración negra con los esternitos abdominales de color amarillo.....*Apanisagrion*
- 12'. Alas anteriores de los machos con venación normal en la punta (Fig. 29); cercos de los machos con forma de silla; hembras jóvenes pueden presentar un abdomen naranja a rojizo y las hembras maduras coloraciones azulosas con negro, en el caso de los machos jóvenes pueden presentar coloraciones rojizas y los machos maduros azul con negro, con los últimos segmentos abdominales rojizos.....*Hesperagrion*
- 13(11). Sin manchas pálidas postoculares (Fig. 30), frente angulada en vista de perfil; macho con abdomen de color rojo brillante; cercos no bífidos, con el margen inferior terminado en un diente.....*Telebasis*

| | |
|---|-----------------------------|
| 13'. Con manchas pálidas postoculares (Fig. 31), frente no angulada en vista lateral; macho con abdomen de color generalmente azul; cercos con características diferentes a como se menciona anteriormente..... | 14 |
| 14(13). Vena Anal Anterior (AA) en todas las alas originándose más allá de la vena Cubital Posterior (CuP) (Fig. 32); machos con el segmento abdominal 10 ligeramente elevado (Fig. 34)..... | <i>Acanthagrion</i> |
| 14'. Vena Anal Anterior (AA) en todas las alas originándose por delante de la vena Cubital Posterior (CuP) (Fig. 33); machos con el margen posterior del segmento abdominal 10 algo emarginado, pero no presenta un proceso elevado (Fig. 35)..... | <i>Enallagma</i> |
| 15(1). Triángulos (t) de ambas alas similares en forma (Fig. 64), ubicados casi a la misma distancia del árculo (arc); asa anal (aa) poco desarrollada (Fig. 64)..... | 31 |
| 15'. Triángulos (t) de ambas alas de diferente forma (Figs. 37 y 40), el de las alas posteriores está más cerca del árculo (arc) que el de las alas anteriores; asa anal (aa) bien desarrollada (Fig. 44)..... | Libellulidae16 |
| 16(15). Ala posterior angosta, con dos venas Cubitales posteriores (Cup) en el área cúbito-anal (ca) y el árculo (arc) después de la segunda antenodal (An) (Fig. 36)..... | <i>Cannaphila</i> |
| 16'. Ala posterior ancha en su base (Fig. 41) y sin la combinación de los caracteres antes mencionados..... | 17 |
| 17(16). Última Antenodal (An) completa en el ala anterior y Segunda Radial Posterior (RP ₂) siempre con una ondulación marcada (Fig. 37)..... | 18 |
| 17'. Última Antenodal (An) incompleta en el ala anterior y Segunda Radial Posterior (RP ₂) con o sin una ondulación marcada (Fig. 38)..... | 19 |
| 18(17). Alas con los sectores del árculo (arc) partiendo de un tallo común (Fig. 39), con una sola fila de celdas entre la vena Media Posterior (MP) y el Suplemento Medio (Mspl); cuerpo generalmente con colores de tonos morados brillantes o pálidos..... | <i>Orthemis</i> |

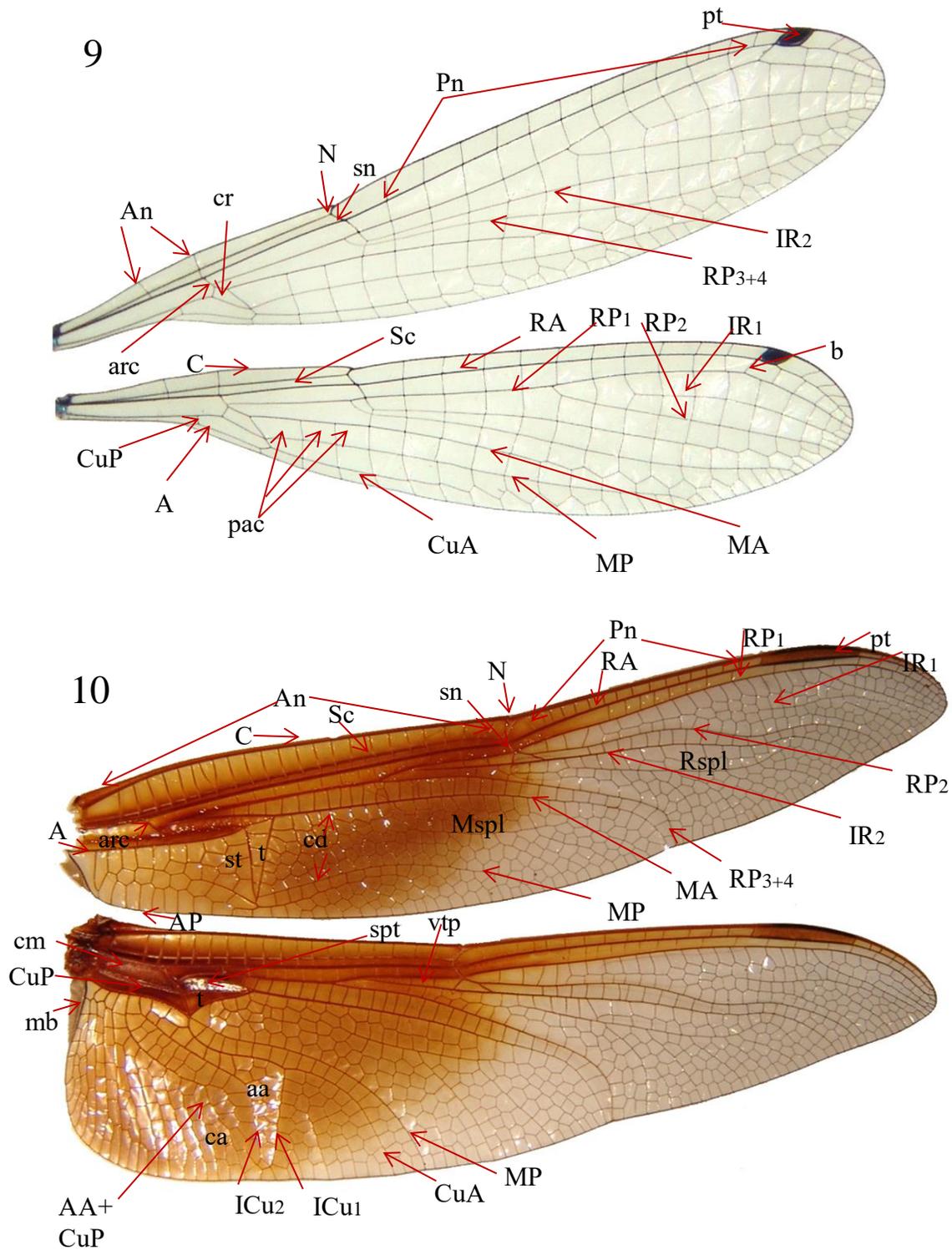
| | |
|--|--------------------|
| 18'. Alas con los sectores del árculo (arc) partiendo independientemente (Fig. 40), con dos filas de celdas entre la vena Media Posterior (MP) y el Suplemento Medio (Mspl) (Fig. 37); cuerpo generalmente con colores vivos y brillantes..... | <i>Libellula</i> |
| 19(17). Pterostigma (pt) trapezoidal en ambas alas, márgenes proximal y distal ampliamente divergentes, el margen proximal cercanamente perpendicular u oblicuo a la Costa (C) y la vena Radial Anterior (RA); alas posteriores expandidas basalmente, con algunas celdas alargadas cerca del margen anterior del ala y el ángulo anal (Fig. 45)..... | 20 |
| 19'. Pterostigma (pt) no distintivamente trapezoidal en ambas alas, márgenes proximal y distal paralelos uno respecto al otro; alas posteriores no expandidas basalmente, sin celdas alargadas cerca del margen anterior del ala y el ángulo anal (Fig. 46)..... | 23 |
| 20(19). Alas posteriores con dos venas cubito anales (Fig. 41)..... | <i>Pantala</i> |
| 20'. Alas posteriores con una vena cubito anal (Fig. 47)..... | 21 |
| 21(20). Venas Segunda Radial Posterior (RP ₂) e Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR ₂) onduladas; celdas entre la vena Anal Anterior+Cubital Posterior (AA+CuP) y el margen anal del ala posterior no arregladas en filas regulares paralelas a la vena Anal Anterior+Cubital Posterior (AA+CuP), pero se distinguen columnas perpendiculares al eje longitudinal del ala, no expandidas basalmente (Fig. 44)..... | <i>Paltothemis</i> |
| 21'. Venas Segunda Radial Posterior (RP ₂) e Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR ₂) no onduladas o ligeramente onduladas; celdas entre la vena Anal Anterior+Cubital Posterior (AA+CuP) y el margen anal del ala posterior arregladas en filas regulares paralelas a la vena Anal Anterior+Cubital Posterior (AA+CuP) y regularmente con manchas cerca de la base del ala, expandidas basalmente (Fig. 47)..... | 22 |
| 22(21). Alas anteriores con 4 filas de celdas en el espacio trigonal y alas posteriores con más de 10 venas Postnodales (Pn), con 2 venas transversales bajo el pterostigma (pt) (Fig. 46)..... | <i>Tramea</i> |

| | |
|--|--------------------|
| 22'. Alas anteriores con 2-3 filas de celdas en el espacio trigonal y alas posteriores con 8 a 10 venas Postnodales (Pn), con una sola vena transversal bajo el pterostigma (pt) (Fig. 45)..... | <i>Miathyria</i> |
| 23(19). Vena Media (M) del asa anal (aa) con un ángulo de menos de 30° y triángulos (t) de las alas posteriores con el lado anterior casi tan largo como el lado proximal (Fig. 42)..... | <i>Perithemis</i> |
| 23'. Vena Media (M) del asa anal (aa) con un ángulo de más de 30° y triángulos (t) de las alas posteriores con el lado anterior cerca de la mitad del lado proximal (Fig. 48)..... | 24 |
| 24(23). Cada ala con manchas oscuras sobre las venas Antenodales (An); alas anteriores con una franja negra que va antes del Nodo (N) al final del pterostigma (pt), por lo que el pterostigma (pt) no es visible (Fig. 43)..... | <i>Pseudoleon</i> |
| 24' Alas hialinas o marcadas variadamente, pero no como se menciona arriba (Fig. 46); alas anteriores con el pterostigma visible (pt) (Fig. 45)..... | 25 |
| 25(24). Vena Segunda Radial Posterior (RP ₂) recta (excepto algunas especies de <i>Erythrodiplax</i>) (Fig. 47); machos con las espinas del ángulo exterior del metafémur largas y gruesas..... | 26 |
| 25'. Vena Segunda Radial Posterior (RP ₂) ondulada o ligeramente ondulada (Fig. 44), machos con las espinas del ángulo exterior del metafémur cortas y gruesas..... | 27 |
| 26(25). Alas con dos venas transversales del puente (vtp) (Fig. 46); machos de color negro o azul con manchas de color verde en la parte superior del abdomen..... | <i>Micrathyria</i> |
| 26'. Alas con una vena transversal del puente (vtp) (Fig. 47); machos con abdomen de color rojo intenso y sin manchas en la parte superior del abdomen..... | <i>Sympetrum</i> |
| 27(25). Alas anteriores con tres o más hileras de celdas en el campo discoidal (cd) (Fig. 49)..... | 28 |

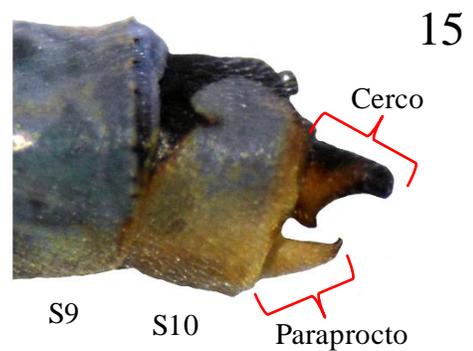
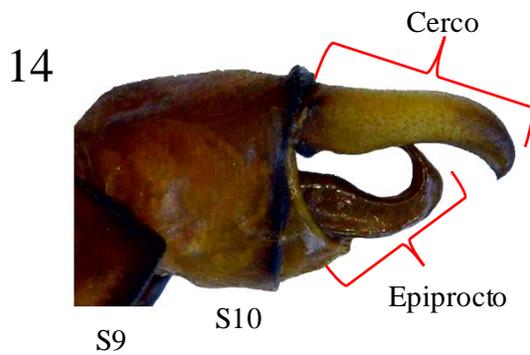
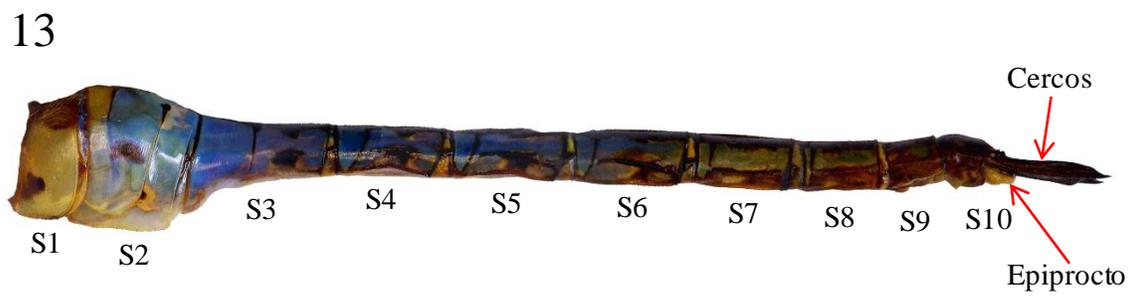
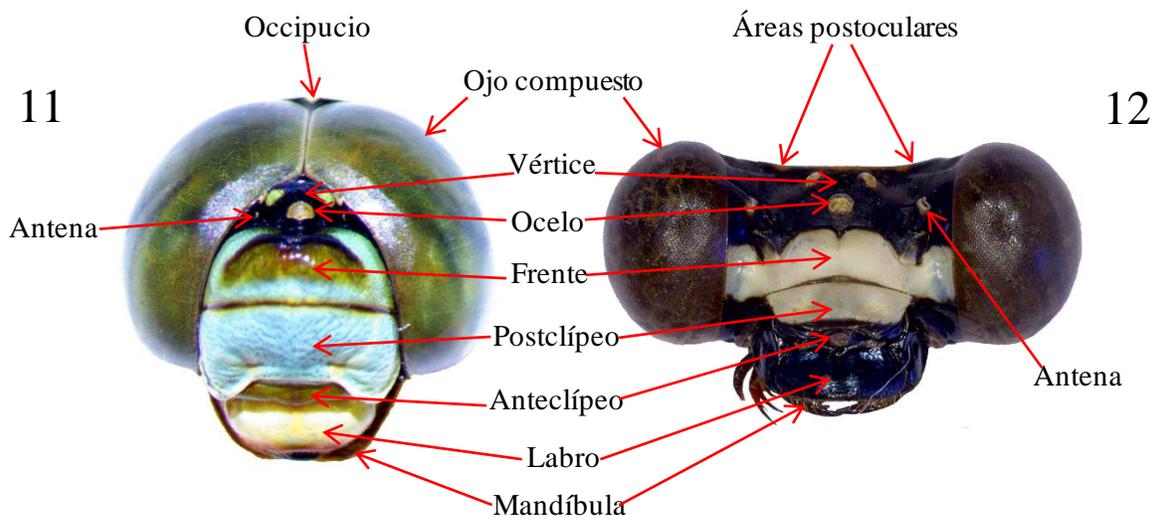
| | |
|--|--------------------------|
| 27'. Alas anteriores con dos hileras de celdas en el campo discoidal (cd) (Fig. 50b)..... | 30 |
| 28(27). Vena Media Posterior (MP) del ala posterior iniciando en el ángulo posterior del triángulo (t) (Fig. 48)..... | <i>Dythemis</i> |
| 28'. Vena Media Posterior (MP) del ala posterior iniciando afuera del lado del triángulo (t) (Fig. 50a)..... | 29 |
| 29(28). Alas anteriores cada una con 6-7 celdas antes de los subtriángulos (st) (Fig. 38); mesofémur y metafémur cada uno con 3-4 espinas distales más largas que las espinas proximales..... | <i>Erythemis</i> |
| 29'. Alas anteriores cada una con 5 celdas antes de los subtriángulos (st) (Fig. 49); mesofémur y metafémur con más de 4 espinas que incrementan gradualmente en longitud hacia la parte distal..... | <i>Erythrodiplax</i> |
| 30(27). Subtriángulo (st) del ala anterior con dos celdas (Fig. 50b); diente de la uña tarsal tan largo o más que la punta de la uña (Fig. 51)..... | <i>Macrothemis</i> |
| 30'. Subtriángulo (st) del ala anterior con tres celdas (Fig. 52); diente de la uña tarsal mucho más corto que la punta de la uña (Fig. 53)..... | <i>Brechmorhoga</i> |
| 31(15). Ojos dorsalmente en contacto o muy ligeramente separados (Figs. 54-56); hembras con ovopositor bien desarrollado (Figs. 60, 61)..... | 34 |
| 31'. Ojos dorsalmente muy separados, no entran en contacto (Fig. 57); hembras con ovopositor vestigial (Figs. 58, 59)..... | Gomphidae32 |
| 32(31). Alas con vena basal subcostal (x) (Figs. 63-64); con una o más celdas dentro del subtriángulo (st) del ala posterior (Figs. 63, 64)..... | 33 |
| 32'. Alas sin vena basal subcostal (x) (Fig. 62); sin venas o celdas dentro del subtriángulo (st) del ala posterior (Fig. 62)..... | <i>Erpetogomphus</i> |
| 33(32). Subtriángulo (st) del ala posterior con 2 o más celdas (Fig. 63); cercos con dientes a lo largo del margen interior, con una terminación en punta; epiprocto pequeño y bien desarrollado (Figs. 65, 66)..... | <i>Phyllogomphoides</i> |

- 33'. Subtriángulo (st) del ala posterior con una celda (Fig. 64); cercos sin dientes a lo largo del margen interior, con una terminación de la punta redondeada o achatada; epiprocto vestigial o poco desarrollado (Figs. 67, 68).....*Phyllocycla*
- 34(31). Ojos tocándose en un solo punto (Fig. 55); vena por debajo del pterostigma (b) ausente; color del cuerpo negro con amarillo.....**Cordulegastridae**.....*Cordulegaster*
- 34'. Ojos tocándose a lo largo de una línea (Fig. 54); vena por debajo del pterostigma (b) presente (Figs. 69, 70); cuerpo regularmente con colores azules y verdes (Figs. 75-78).....**Aeshnidae**.....35
- 35(34). Venas Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) sin ramificaciones posteriores a lo largo de su longitud (Fig. 69); machos con una elongación en forma cóncava en el último cuarto de la parte superior de los cercos (Figs. 71, 72).....*Oplonaeschna*
- 35'. Venas Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) con ramificaciones posteriores a lo largo de su longitud (Fig. 70); machos sin elongaciones en la parte superior de los cercos (Figs. 73, 74).....36
- 36(35). Alas anteriores y posteriores con los Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) bifurcada bajo la mitad del pterostigma (pt); tórax con dos bandas laterales verdes intensas que cubren casi toda la superficie (Fig. 76); en vista dorsal, los cercos de los machos pueden o no exhibir una elongación en forma de triángulo en la parte media del margen interno y el ápice de los cercos formando un círculo al cerrarse (Figs. 73, 74).....*Remartinia*
- 36'. Alas anteriores y posteriores con los Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) bifurcada antes o después del pterostigma (pt); tórax de un color uniforme o con dos bandas laterales verdes-amarillas o azules (Fig. 78); cercos de los machos generalmente sin elongaciones en la parte media, con una forma uniforme (Figs. 79, 81).....37
- 37(36). Los sectores del árculo (arc) originándose a partir de su mitad superior; Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) del ala anterior bifurcadas en el final del pterostigma (pt) (Fig. 80); borde anal del ala posterior redondeado en ambos sexos; machos sin aurículas en el segmento abdominal 2; tórax uniformemente verde (Fig. 77).....*Anax*

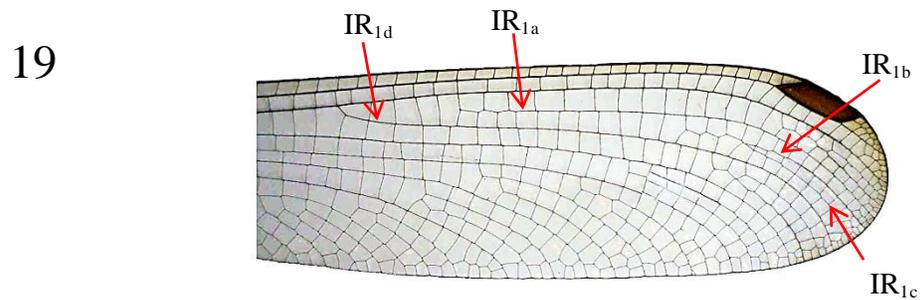
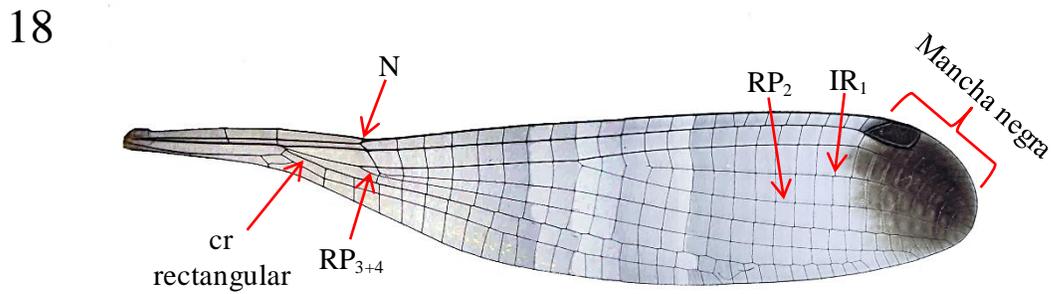
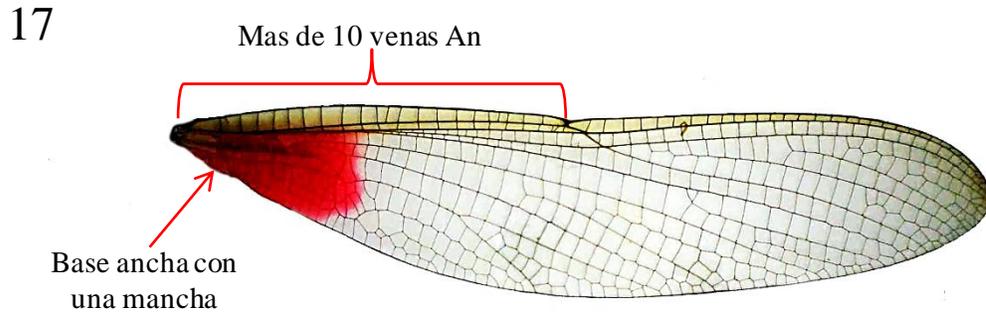
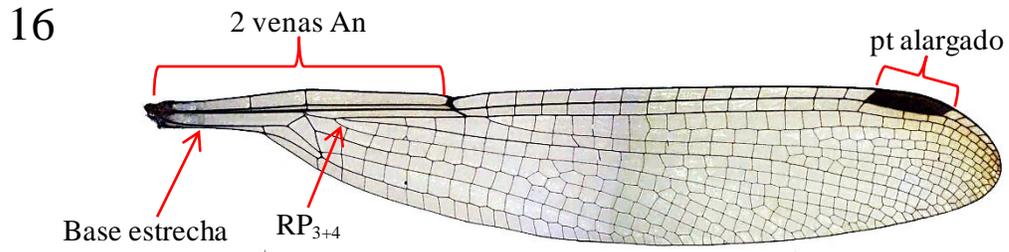
37'. Los sectores del árculo (arc) originándose en su parte media; Intercalares de la Segunda Radial Posterior (IR₂) del ala anterior bifurcadas antes del pterostigma (pt) (Fig. 82); machos con el borde anal del ala posterior angulado y con aurículas en el segmento abdominal 2; tórax de un color negro con dos bandas laterales verdes o azules (Fig. 78).....*Rhionaeschna*



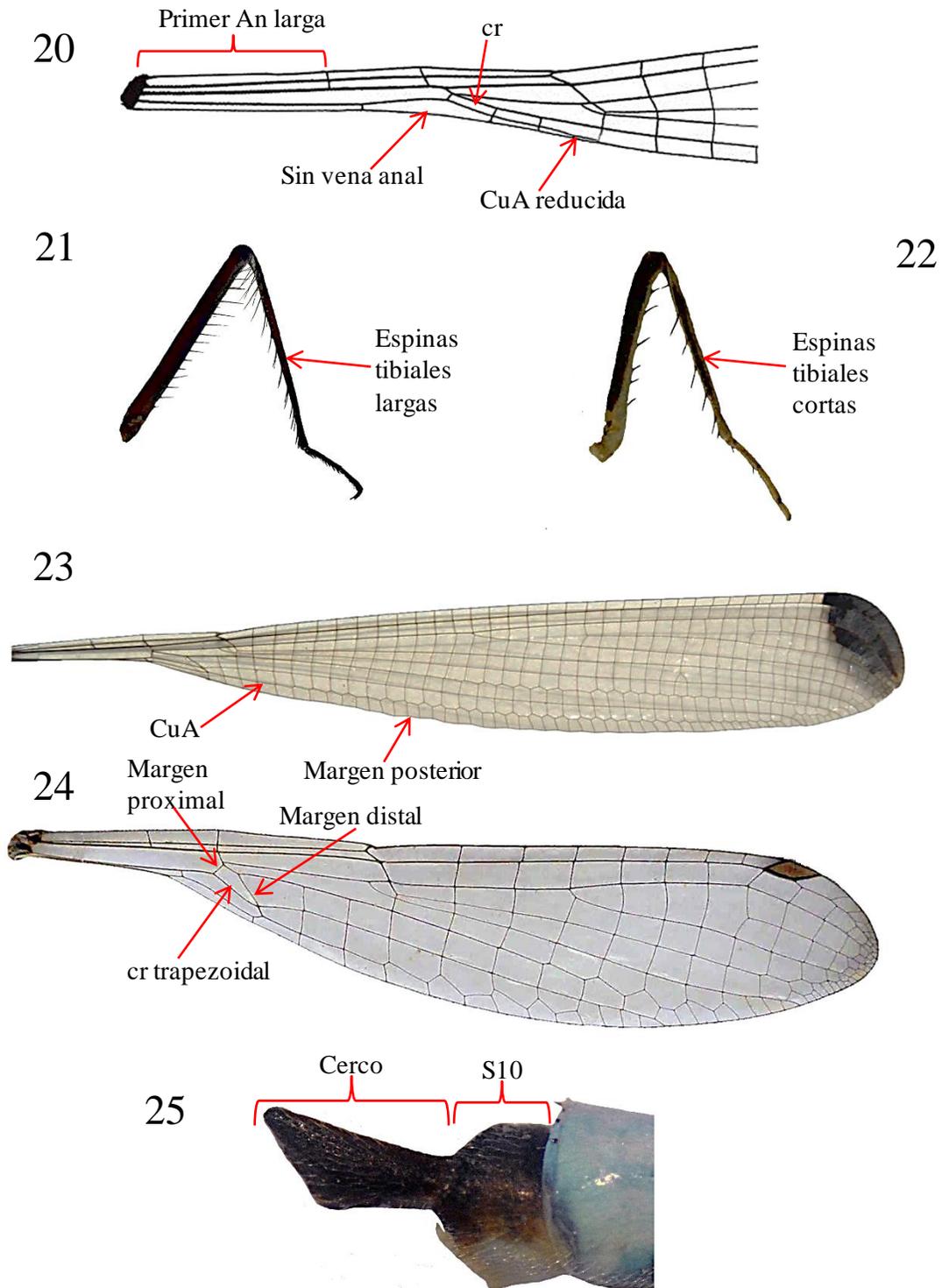
Figuras 9-10. Venación general de las alas de los odonatos para su identificación, las abreviaturas coinciden con la nomenclatura del Cuadro 1. Alas anterior y posterior de: 9) un Zygoptera (*Enallagma praevarum*); 10) un Anisoptera (*Libellula saturata*) (tomado de Escoto-Moreno, 2015).



Figuras 11-15. Detalles de la cabeza de: 11) *Remartinia luteipennis*, 12) *Paraphlebia zoe*. 13) Detalles del abdomen en vista lateral de *Anax junius*. Detalles del último segmento abdominal en vista lateral de: 14) *Erpetogomphus bothrops*, 15) *Enallagma praevarum*.

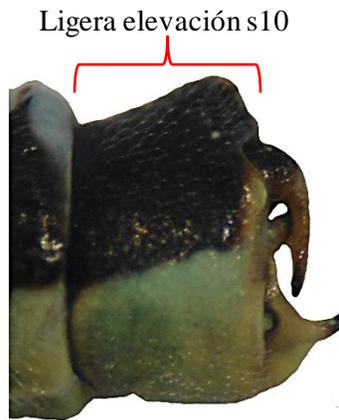


Figuras 16-19. Ala anterior de: 16) *Archilestes grandis*, 17) *Hetaerina cruentata*, 18) *Palaemnema paulicoba*, 19) *Paraphlebia zoe* (forma hialina).

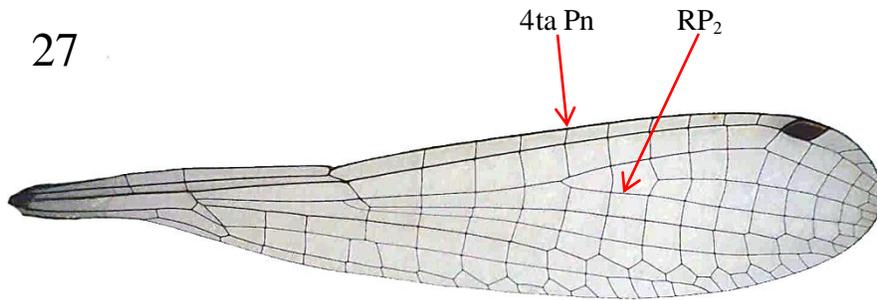


Figuras 20-25. 20) Detalle del ala anterior de *Protoneura cara*. Detalles de las patas de: 21) *Argia funcki*, 22) *Enallagma praevarum*. 23) Detalles del ala posterior de *Mecistogaster ornata*. Detalles de *Neoerythromma cultellatum*: 24) ala anterior, 25) apéndices abdominales en vista lateral.

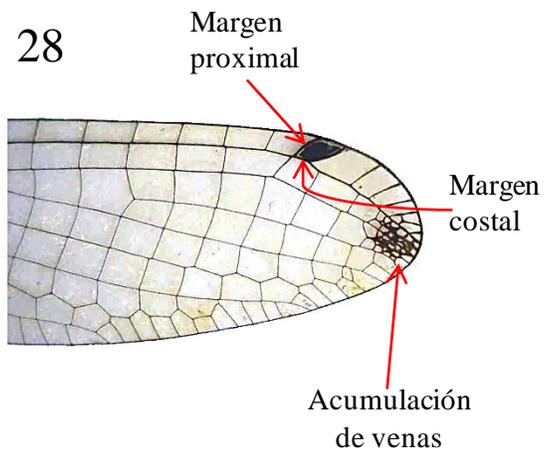
26



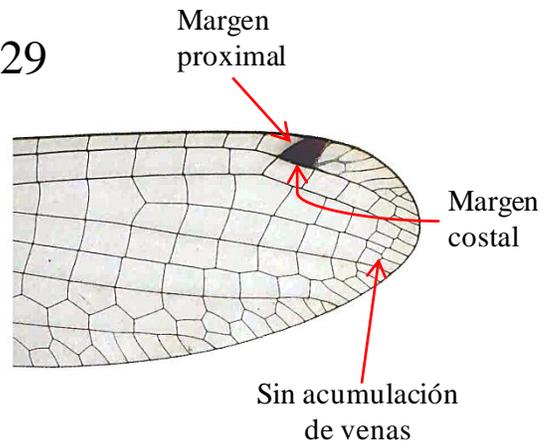
27



28

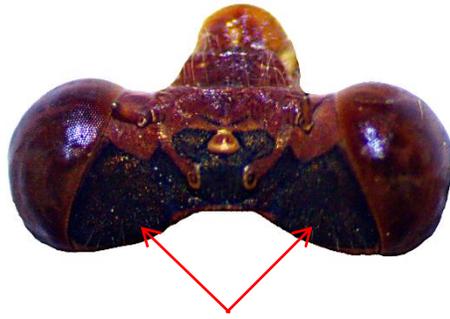


29



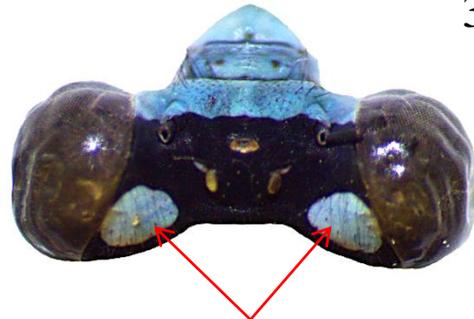
Figuras 26-29. Detalles de *Ischnura denticollis*: 26) apéndices abdominales en vista lateral, 27) ala anterior. Detalles del ala anterior de: 28) *Apanisagrion lais*, 29) *Hesperagrion heterodoxum*.

30



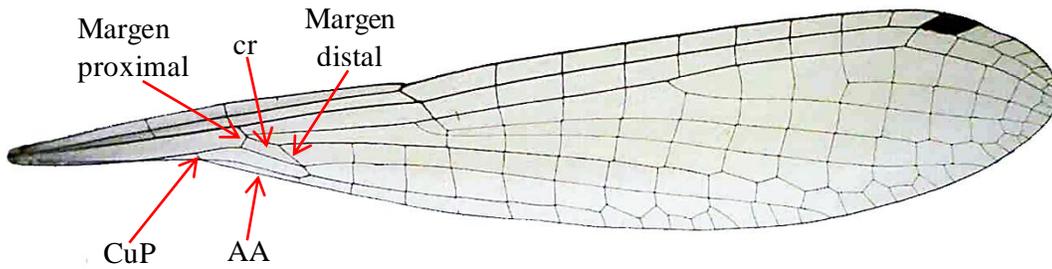
Sin manchas pálidas postoculares

31

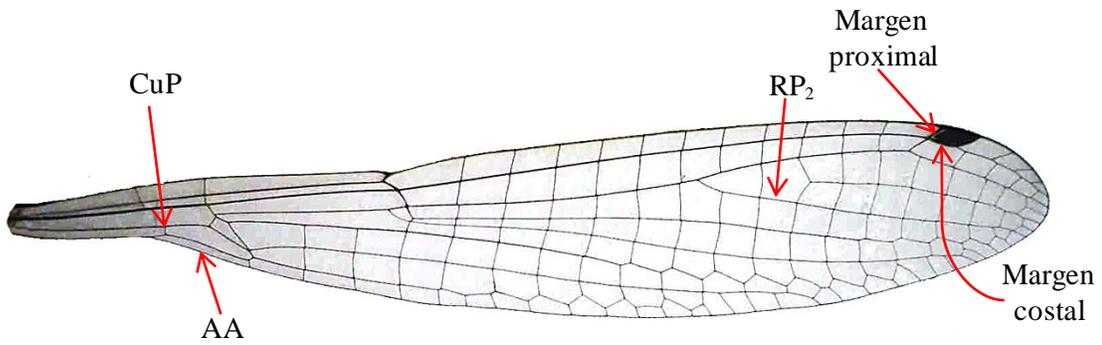


Manchas pálidas postoculares

32



33



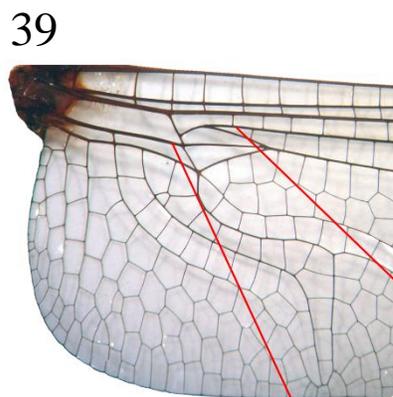
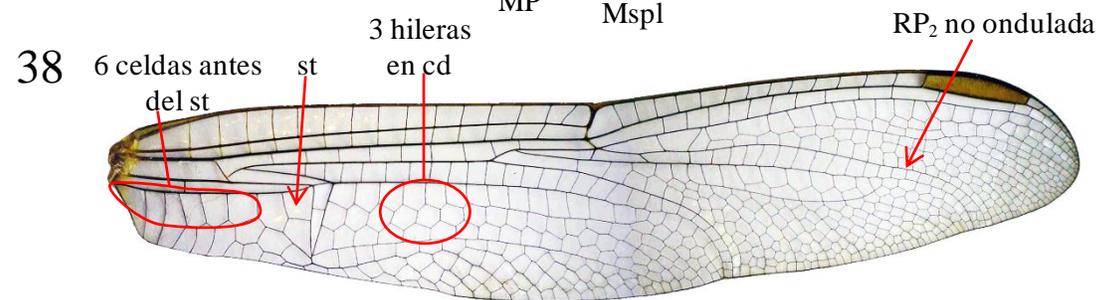
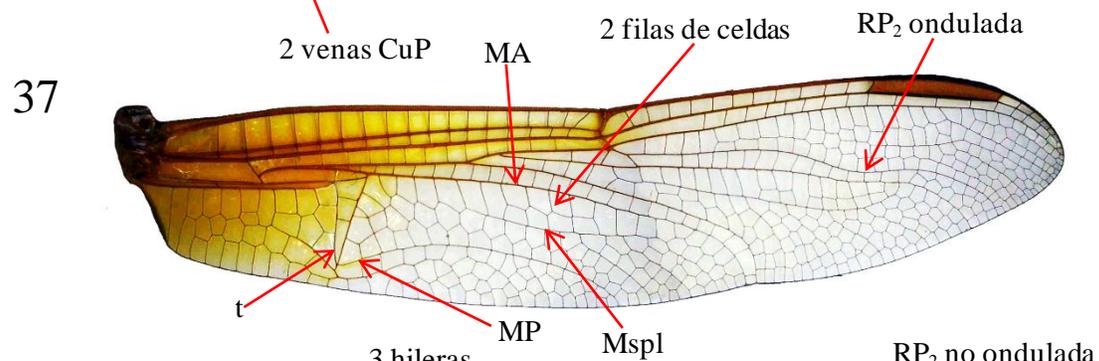
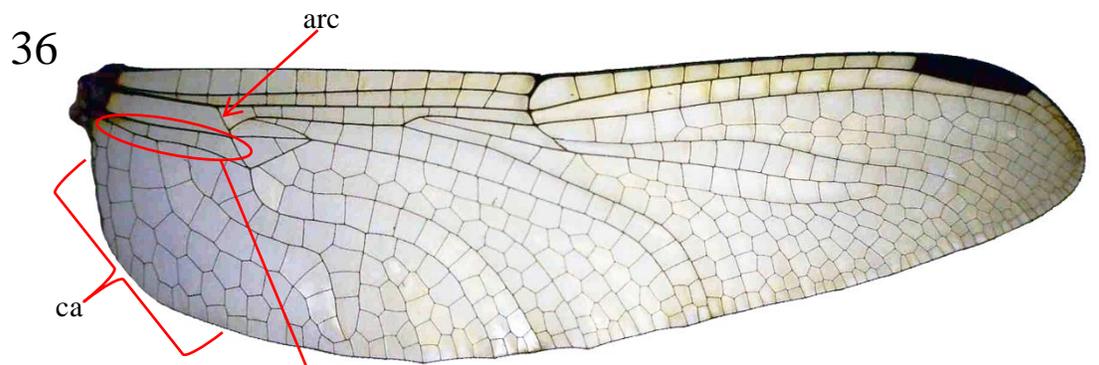
34



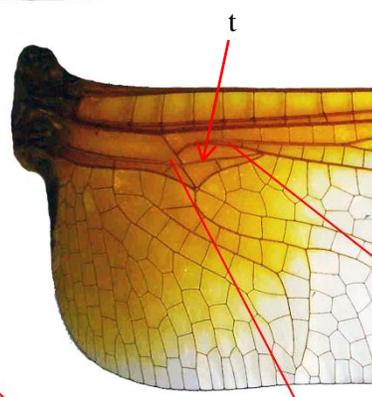
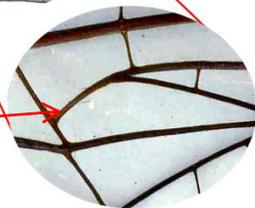
35



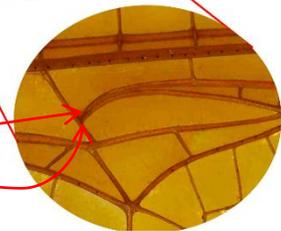
Figuras 30-35. Detalles de la cabeza de: 30) *Telebasis salva*, 31) *Acanthagrion quadratum*. Detalles de *Acanthagrion quadratum*: 32) ala anterior, 34) apéndices abdominales en vista lateral. Detalles de *Enallagma praevarum*: 33) ala anterior, 35) apéndices abdominales en vista lateral.



Sectores del arc partiendo de un tallo común

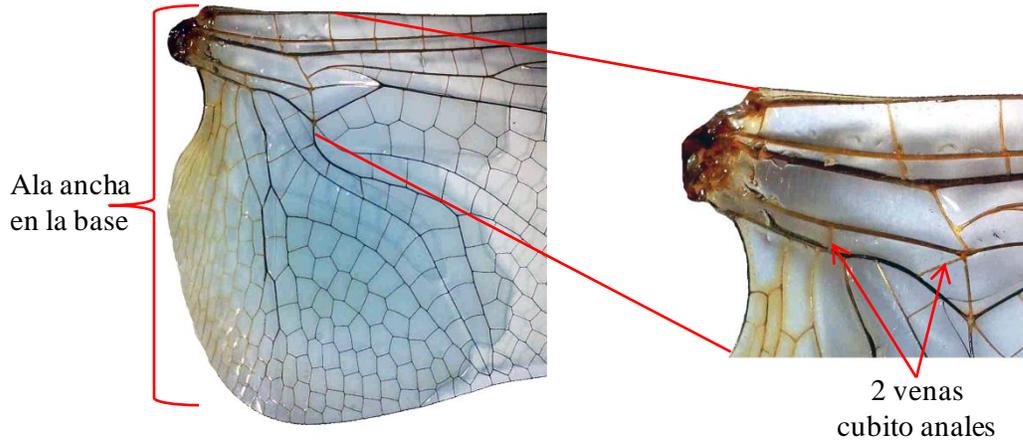


Sectores del arc partiendo independiente

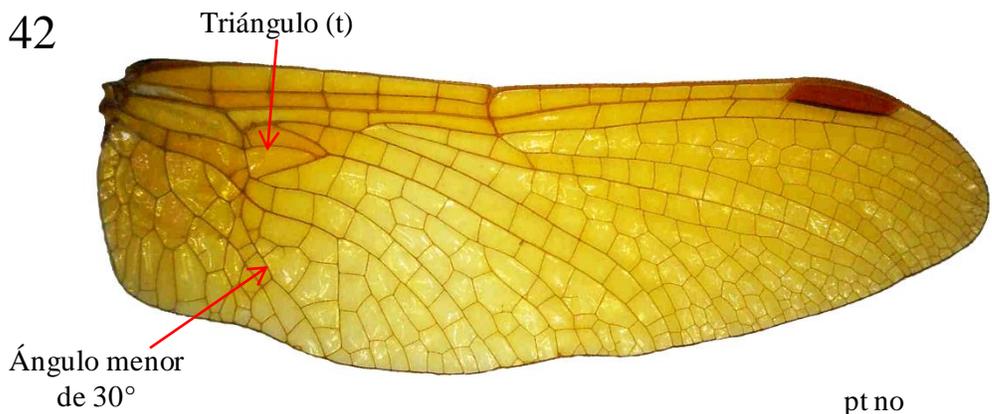


Figuras 36-40. 36) Ala posterior de *Cannaphila vibex*. Alas anteriores de: 37) *Libellula croceipennis*, 38) *Erythemis vesiculosa*. Detalles de las alas posteriores de: 39) *Orthemis discolor*, 40) *Libellula croceipennis*.

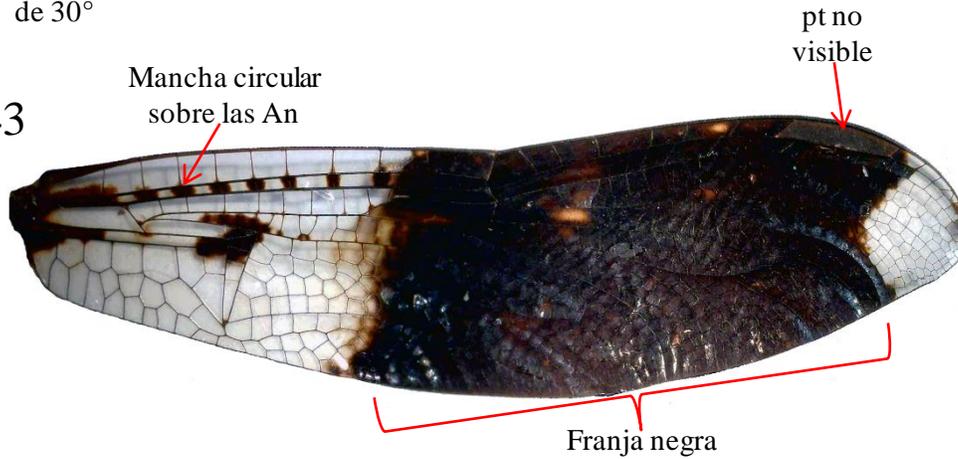
41



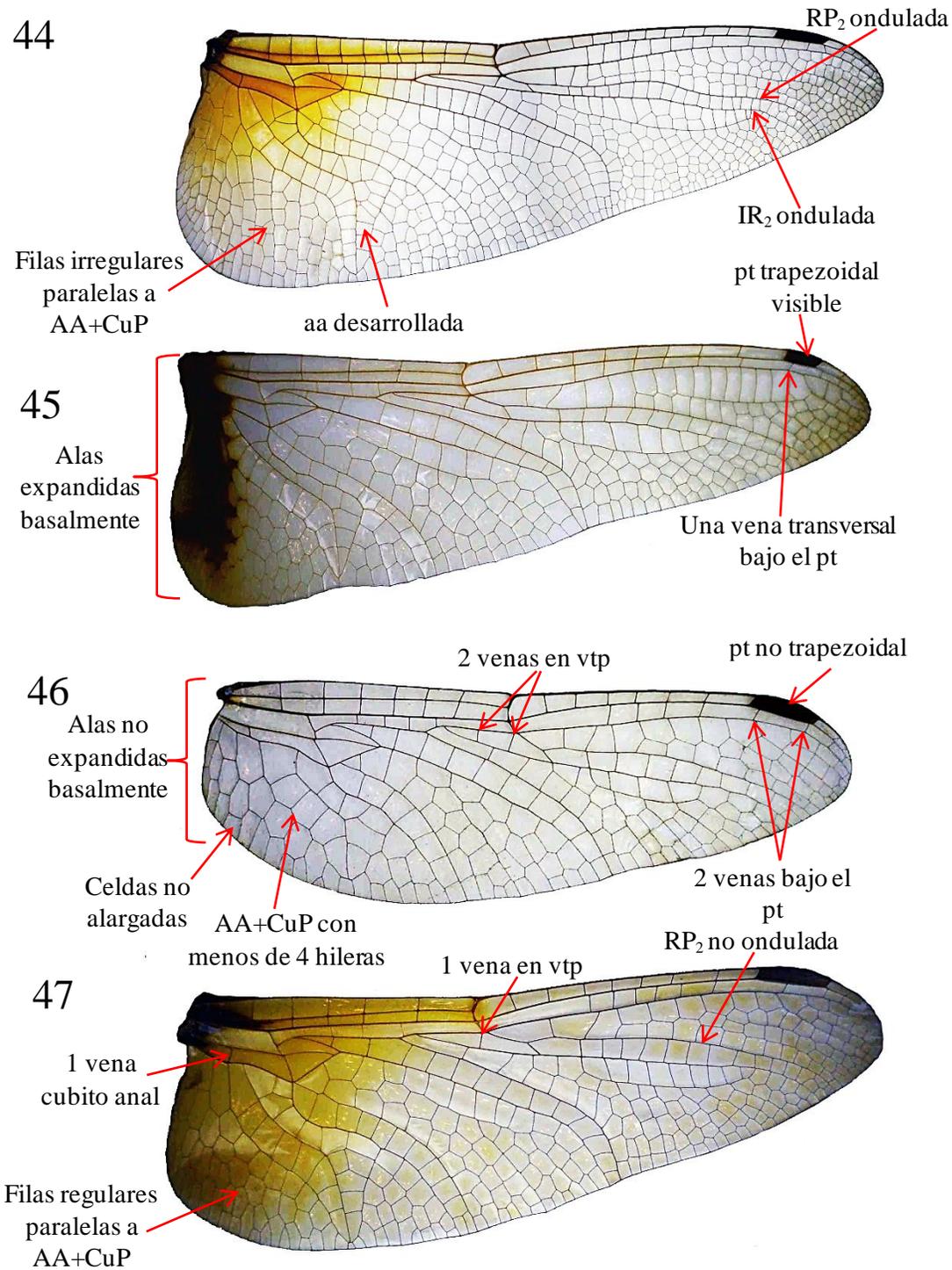
42



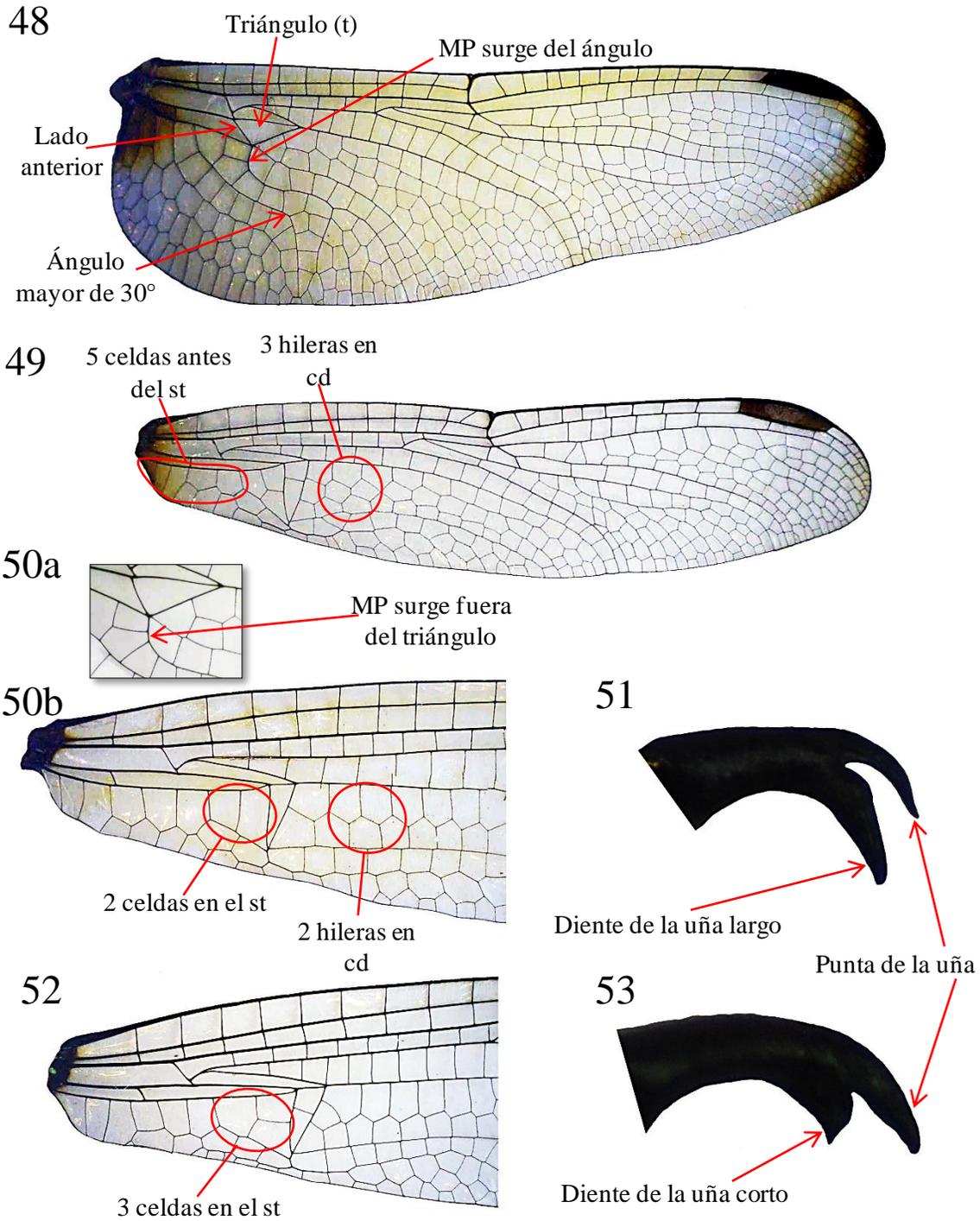
43



Figuras 41-43. Detalle del ala posterior de: 41) *Pantala flavescens*, 42) *Perithemis intensa*. 43) Detalles del ala anterior de *Pseudoleon superbus*.

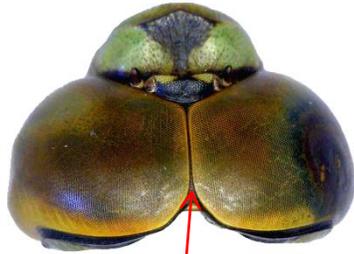


Figuras 44-47. Detalles de las alas posteriores de: 44) *Paltothemis lineatipes*, 45) *Miathyria marcella*, 46) *Micrathyria aequalis*, 47) *Sympetrum illotum*.



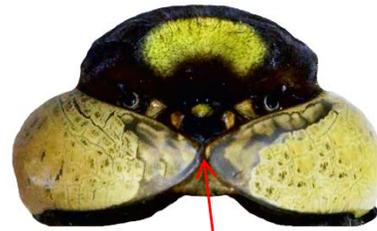
Figuras 48-53. 48) Detalles del ala posterior de *Dythemis sterilis*. 49) Detalles del ala anterior de *Erythrodiplax fusca*. Detalles de *Macrothemis pseudimitans*: 50a) ala posterior, 50b) ala anterior, 51) uñas tarsales. Detalles de *Brechmorhoga pertinax*: 52) ala anterior, 53) uñas tarsales.

54



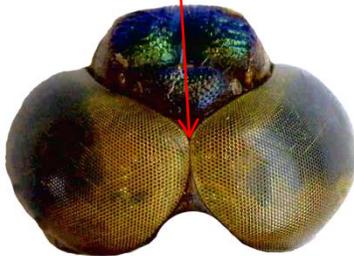
Ojos totalmente en contacto

55

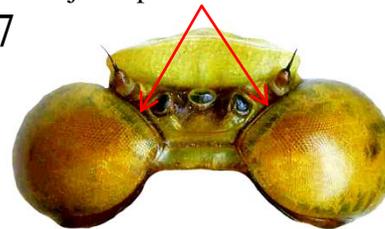


Ojos tocándose en un solo punto

56



57



Ojos separados sin tocarse

58



Cercos

Ovopositor
vestigial

59



60



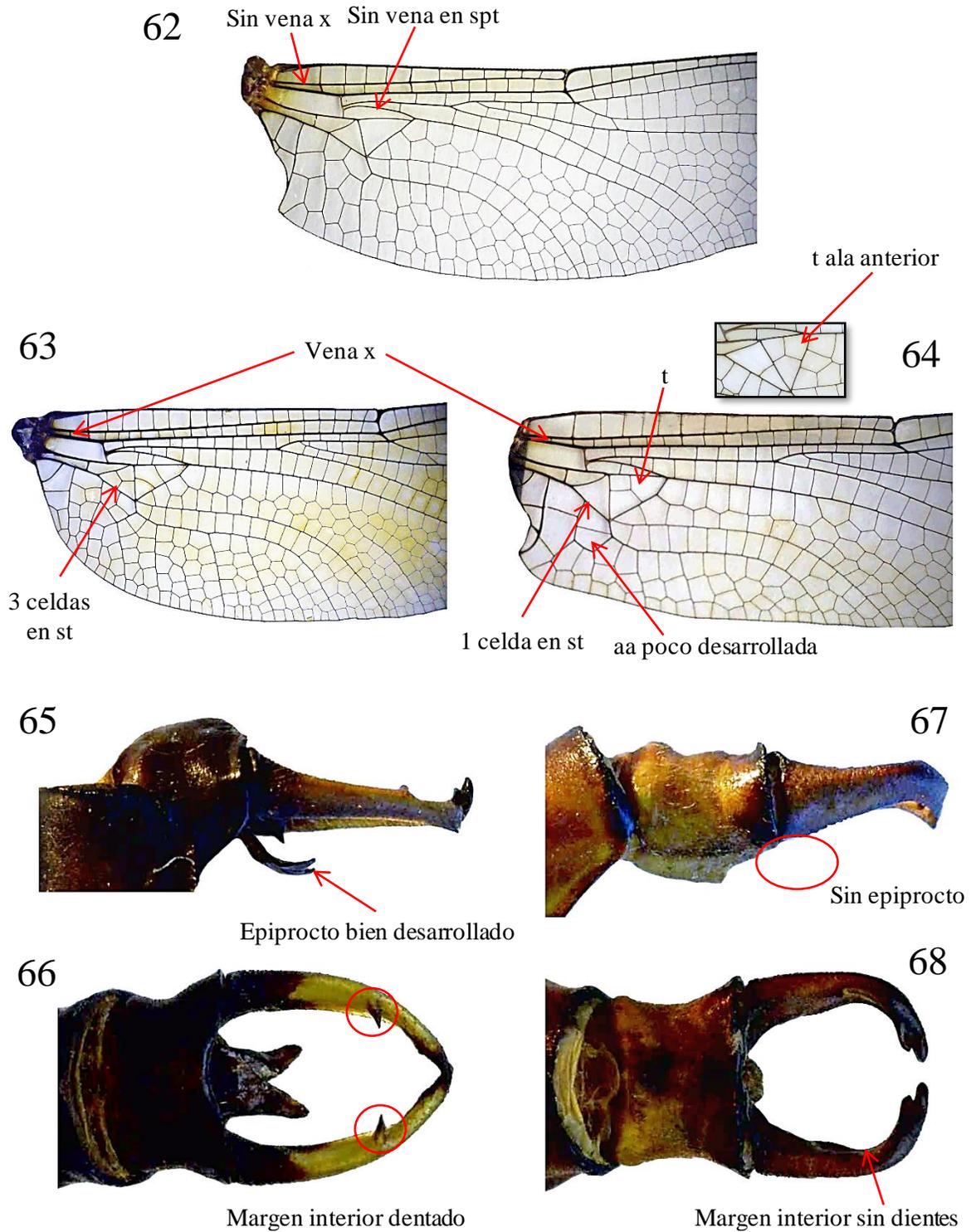
Cercos

Ovopositor

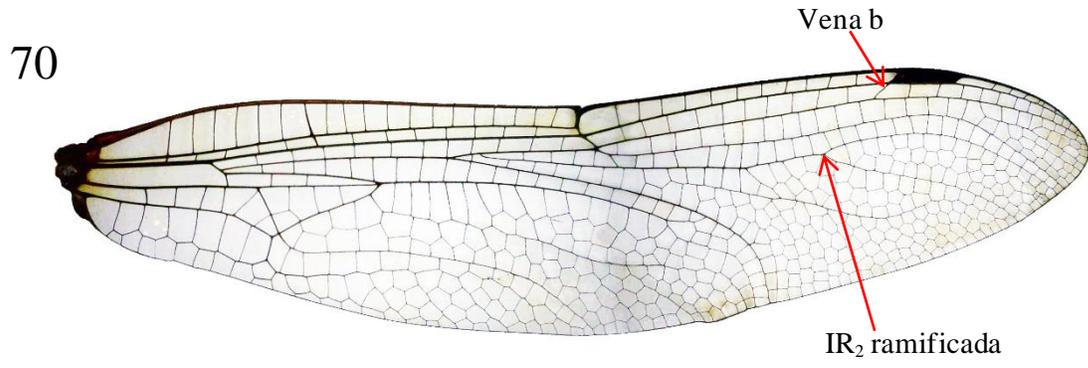
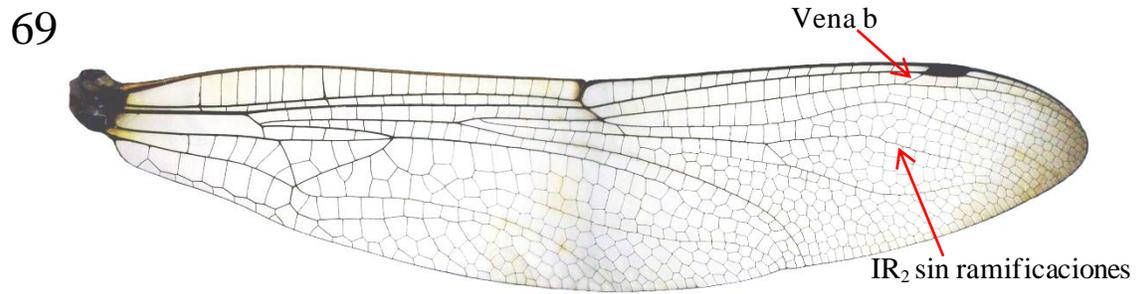
61



Figuras 54-61. Detalles de la cabeza en vista dorsal de: 54) *Remartinia luteipennis*, 55) *Cordulegaster diadema*, 56) *Brechmorhoga tepeaca*, 57) *Erpetogomphus bothrops*. Detalles del ovopositor de *Phyllogomphoides suasus*: 58) vista lateral, 59) vista ventral. Detalles del ovopositor de *Oplonaeschna armata*: 60) vista lateral, 61) vista ventral.

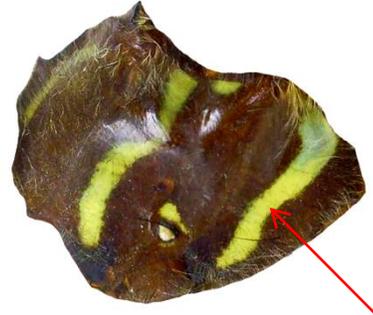


Figuras 62-68. Detalles del ala posterior de: 62) *Erpetogomphus bothrops*, 63) *Phyllogomphoides suasus*, 64) *Phyllocycla breviphylla*. Detalles de los apéndices abdominales de *Phyllogomphoides suasus*: 65) vista lateral, 66) vista dorsal. Detalles de los apéndices abdominales de *Phyllocycla breviphylla*: 67) vista lateral, 68) vista dorsal.



Figuras 69-74. Detalles del ala anterior de: 69) *Oplonaeschna armata*, 70) *Rhionaeschna jalapensis*. Detalles de los apéndices abdominales de *Oplonaeschna armata*: 71) vista lateral, 72) vista dorsal. Detalles de los apéndices abdominales de *Remartinia luteipennis*: 73) vista lateral, 74) vista dorsal.

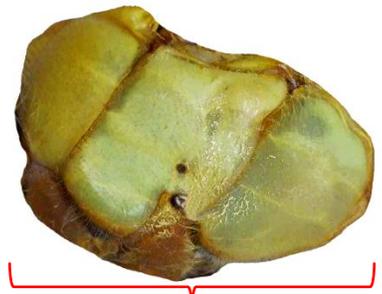
75



76



77



Tórax color uniforme sin bandas

Bandas laterales

78



79



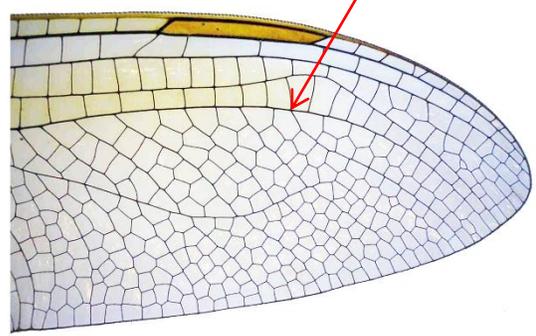
81



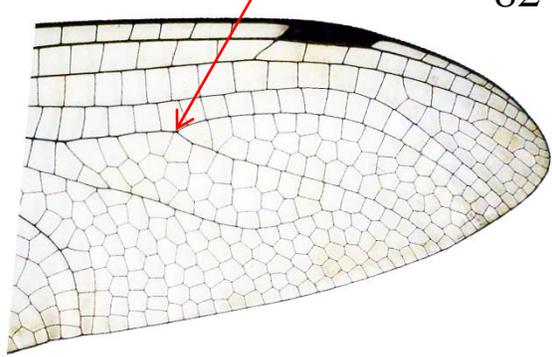
IR₂ bifurcada en el final del pt

IR₂ bifurcada antes del pt

80



82



Figuras 75-82. Detalles del tórax de: 75) *Oplonaeschna armata*, 76) *Remartinia luteipennis*, 77) *Anax junius*, 78) *Rhionaeschna jalapensis*. Detalles de *Anax junius*: 79) apéndices abdominales en vista dorsal, 80) área distal del ala anterior. Detalles de *Rhionaeschna psilus*: 81) apéndices abdominales en vista dorsal, 82) área distal del ala anterior.

C. Completitud del inventario

La Cruz de Tenango-Agua Zarca (2,450 m)

En este sitio se registran tres familias, nueve géneros y 13 especies. Esta es la localidad ubicada a mayor altitud y con menor riqueza de especies. La completitud del inventario para la época de sequía fue del 86% (Bootstrap) y 76% (sample coverage); para la época de lluvias fue del 97% (Bootstrap) y 100% (sample coverage); mientras que la completitud total tuvo 87% (Bootstrap) y 84% (sample coverage). Se encontró que 11 especies son exclusivas para la época de sequía, una para la temporada de lluvias y una se comparte entre ambas épocas. De acuerdo a los intervalos de confianza, existen diferencias significativas en la riqueza de especies entre época de sequía y época de lluvias (Fig. 83a).

Chila de Juárez (1,600 m)

Se registran ocho familias, 17 géneros y 25 especies, de las cuales ocho son exclusivas de sequía, cinco de lluvias y 12 son compartidas. La completitud del inventario de la época de sequía fue del 89% (Bootstrap) y 87% (sample coverage), para la época de lluvias del 88% (Bootstrap) y 83% (sample coverage) y la completitud total del 88% (Bootstrap) y 90% (sample coverage). De acuerdo a los intervalos de confianza, no existen diferencias significativas entre la riqueza de especies entre épocas (Fig. 80b).

Xilepa (1,000 m)

Se registran siete familias, 20 géneros y 28 especies, siendo tres de ellas exclusivas para la temporada de sequía, nueve para la época de lluvias y 16 compartidas entre épocas. La completitud del inventario de la época de sequía fue del 80% (Bootstrap) y 83% (sample coverage), para la época de lluvias del 86% (Bootstrap) y 78% (sample coverage), y la completitud total el 88% (Bootstrap) y 89% (sample coverage). De acuerdo a los intervalos de confianza, no existen diferencias significativas de la riqueza de especies entre las épocas de sequía y época de lluvias ya que se superponen, sin embargo, se observa que, si se aumentará el número de muestras, es posible que las curvas se vayan alejando, llegando a existir diferencias entre la riqueza de ambas épocas (Fig. 83c).

Tlacuilotepec (450 m)

Se registraron seis familias, 21 géneros y 37 especies, teniendo una especie exclusiva en la temporada de sequía, 18 de la época de lluvias y 18 son compartidas. La completitud del inventario de la época de sequía fue del 67% (Bootstrap) y 66% (sample coverage), para

la época de lluvias fue del 83% (Bootstrap) y 71% (sample coverage) y la completitud total tuvo 86% (Bootstrap) y 84% (sample coverage). De acuerdo a los intervalos de confianza, existen diferencias significativas entre la riqueza de especies entre época de sequía y época de lluvias (Fig. 83d). Con base en análisis anatómicos y moleculares, Vega-Sánchez *et al.* (2020) separaron a *Hetaerina americana* en dos especies, *Hetaerina calverti* la describieron como nueva especie. Se reanalizaron los individuos de esta especie colectados en esta localidad por Silva-Hurtado *et al.* (2020), lo que permite hacer la corrección en la identificación, en lugar de *Hetaerina americana* por *Hetaerina calverti*.

Coronel Tito Hernández (María Andrea) (100 m)

Esta localidad se encuentra en la menor altitud y tuvo la mayor riqueza de especies, registrando cinco familias, 25 géneros y 51 especies, con 17 de ellas exclusivas de la época de sequía, 14 para la temporada de lluvias y 22 se comparten. La completitud del inventario de la época de sequía fue de 86% (Bootstrap) y 77% (sample coverage), para la época de lluvias fue del 87% (Bootstrap) y 80% (sample coverage), y la completitud total tuvo 90% (Bootstrap) y 86% (sample coverage). De acuerdo a los intervalos de confianza, no existen diferencias significativas de la riqueza de especies entre épocas de sequía y época de lluvias (Fig. 83e). Se observa un patrón donde es posible que las riquezas entre épocas se alejen y sean diferentes con el aumento de las muestras. Con los datos extrapolados, al contrario del piso altitudinal de 1,600 m, la época de lluvias mantendrá una menor riqueza de especies que la época de sequía y, para alcanzar la asíntota se necesita un esfuerzo de muestreo similar en las dos temporadas. Esta localidad se presenta como la actual zona con mayor número de especies registradas hasta ahora para el estado de Puebla, superando el inventario de Cuevas-Yáñez (2007) de 46 especies para la localidad de la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo).

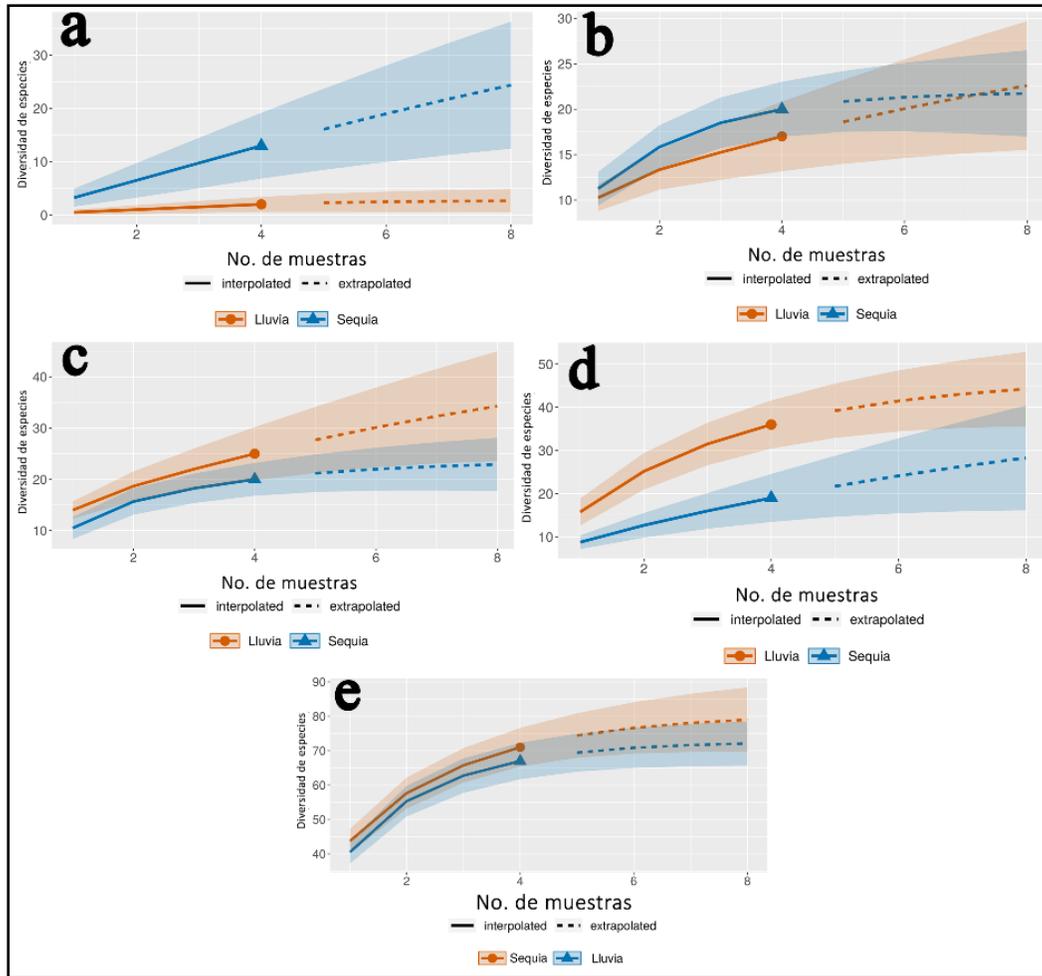


Figura 83. Diversidad de orden $q=0$ de las especies estimadas por época del año por altitud: **a)** 2,450 m; **b)** 1,600 m; **c)** 1,000 m; **d)** 450 m; **e)** 100 m (el sombreado muestra los intervalos de confianza).

La completitud de inventario total para el gradiente estudiado en la época de sequía fue del 90% (Bootstrap) y 89% (sample coverage), mientras que, para la época de lluvias fue del 90% (Bootstrap) y 88% (sample coverage). Por otra parte, no se observan diferencias significativas en la riqueza de especies entre las dos épocas (Fig. 84a); sin embargo, se observa algo similar a las altitudes de 1000 y 100 m, donde es posible que al aumentar el número de muestras se diferencien las riquezas de la época de lluvias y la época de sequía. Para la completitud anual se tiene el 90% (Bootstrap) y 93% (sample coverage). A pesar de que se obtuvieron completitudes altas o cercanas al 100%, apenas se comienza a ver una asíntota en la curva, estimando que el número aumentaría hasta superar las 100 especies (Fig. 84b).

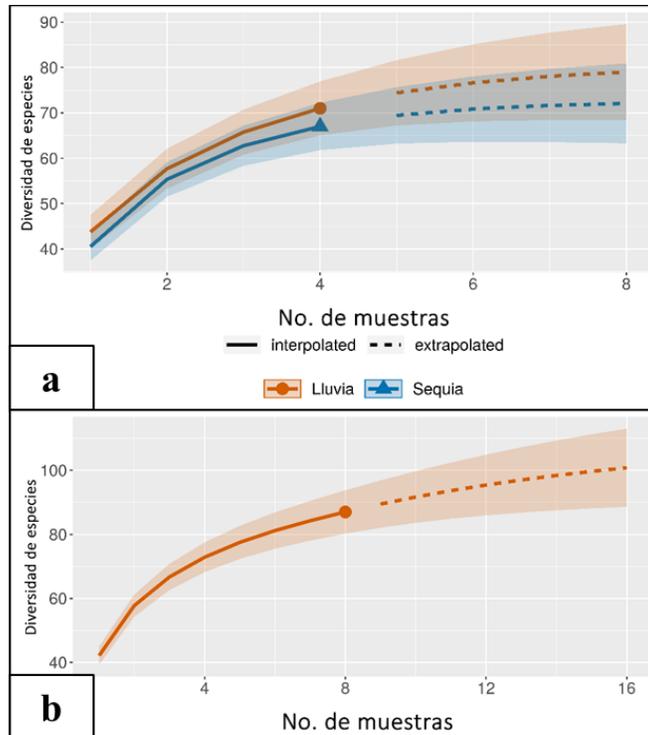


Figura 84. Diversidad de orden $q=0$ de las especies estimadas: **a)** por época de lluvias y sequía; **b)** Total del gradiente estudiado.

D. Riqueza y composición estacional del gradiente estudiado

La época de sequía registró 67 especies, con 16 de ellas exclusivas, junio resultó como el mes donde se colectaron más especies (49); mientras que la época de lluvias acumuló 71 especies, con 20 exclusivas para esta temporada y septiembre como el mes en el que se colectó mayor riqueza de especies (53). Finalmente, 51 especies se comparten entre ambas épocas. A pesar de que en la época de sequía se encontró una menor cantidad de especies, se observó que existe una variación que se comparte entre ambas épocas, teniendo meses con un aumento en su número total de especies, pero también meses donde disminuye el número de especies (Fig. 85).

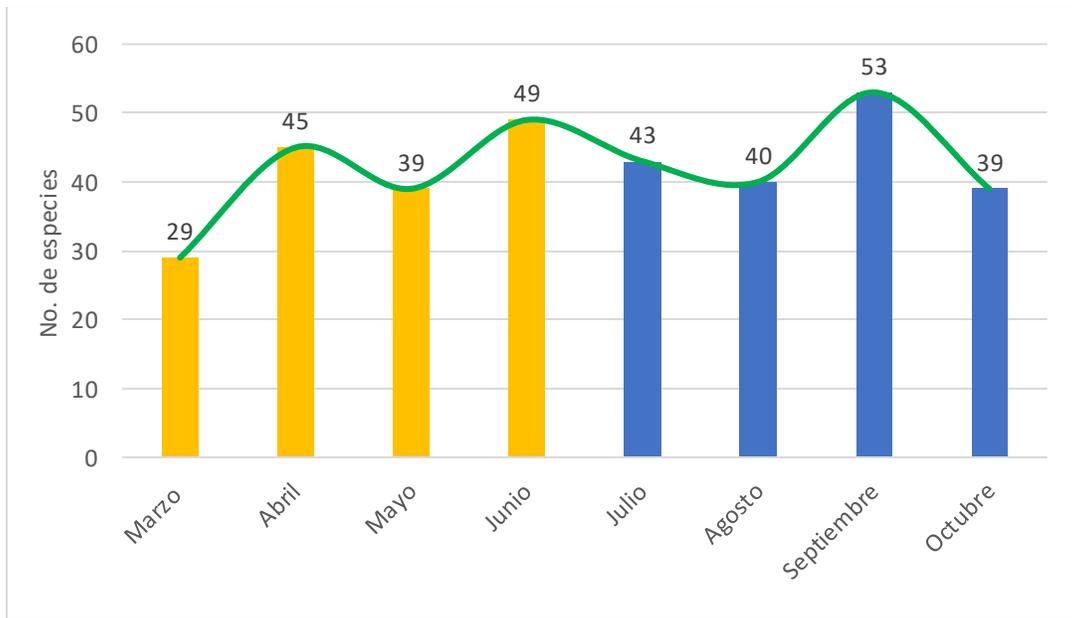


Figura 85. Número total de especies colectadas por mes de muestreo para el gradiente estudiado.

Se lograron observar algunos comportamientos particulares, por ejemplo, en el mes de julio en la localidad de Cnel. Tito Hernández ubicada a 100 m de altitud, se presencié la migración de *Pantala hymenaea*, la cual comienza con su viaje en verano y se dirige de Centroamérica hacia Norteamérica (Canadá) (Paulson *et al.*, 2014), se pudieron identificar grupos de hasta 20 o 30 individuos de esta especie volando y alimentándose en algunos sitios de la localidad.

E. Riqueza y composición altitudinal del gradiente estudiado

La localidad a 100 m de altitud presentó el mayor número de especies (51), a pesar de que este sitio exhibe factores que pueden afectar a los odonatos directamente, como la contaminación o perturbación por actividad humana (Fig. 86).

El patrón altitudinal que se aprecia consiste en un aumento de la riqueza específica y la diversidad de especies conforme la altitud disminuye, se observa que entre las altitudes medias (1,000-1,600 m) no existen diferencias significativas. Mientras que los intervalos de confianza de la altitud de 450 m se sobreponen con los pisos altitudinales de los 100 m y 1000 m, mostrando que esta zona podría ser transicional entre las altitudes medias (1,000-1,600) y la altitud baja (100 m) (Fig. 86).

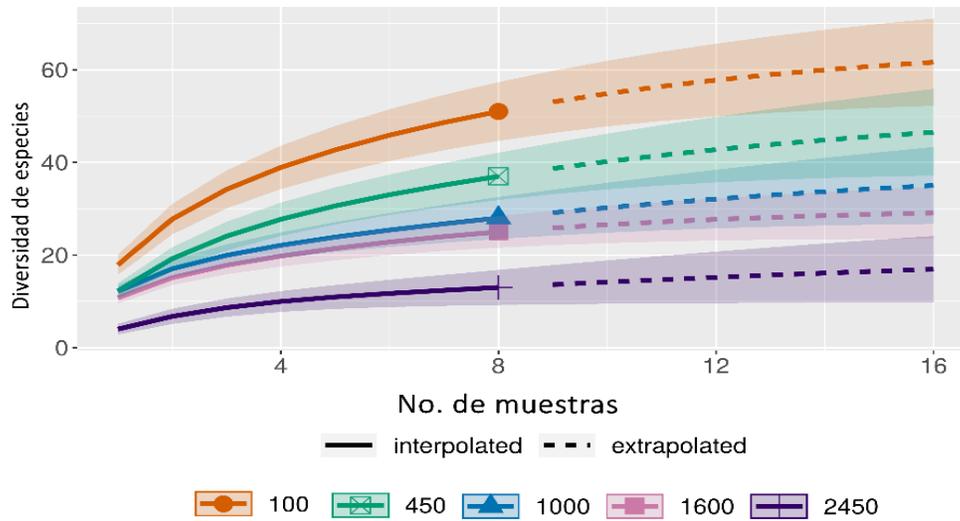


Figura 86. Curvas de riqueza de especies estimadas para cada piso altitudinal del gradiente estudiado.

Dividiendo las especies encontradas en su respectivo suborden, se observa que el suborden Zygoptera tiene un cambio en el número de especies de cuatro a 18 conforme la altitud decrece y en el número de géneros pasa de cuatro a ocho. En el suborden Anisoptera este aumento es más evidente, ya que el número cambia significativamente a diferencia de los Zygoptera, pasando de nueve especies en la mayor altitud a 33 en la altitud más baja y de cinco a 17 géneros (Figs. 87a y 87b).

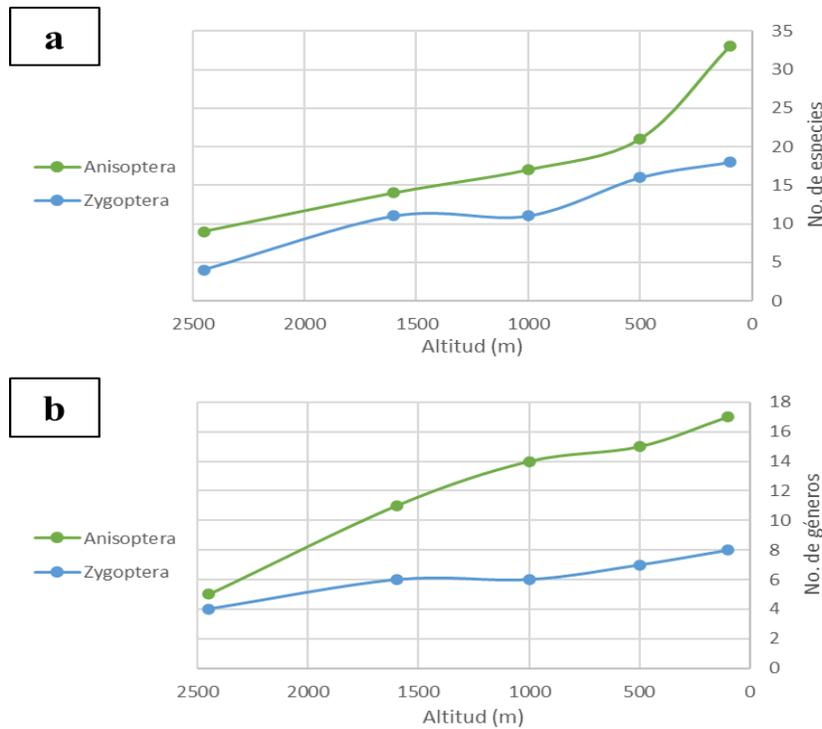


Figura 87. a) Acumulación de especies por suborden en cada piso altitudinal; **b)** acumulación de géneros por suborden en cada piso altitudinal.

F. Diversidad beta por épocas y pisos altitudinales

El análisis de diversidad beta por épocas se realizó con el estimador de Jaccard, obteniendo una diferencia del 41% entre las épocas de sequía y lluvias. El análisis de PERMANOVA mostró que existen diferencias significativas en la riqueza de especies entre ambas épocas en cada una de las localidades ($F_{\text{pseud}}=3.3592$, $df=1$, $p=0.001$) (Fig. 88a). A su vez, se pudo observar que el factor altitudinal tiene un mayor peso que el factor estacional, ya que a pesar de que algunos meses se agruparon en su respectiva época, también se agruparon de acuerdo a su altitud.

El análisis de PERMANOVA por altitudes mostró que existen diferencias significativas en la riqueza de especies entre los distintos pisos altitudinales ($F_{\text{pseud}}=8.8217$, $df=4$, $p=0.001$) (Fig. 88b). Los análisis de pruebas pareadas mostraron diferencias significativas entre los pisos altitudinales (Cuadro 4). Además, se agruparon los datos en sus respectivas altitudes y como se ha mencionado anteriormente se identificaron tres grupos altitudinales: altitudes altas (más de 2,000 m), altitudes medias (1,000-2,000 m) y altitudes bajas (menores a 1,000 m).

Cuadro 4. Análisis de pruebas pareadas entre los distintos pisos altitudinales (Pseudo-F representa el estadístico F y p (perm) el valor de P obtenido por permutaciones).

| Grupos (altitud) | Pseudo-F | p (perm) |
|------------------|----------|----------|
| 100, 450 | 2.3183 | 0.001 |
| 100, 1000 | 2.9197 | 0.001 |
| 100, 1600 | 3.1787 | 0.001 |
| 100, 2450 | 3.3272 | 0.001 |
| 450, 1000 | 2.3988 | 0.001 |
| 450, 1600 | 2.7902 | 0.001 |
| 450, 2450 | 3.3013 | 0.001 |
| 1000, 1600 | 2.0899 | 0.002 |
| 1000, 2450 | 3.7299 | 0.001 |
| 1600, 2450 | 3.6673 | 0.001 |

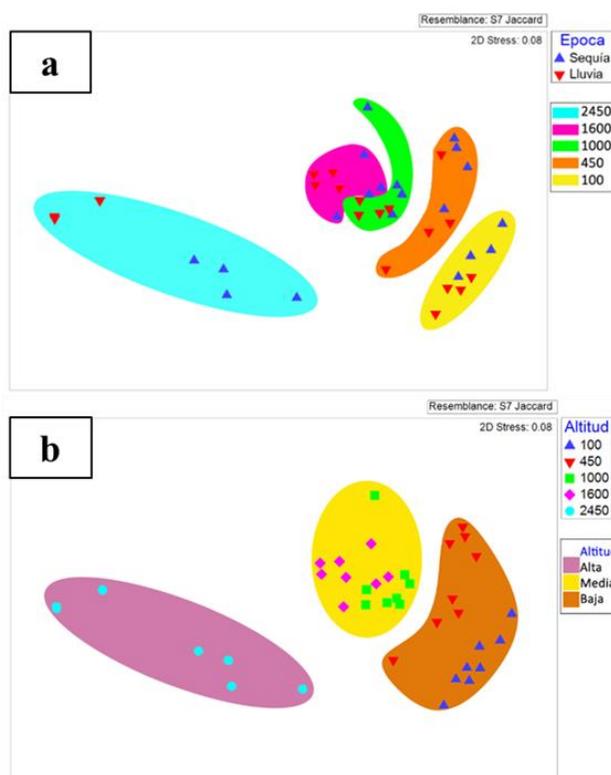


Figura 88. Escalamiento multidimensional (MDS) empleando el índice de Jaccard: **a)** tomando como factor los meses de muestreo (los triángulos de color azul corresponden a la época de sequía y los de color rojo a la época de lluvias); **b)** tomando como factor la altitud.

El análisis de diversidad beta de acuerdo con Baselga (2010) mostró valores altos (81% en promedio) entre todos los pisos altitudinales, el recambio de especies fue mayor que el anidamiento en casi todas las altitudes. El recambio de especies se mantuvo en un valor promedio del 47%, mientras que en el anidamiento los valores más altos obtenidos son en la comparación con la altitud de los 2,450 m con los 450 y 100 m (Cuadro 5, Fig. 89). A su vez se observó un aumento en el valor del anidamiento conforme el gradiente altitudinal va disminuyendo teniendo valores muy bajos en las altitudes más altas y valores más altos en las altitudes bajas (Cuadro 5, Fig. 89).

Esta tendencia del aumento del valor conforme disminuye la altitud, se pudo observar en la beta total cuando se realizaron las comparaciones de las altitudes con la localidad de los 2,450 m teniendo entre el 85 y 98% de beta total. Mientras que, al comparar los pisos altitudinales con la localidad más baja (100 m) los valores llegan a ser similares oscilando entre el 60 y el 98% (Cuadro 5, Fig. 89). La menor disimilitud se encontró en los pisos altitudinales medios (1,000-1,600 m) con 61% y en los bajos (100-450 m) con 60% (Cuadro 5, Fig. 89).

Cuadro 5. Valores de disimilitud total en la composición de especies (entre parentesis está el valor de recambio y entre corchetes el de anidamiento).

| Altitud | 2450 m | 1600 m | 1000 m | 450 m |
|---------|--------------------|--------------------|--------------------|--------------------|
| 1600 m | 0.85 (0.48) [0.36] | | | |
| 1000 m | 0.92 (0.53) [0.39] | 0.61 (0.53) [0.08] | | |
| 450 m | 0.94 (0.43) [0.51] | 0.78 (0.55) [0.24] | 0.65 (0.46) [0.19] | |
| 100 m | 0.98 (0.38) [0.6] | 0.91 (0.54) [0.37] | 0.84 (0.5) [0.34] | 0.60 (0.38) [0.22] |

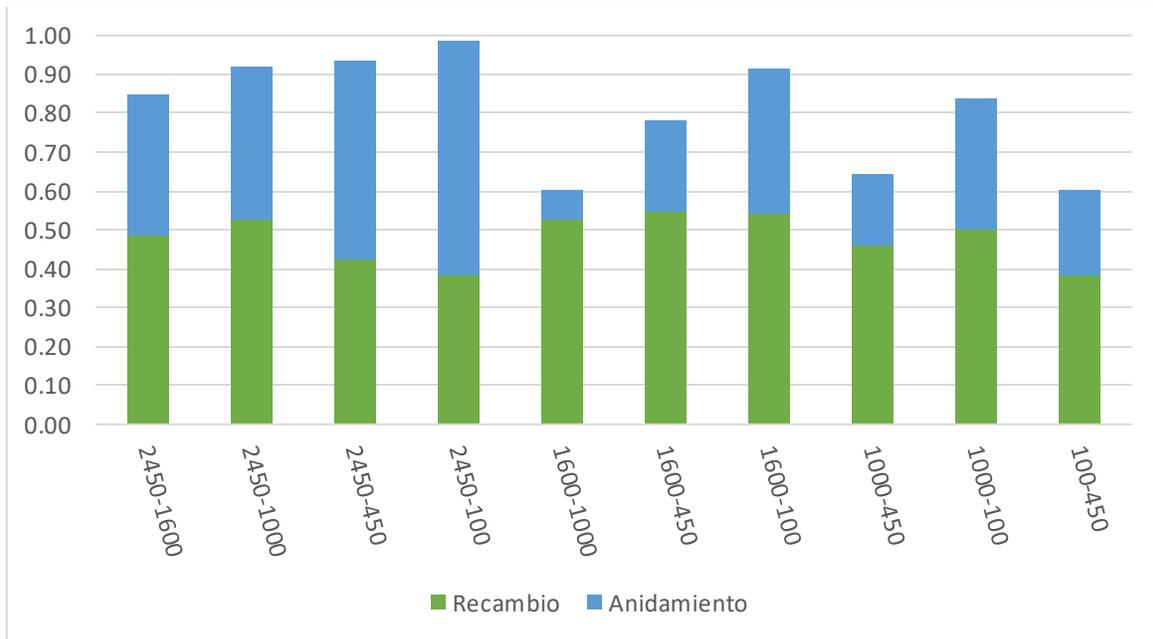


Figura 89. Disimilitud total en la composición de especies entre los pisos altitudinales.

Después de obtener los resultados de los análisis, se puede observar que el factor altitudinal influye significativamente en la riqueza y composición, ya sea en cada localidad o época, a pesar de que se comparten múltiples especies entre altitudes y meses, cada piso altitudinal y época cuenta con un número considerable de especies únicas, provocando que existan estas diferencias significativas entre los lugares (Fig. 90).

Con relación a las provincias biogeográficas, la Sierra Madre Oriental cuenta con 24 especies exclusivas, entre tres localidades que se encuentran dentro de ésta, teniendo un rango altitudinal de los 1,000 a los 2,450 m, y las especies que únicamente se encontraron en la provincia Veracruzana fueron 25, que se registraron a 100 m de altitud.

La localidad de Tlacuilotepec que se ubica a 450 m es una zona con una topografía y ecosistemas variados, el municipio tiene un rango altitudinal que va de menos de 500 m hasta superar los 1,000 m en algunas zonas (INEGI, 2009). De acuerdo con Morrone (2001) la Sierra Madre Oriental se ubica por sobre los 1500 m de altitud, mientras que la provincia Veracruzana se localiza en altitudes inferiores. Tomando en cuenta los datos de regionalización biogeográfica de Morrone (2019), la localidad se ubica dentro de la Sierra Madre Oriental y no en la provincia Veracruzana. Sin embargo, en este caso, la zona de muestreo (río San Marcos) se encuentra en un descenso altitudinal de una cañada con una

altitud relativamente baja, y tiene características que pueden corresponder a la provincia Veracruzana.

Se encontró una similitud de este piso altitudinal, con los 100 m y los 1,000 m de altitud, como se ha observado anteriormente donde la riqueza de especies entre estas tres zonas no tiene diferencias (Fig. 86). Esta localidad a 450 m de altitud aporta tres especies exclusivas para el lugar, comparte 17 especies con los 1,000 m y 25 con los 100 m de altitud (Fig. 90), y tiene valores de disimilitud bajos, 65% y 60% respectivamente (Cuadro 5, Fig. 89), las características y similitudes que presenta este piso altitudinal, pueden considerarse para proponer la localidad como una zona de transición entre las altitudes medias y las altitudes bajas.

A nivel estatal, el estado de Puebla es el que mayor número de especies aportó a este estudio con 81 de las 105 registradas para el estado (Paulson y González-Soriano, 2022), representando el 77.1% de la diversidad de Puebla, mientras que Hidalgo aportó seis especies de las 141 registradas (Escoto-Moreno *et al.*, 2020).

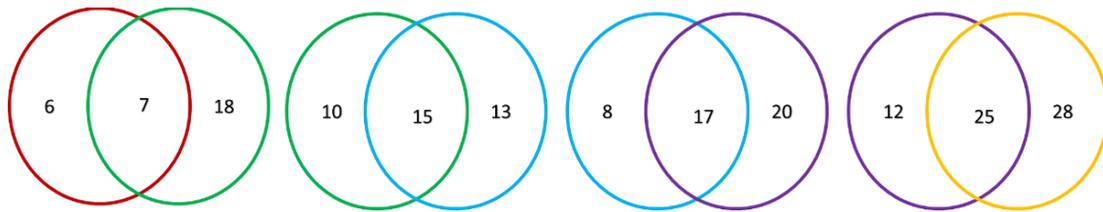


Figura 90. Diagramas de Venn donde se muestran las especies exclusivas y compartidas por épocas de muestreo entre localidades, siguiendo el sentido del gradiente altitudinal. Los colores representan cada altitud de estudio: rojo (2,450 m), verde (1,600 m), azul (1,000 m), morado (450 m), amarillo (100 m).

VIII. DISCUSIÓN

A. Lista taxonómica y clave de identificación

Los resultados obtenidos coinciden con trabajos realizados con anterioridad a nivel nacional, estatal y regional, donde resaltan la familia Coenagrionidae y Libellulidae, ya que cuentan con la mayor representatividad de las especies del país (Cuevas-Yáñez, 2007; González-Soriano *et al.*, 2011; González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya, 2009; Silva-Hurtado *et al.*, 2020).

En México, el suborden Anisoptera contiene más especies que Zygoptera (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014), con un total de 216 que representan el 59% de la diversidad de odonatos a nivel nacional, mientras que para Zygoptera se tienen 148 especies que constituyen el 41% restante (Paulson y González-Soriano, 2022). En gran parte de estudios regionales y locales dentro del país, se han registrado mayor cantidad de especies de anisópteros que de zigópteros, siendo común encontrar esta tendencia (González-Soriano *et al.*, 2011; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya, 2009; Silva-Hurtado *et al.*, 2020). Particularmente en este trabajo la proporción de los dos subórdenes es casi idéntica que la comentada a nivel nacional, esto es, casi 60% de especies de Anisoptera y cerca del 40% de especies pertenecientes a Zygoptera.

Se reportan nuevos registros de tres géneros (*Miathyria*, *Neoerythromma* y *Phyllocycla*) y 18 especies para el estado de Puebla, con la adición de éstos el número de especies aumenta de 110 a 128, esto coloca a Puebla en el lugar 10 de 32 en cuanto a diversidad de odonatos en el país se refiere.

Algunas de las especies reportadas por primera vez para Puebla, son de distribución restringida o poco comunes, como es el caso de *Erpetogomphus erici*, ya que suele confundirse comúnmente con *Erpetogomphus agkistrodon*, que solo se ha reportado para el estado de Veracruz (Novelo-Gutiérrez y Garrison, 1999; Paulson y González-Soriano, 2022). Además, es frecuente encontrarlas en los mismos hábitats de la Sierra Madre Oriental, los cuales cuentan con bosque mesófilo de montaña entre los 1,330 y 1,500 m de altitud (Novelo-Gutiérrez y Garrison, 1999). *Erpetogomphus erici* se encontró en la localidad de Chila de Juárez que se encuentra a 1,600 m de altitud y cuenta con una vegetación de bosque mesófilo de montaña, esto cumple con las características necesarias para la presencia de la especie (Novelo-Gutiérrez y Garrison, 1999).

En este estudio la zona donde se colectó esta especie fue Xilepa a una altitud de 1,000 m, en un claro dentro de vegetación de bosque tropical subcaducifolio, esta localidad se encuentra aproximadamente a 160 km en línea recta de Teocelo, Veracruz, uno de los lugares donde se ha registrado *E. viperinus* (Garrison, 1994). La colecta de esta especie en otro estado, lejos del lugar donde originalmente se pensaba que estaba restringida, abre diversas posibilidades para que esta y otras especies se continúen estudiando y buscando en lugares poco conocidos que cumplan con las características necesarias para su supervivencia.

Erpetogomphus viperinus es una especie endémica de México y sus únicos registros en el país provienen de municipios como Teocelo, Xico, Xalapa y Córdoba en el estado de Veracruz, se pensaba que su distribución estaba restringida al centro de Veracruz en altitudes de 800 a 1,300 m (Garrison, 1994).

Erythemis vesiculosa es una de las especies de odonatos migratorias que existen en el país y tiene una amplia distribución en el mismo y en el continente americano llegando a encontrarse desde Estados Unidos hasta Costa Rica (Palacino-Rodríguez, 2011; Paulson *et al.*, 2014).

La clave dicotómica elaborada para la identificación de los géneros colectados en el gradiente estudiado es de las pocas claves que se han elaborado para los odonatos específicamente del estado de Puebla, sin mencionar la elaborada por Silva-Hurtado (2019) para la localidad de Tlacuilotepec en Puebla, la cual se hizo para 37 especies. Además, la clave realizada en esta investigación al ser para el nivel de género, contener las imágenes y características generales de los géneros, facilita la identificación de odonatos adultos del estado y de otros estados que tengan una composición de odonatos similar.

B. Diversidad alfa y completitud del inventario por época y piso altitudinal

Generalmente los estimadores no paramétricos como Bootstrap son usados para los invertebrados, ya que no se tiene una distribución estadística conocida para ellos (Villareal *et al.*, 2006). Los dos estimadores utilizados toman en cuenta principalmente las especies raras (uniques y duplicates), siendo dos estimadores adecuados, ya que en el caso de este estudio se obtuvieron muchas especies únicas o poco comunes que solo llegaron a colectarse en una o dos muestras, considerando la incidencia de las especies en cada mes de muestreo.

La completitud del inventario calculada para los pisos altitudinales y las épocas tuvieron valores iguales o mayores al 80%, y en algunos casos los valores estuvieron cercanos

al 100%, esto nos podría sugerir que no es necesario un esfuerzo de colecta mayor, porque se cuenta con el registro de la mayoría de las especies del gradiente. Para González-Oreja *et al.* (2010), el tener estas cifras tan altas se llegan a considerar como resultados sobrestimados. Sin embargo, generalmente los estimadores no paramétricos cuentan con el mismo modelo matemático y priorizan diferentes factores (singletones, doubletones, unives, duplicates, rareza, etc.), esto puede provocar que subestimen la riqueza de las especies en cualquier muestra asintótica, pero dichos sesgos, sobrestimaciones o subestimaciones pueden reducirse con un aumento del esfuerzo de muestreo (González-Oreja *et al.*, 2010). Por lo tanto, es posible que si se continua el aumento del número de muestras en el gradiente altitudinal, las completitudes del inventario pueden disminuir o mantenerse elevadas.

Los porcentajes de completitud del inventario a nivel local y regional oscilaron entre el 66 y el 100%, los valores mas bajos pueden deberse a distintos factores como especies migratorias o especies que no se lograron encontrar en estado adulto en el momento de la colecta, pero que probablemente pudieron estar presentes en forma juvenil en el agua. En algunos casos, tambien puede ocurrir que el sitio de colecta no cuenta con una alta diversidad de odonatos (Escoto-Moreno, 2015; Valenzuela-Rojas, 2015). Otra posible causa de la falta de completitud se puede deber a que algunas especies tienen periodos de actividad especificos, como los géneros *Gynacantha* y *Thriacanthagyna*, que son de hábitos crepusculares y solo se alimentan o vuelan en los amaneceres y atardeceres, en algunos casos se ha observado que se acercan a construcciones o casas con luz por las noches, por lo tanto, es difícil muestrearlas si se delimita un periodo de horas de colecta cuando el sol esta en su punto máximo (Paulson y Haber, 2021).

De acuerdo con Jiménez y Hortal (2003), a partir de proporciones que superan el 70%, se espera que la riqueza de especies alcance una asíntota. Sin embargo, en algunos casos no es así, ya que se debe conocer por lo menos un 95% del inventario, aunque es difícil que se llegue a estos porcentajes cercanos al 100%, debido a que la riqueza de especies y composición de la región o localidad varía con el tiempo, por diferentes causas como la reducción o aumento en la distribución de las especies, individuos raros o errantes (vagrants) y las condiciones naturales como las lluvias y sequias, que en su conjunto conforman las características que afectan directa y radicalmente la riqueza de las zonas (Adler y Lauenroth, 2003).

Tomando en cuenta lo antes mencionado, se podría considerar que las completitudes a nivel regional son buenas y harían falta unos pocos muestreos para completar el inventario del río San Marcos; sin embargo, a nivel local, como es el caso de Tlacuilotepec donde se obtuvo el 66% en época de sequía, sería necesario continuar con un mayor esfuerzo de muestreo, tomar en cuenta la colecta de individuos juveniles o colectar en los meses restantes del año, para lograr el objetivo de conseguir una completitud adecuada cercana al 100%.

En el caso del piso altitudinal a 2,450 m, se tuvo una mayor riqueza en la época de sequía, pero esto pudo deberse a que los datos se vieron afectados por el cambio de localidad para la época de sequía, ya que durante la temporada de lluvias se muestreo en un sitio diferente y se obtuvo una riqueza baja (2) pero una completitud cercana al 100%, mientras la época de sequía tuvo una riqueza de 12 especies con completitudes más bajas.

En México algunos de los estudios donde se han trabajado estimaciones de riqueza y diversidad son el de Escoto-Moreno *et al.* (2009), donde obtuvieron una adecuada completitud del inventario de más del 80% (Chao2) con 58 especies, 30 géneros y siete familias para el estado de Aguascalientes. En cambio, González-Soriano *et al.* (2011) registraron once familias, 49 géneros y 126 especies, obteniendo completitudes relativamente bajas con el estimador Chao2, de entre el 60 y 70% para la Huasteca Potosina, en este caso se muestreo un área muy extensa y con un mayor número de localidades, además de que incluyeron el conocimiento de colectas históricas no publicadas de la expedición de Beatty a finales de los 50s y principios de los 60s, junto con otras colectas de los 80s y 90s, González-Soriano *et al.* (2011) concluyeron que la huasteca potosina es el segundo hotspot de odonatos en México.

En el caso del estudio de Escoto-Moreno *et al.* (2009), se registró un menor número de especies y completitud del inventario que en esta investigación, esto puede deberse al menor número de especies que se encuentran en el estado de Aguascalientes, en comparación con el estado de Puebla o Hidalgo; mientras que González-Soriano *et al.* (2011), a pesar de registrar un mayor número de especies, no alcanzaron completitudes cercanas al 100%, con lo que se infiere que falta un porcentaje amplio de especies de odonatos por registrar. Las características ecológicas como el clima, tipo de vegetación, altitud, temperatura, entre otros, son factores que pueden influir en la diversidad de los organismos incluyendo a los odonatos, por lo tanto, en algunos casos aunque se tenga un esfuerzo de muestreo adecuado en una zona

de muestreo extensa o se colecten muchas especies, no se asegura que las completitudes del inventario se vayan a lograr al 100% (Adler y Lauenroth, 2003).

Gómez-Anaya *et al.* (2011), en su investigación con larvas de la Sierra de Coalcomán, Michoacán, registraron 75 especies, 28 géneros y ocho familias, que fueron colectadas en cinco localidades durante las temporadas de sequía y lluvia. Obtuvieron el 72.8% de completitud del inventario de acuerdo con el estimador Chao2. En otro estudio realizado por Escoto-Moreno (2015) en los bosques mesófilos de montaña de Hidalgo y Veracruz, en el que se colectaron individuos adultos y juveniles, se alcanzó el 76% de completitud del inventario según la función de Clench, mientras que con los estimadores Chao2 fue del 71% y Jack2 del 66%, estas completitudes resultaron del registro de 60 especies y siete morfoespecies, 32 géneros y nueve familias.

Una de las principales diferencias que existen entre los trabajos previamente mencionados y el presente es la colecta de los ejemplares, Escoto-Moreno (2015) enfocó su muestreo mayormente en adultos colectando 958 adultos y 180 larvas; mientras que, Gómez-Anaya *et al.* (2011) colectaron un total de 12,245 larvas de odonatos, algo que sería muy complicado o imposible de hacer con individuos adultos, debido a que las larvas se encuentran en mayor cantidad por la estrategia reproductiva y de supervivencia que este orden ha desarrollado, teniendo múltiples ovoposiciones en las cuales se pueden llegar a poner miles de huevos, además se han documentado especies que suelen permanecer hasta siete años en estado larval y cuando pasan a la etapa adulta tienen un tiempo de vida muy corto (Corbet, 1980; 1999).

Se debe considerar el estudio de todas las fases del desarrollo, tanto las juveniles como los adultos, ya que pueden complementar tanto los análisis de diversidad como la completitud de los inventarios, y se pueden conocer otros aspectos como el ciclo de vida de las especies (Gómez-Anaya, 2008). En el trabajo de Escoto-Moreno (2015), a pesar de su enfoque principalmente en los adultos, las larvas representaron aproximadamente entre el 7-12% de la completitud del inventario que no se obtuvo con adultos. Sin embargo, como se observó en algunos de los estudios mencionados, la colecta mixta de etapas juveniles y adultas no significa que se asegure la obtención del 100% de la completitud del inventario de las zonas estudiadas.

Las probables causas por la que no se obtienen completitudes de inventario altas, puede deberse a la colecta en campo, ya que, dependerá de si el colector se enfoca en la colecta de adultos, larvas o ambos, además porque la mayoría de las especies en su estado adulto suelen distinguirse con mayor facilidad, debido a sus características morfológicas principalmente los colores, tamaños y formas, eso puede llevar al colector a tomar la decisión de realizar una captura específica o enfocada a adultos, e identificar más fácilmente cuales individuos capturar, mientras que con las larvas es un muestreo al azar, no se puede elegir que individuos deben colectarse, ya que la mayor parte de las especies de odonatos son similares en sus etapas juveniles y solo pueden diferenciarse por caracteres que se aprecian únicamente bajo un microscopio en el laboratorio (Corbet, 1980; Kalkman *et al.*, 2008).

C. Riqueza y composición estacional del gradiente estudiado

El río San Marcos tiene un gran potencial para la diversidad de odonatos y otros organismos debido a sus distintos microhábitats y ecosistemas (fitotelmata, huecos de troncos, escurrideros, pozas, etc.) que se desarrollan y cruzan por su cauce, promoviendo que las especies menos tolerantes a cambios ambientales, como la sucesión de las épocas de sequía y lluvias, altitud o cambios antrópicos (contaminación), estén continuamente presentes en el río, a diferencia de otras especies que no necesitan de condiciones específicas y sus requerimientos de supervivencia son menos complejos (Fincke, 1984; Ingley *et al.*, 2012).

Durante los meses de sequía en las localidades se observó una mayor frecuencia de adultos con respecto a la riqueza de especies, en esta época los individuos machos tienden a ser más abundantes, ya que tienen que preparar un lugar óptimo para la reproducción y defienden sus territorios de otros machos e inclusive de otras especies; mientras que para los meses de lluvias fue lo contrario, se observó un aumento en la riqueza y una disminución en la frecuencia de adultos, en la época de lluvias el objetivo principal es la reproducción, aumentando la probabilidad de ver más especies que regularmente no se encontrarían el resto del año en su fase adulta. Todo lo anterior son factores que pueden influir en lo observado respecto a la ocurrencia estacional (Valenzuela-Rojas, 2015).

A pesar de que las condiciones son óptimas, existieron especies que se representaron en una época, las especies exclusivas de la época de sequía se caracterizaron por encontrarse en hábitats que ocurren entre los meses de marzo a junio, en éstos el nivel del agua disminuye

y causa la formación de zonas lénticas como cauces con poco flujo, pequeños pantanos, charcas y pozas temporales o permanentes con vegetación acuática, las macrófitas emergentes de todos estos microhábitats son importantes, ya que las especies encontradas en esta época comúnmente suelen tener una ovoposición endofítica donde la hembra inserta los huevos dentro de la planta, como en *Rhionaeschna jalapensis* o la gran mayoría de zigópteros (*Hesperagrion heterodoxum*, *Ischnura denticollis*, *Neoerythromma cultellatum* o las especies del género *Enallagma*). También se pueden observar especies con ovoposición epifítica, como en las especies del género *Micrathyria*, donde se adhieren los huevos a la superficie de plantas o rocas (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Ramírez, 2010).

Por su parte, las especies exclusivas de la época de lluvias suelen tener preferencias por hábitats con flujos rápidos de agua o zonas de quebradas con rocas, por lo tanto, no es necesario la presencia de vegetación, y suelen tener una ovoposición exofítica donde la hembra vuela y deja caer los huevos directamente al agua. Los odonatos representativos de esta época son las especies de la familia Gomphidae y algunas especies migratorias como *Pantala hymenaea* o *Tramea onusta* (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Ramírez, 2010).

Es necesario tomar en cuenta que los odonatos tienen distintos tipos de ciclos de vida y varían dependiendo de la especie, existen especies bivoltinas o multivoltinas con un traslape generacional (se reproducen y tienen una emergencia continua del estado larval), y las especies univoltinas, que no tienen un traslape de generaciones, y necesitan de características específicas para su emergencia o reproducción, dependiendo la mayoría de su tiempo de vida, sea juvenil o adulta, de requisitos climáticos, estacionales o químicos, que son tan complejos y únicos para cada especie (Corbet y Brooks, 2008).

Como se ha mencionado, el río San Marcos, al ser un cuerpo de agua permanente con un flujo continuo de agua, cumple con ciertos requisitos que pueden promover la ocurrencia de especies migratorias, además de que otras especies no desaparecen en ningún momento del año, ya que desarrollan su ciclo biológico sin interrupciones en estos lugares, y se encuentran en formas juveniles y adultas, sin mencionar su mayor resistencia a los diferentes factores que afectan a otras especies, lo que les permite encontrarse en la mayoría de las localidades estudiadas y meses de muestreo.

Algunas de estas especies son *Libellula croceipennis*, *Macrothemis pseudimitans*, *Telebasis salva* y *Erythrodiplax fusca*, estos organismos suelen tener una mayor resistencia y tolerancia moderada a la contaminación. *Macrothemis pseudimitans* suele volar y reproducirse sobre pequeñas piscinas o pozas con corriente lenta que se forman en el caudal del río, a lo largo del año el único cambio que se puede observar en estas piscinas es la profundidad o el volumen de agua, así que no desaparecen en ningún momento (Paulson, 2009; Paulson y Haber, 2021; Ramírez, 2010). *Libellula croceipennis*, *Telebasis salva* y *Erythrodiplax fusca* tienen una preferencia por las charcas o lugares con agua estancada sin ningún tipo de corriente, con vegetación flotante o emergente en la superficie y que se conectan periódicamente con el caudal del río, suministrando un intercambio de oxígeno, nutrientes y permitiendo que otras especies acuáticas puedan acceder a las charcas y viceversa (Ramírez, 2010). Estos microhábitats siempre están presentes en las localidades estudiadas, inclusive, en época de sequía se forman debido al bajo flujo de agua y en época de lluvias por las inundaciones, esto provoca que tales especies no desaparezcan, ya que siempre cuentan con las condiciones que necesitan para reproducirse.

La composición de especies de los distintos pisos altitudinales se puede ver afectada por diversos factores como la estacionalidad, aunque existen excepciones, como las especies previamente mencionadas, que suelen tener dinámicas de respuesta distintas a otras especies, ya que son más resistentes, abundantes y con ciclos de vida que pueden modificarse, de acuerdo a los cambios y fluctuaciones ambientales, con ciclos de vida multivoltinos, y están presentes todo el tiempo tanto larvas como adultos, debido a un traslape de las generaciones (Abbott, 2011; Paulson, 2009; Paulson y Haber, 2021).

D. Riqueza y composición altitudinal del gradiente estudiado

El patrón altitudinal que se obtuvo concuerda con diversos trabajos a nivel nacional y mundial de odonatos (Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002; Gómez-Anaya *et al.*, 2011, Larrondo y Burrial, 2004; Samways, 1989), donde se puede observar un incremento en la riqueza de especies conforme la altitud disminuye, siendo la mayor acumulación de especies en las altitudes más bajas, los odonatos siguieron la tendencia de tener una mayor diversidad en sitios con características que están asociados a climas tropicales y temperaturas cálido-húmedas (Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002).

Con los resultados obtenidos se pudieron observar cambios provocados por el factor altitudinal, como en el suborden Anisoptera, en el que la riqueza de la familia Aeshnidae fue disminuyendo hasta el punto de no encontrar ninguna especie en la altitud más baja (100 m); la familia Cordulegastridae presentó una afinidad por una altitud media (1,600 m) encontrándose solo en el sitio de muestreo de Chila de Juárez, la única especie encontrada de esta familia, *Cordulegaster diadema* tiene una afinidad por sitios con cielos parcialmente nublados y climas frescos que se pueden encontrar en bosques con altitudes entre los 830-1,600 m (Alcock, 1985).

La familia Gomphidae tuvo como representantes a los géneros *Phyllocycla*, *Phyllogomphoides* y *Erpetogomphus*, los dos primeros con una afinidad tropical, sin embargo, *Phyllogomphoides* puede llegar a encontrarse en lugares de altitudes medias (1,000 m) donde existen características con climas frescos y temperaturas no tan altas, el género *Erpetogomphus* se puede localizar en zonas neárticas (Estados Unidos de América), su mayor diversidad de especies se encuentra en México y su distribución se extiende hasta las regiones de Centroamérica y Sudamérica, encontrándose en altitudes muy bajas (100 m) con una riqueza de especies alta en zonas con climas tropicales (Garrison, 1994; Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002). La familia Libellulidae tuvo la mayor dominancia en el río, además coincidió con el patrón altitudinal general, donde la riqueza aumentó mientras la altitud disminuía y tuvo representantes en todos los pisos altitudinales (Fig. 91).

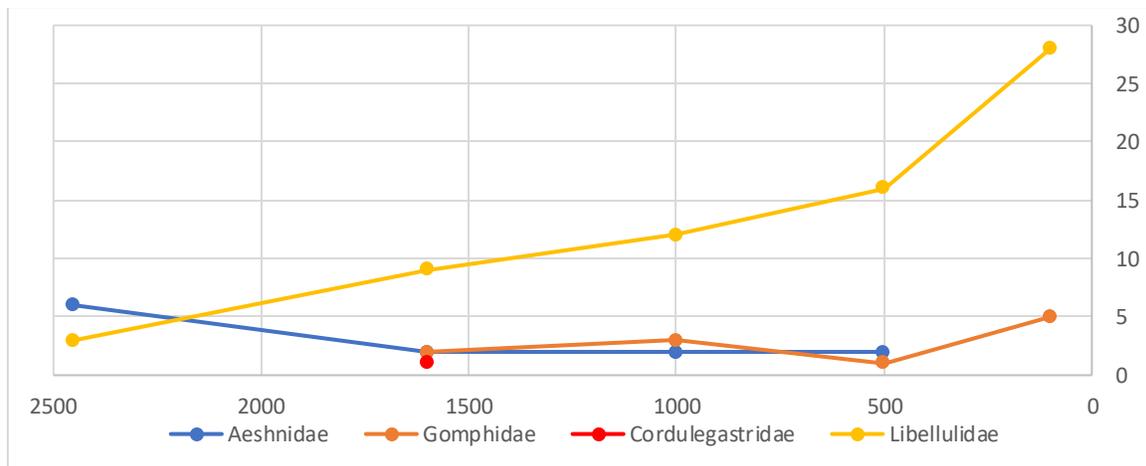


Figura 91. Riqueza total de especies por familia del suborden Anisoptera en cada piso altitudinal.

El suborden Zygoptera estuvo representado por la familia Thaumtoneuridae, la cual presento una exclusividad similar a la de la familia Cordulegastridae del suborden Anisoptera

por las altitudes medias (1,600 m), siendo *Paraphlebia zoe* la única especie representante de esta familia. Las familias Lestidae y Platystictidae registraron una sola especie, *Archilestes grandis* y *Palaemnema paulicoba* respectivamente, estas dos especies tienen una afinidad neotropical, en el caso de *Archilestes* se encontró en un rango altitudinal medio (1,000-1,600 m) y *Palaemnema paulicoba* en un rango altitudinal un poco más amplio que va de los 100 a los 1000 m (Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002).

Para la familia Calopterygidae se enfocó el análisis en el número de especies y no en el de géneros, ya que solo se cuenta con un género en México (*Hetaerina*) (Garrison, 1990), este género que es de afinidad neotropical, sus especies se colectaron en un rango altitudinal amplio de los 100 a los 1,600 m, a nivel de especie existieron exclusividades como *Hetaerina capitalis* y *Hetaerina vulnerata* que se encontraron a 1,600 m en una altitud media y *Hetaerina titia* se encontró únicamente en CTH a 100 m de altitud.

La familia Coenagrionidae al igual que la familia Libellulidae de Anisoptera, fue la de mayor riqueza y tuvo representantes en todas las altitudes, siguiendo el patrón altitudinal general de aumento de especies con un descenso de la altitud, esta familia al ser de la más diversas y estar compuesta por muchos géneros dificulta su estudio para comprender sus afinidades, algunos géneros que se postulan como de afinidad neártica por ejemplo *Ischnura*, suelen encontrarse en altitudes mayores a los 2,000 m, *Enallagma* se encontró en los 100 m y los 2,450 m de altura, con afinidades neotropicales se encuentran los géneros *Argia*, *Telebasis*, *Protoneura*, *Acanthagrion* y *Mecistogaster*, registrándose la mayor parte de ellas en altitudes bajas (100-450 m) (Abbott y Stewart, 1998; Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002). Existen algunas especies que se pueden encontrar con distribuciones restringidas provocadas por la Zona de Transición Mexicana, donde la intensa actividad volcánica formó grandes cadenas montañosas que aislaron a las especies de esta zona, y debido a la convergencia de las biotas neártica y neotropical, se ha creado una singular mezcla de organismos endémicos de este sitio como *Hesperagrion heterodoxum* que es la única especie existente de este género en el mundo, es endémica de México y tiene una afinidad por las tierras altas con baja incidencia solar y climas fríos, esta especie se encontró a 2,450 m de altitud (Carrillo Muñoz, 2014; Abbott *et al.*, 2022) (Fig. 92).

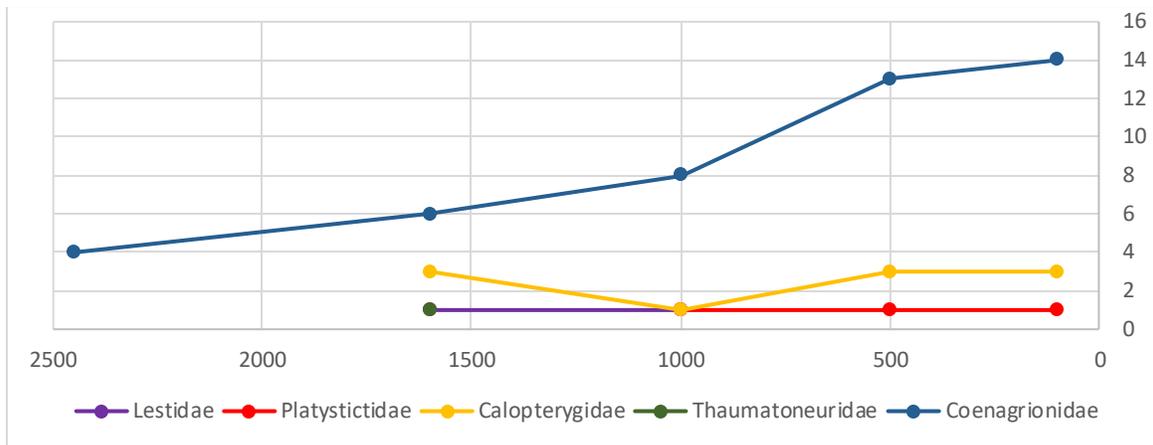


Figura 92. Riqueza total de especies por familia del suborden Zygoptera en cada piso altitudinal.

Se identificó un patrón similar al de los coleópteros estudiados por Amat y Reyes-Castillo (1999) y el de odonatos juveniles analizados por Gómez-Anaya *et al.* (2011), con lo cual se logró reconocer tres grupos de especies de acuerdo con sus distribuciones altitudinales, un grupo de grandes altitudes (2,450-2,300 m), un segundo grupo de altitudes intermedias (1,000-1,600 m) y el tercero de altitudes bajas (100-450 m). Algunos ejemplos de especies exclusivas que se encontraron en altitudes altas son *Rhionaeschna jalapensis*, *Hesperagrion heterodoxum*, *Ischnura denticollis* y *Oplonaeschna armata*, en altitudes medias *Hetaerina capitalis*, *Argia funcki*, *Brechmorhoga pertinax* y *Paltothemis lineatipes*, y en altitudes bajas *Neoerythromma cultellatum*, *Hetaerina calverti*, *Pseudoleon superbus* o en algunos casos hasta géneros completos como *Perithemis*, *Micrathyria* y *Phyllocycla*.

Se observó que existen algunas especies que solo se encuentran en altitudes específicas; sin embargo, existen algunas excepciones, como la de *Paraphlebia zoe*, que tiene una mayor afinidad por los bosques mesófilos de montaña (Escoto-Moreno y Márquez, 2012), por lo tanto, la presencia de esta especie estará determinada principalmente por la distribución de este tipo de vegetación e historia evolutiva del lugar y no tanto por la altitud. En este trabajo se encontró en la localidad de Chila de Juárez a 1,600 m de altitud, ya que esta zona presenta bosque mesófilo de montaña alterado por actividades humanas (cultivo y ganadería).

E. Diversidad beta por épocas y pisos altitudinales

La diversidad beta nos da un acercamiento a cómo se complementan y diferencian la diversidad local y regional (Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs, 2004), y su asociación con los distintos factores como la distancia entre sitios de muestreo, la heterogeneidad ambiental, la

altitud y latitud (Halffter y Moreno, 2005). Como se ha observado en los resultados de este estudio, la altitud y las épocas estacionales influyen en diferente medida en la diversidad a nivel local y regional. Componentes como gradientes altitudinales, cuerpos dulceacuícolas, microhábitats y vegetación juegan un papel importante, que se deben tomar en cuenta en trabajos con múltiples zonas de estudio, ya que, si los lugares comparados tienen una heterogeneidad ambiental, esto hace que el peso de los factores que influirán aumente y definan la composición de especies (Ricklefs, 2004; Halffter y Moreno, 2005). Otros aspectos que se pueden comparar, son los factores históricos a los que pertenece cada región o localidad (provincias biogeográficas, zonas de transición), esto provoca que comúnmente se incremente la tasa de recambio (Arita, 1997).

Lo mencionado anteriormente pudo ser observado en el gradiente altitudinal de la Sierra de Coalcomán, Michoacán (Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya, 2009), donde el recambio de especies fue más drástico en las zonas ubicadas en las laderas dirigidas hacia el mar, probablemente como resultado de la heterogeneidad del hábitat y la variación en el clima conforme la altitud disminuía. Por el contrario, las laderas en sentido opuesto que se dirigen hacia el centro del país tienen más o menos las mismas condiciones geomorfológicas e hidrológicas, así como una estructura de hábitat parecida, resultando en una riqueza y composición similar.

El gradiente altitudinal de este trabajo sigue el caudal del río San Marcos en dirección oeste-este y se dirige hacia el Golfo de México, por lo tanto, se esperaría que existan similitudes en los aspectos comentados por Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya (2009) con respecto a las laderas que se dirigen hacia el mar, manteniendo un recambio alto entre los distintos pisos altitudinales.

Oliveira-Junior *et al.* (2015) observaron que la altitud no es un factor que afecte a la diversidad de los odonatos; sin embargo, el cambio de vegetación y la urbanización condujo a cambios en la composición y riqueza de especies de odonatos, la calidad del hábitat afectó a los conjuntos de odonatos y se ha encontrado que las áreas moderadamente degradadas o que han tenido cambios físicos pueden albergar una gran riqueza de especies, debido a los cambios provocados por la actividad humana, llegando a perderse especies locales e introducirse especies generalistas o tolerantes a la degradación del hábitat. En el caso del gradiente altitudinal que se analizó en este estudio existen zonas con una degradación notoria

del ambiente, se han hecho cambios de uso de suelo transformándolos en zonas de cultivo y de pastoreo para ganado, en las altitudes bajas se extraen recursos como arena y rocas de las orillas del río, estas actividades provocan la formación de diferentes microhábitats que son poco comunes de encontrar de forma natural, por lo tanto, no se sabe si la diversidad de odonatos que se encontró en el momento de los muestreos es la original o es una mezcla de riqueza provocada por esta alteración del ambiente.

Algunos trabajos que tratan de explicar este fenómeno de la degradación del ambiente son los de Carvalho *et al.* (2013) y da Silva *et al.* (2013), los cuales no encontraron diferencias entre sitios alterados y conservados, analizando únicamente la riqueza total de especies. Sin embargo, cuando separaron esa riqueza entre los dos subórdenes, sí encontraron diferencias. Carvalho *et al.* (2013) señalan que en los anisópteros el número de especies estimadas es superior en áreas degradadas que en áreas preservadas, mientras que para los zigópteros se encontró lo contrario, el número estimado de especies fue mayor en los sitios preservados. Por su parte, da Silva *et al.* (2013) obtuvieron que la riqueza de especies para los dos subórdenes es mayor en las zonas conservadas y un poco más baja en ambientes deforestados. Sin embargo, existen otros autores que han observado un incremento en la riqueza de especies de odonatos en áreas deforestadas o zonas agrícolas (Ferreira-Peruquetti y de Marco, 2002; Ferreira-Peruquetti y Fonseca-Gessner, 2003).

En México, se han encontrado lugares con una alta diversidad de odonatos entre las que destacan la Sierra de Coalcomán en Michoacán con 116 especies (Novelo-Gutierrez y Gomez-Anaya, 2009), la Estación Biológica de Chamela, Jalisco, con 71 (González-Soriano *et al.*, 2004), la zona arqueológica de Calakmul, Campeche, con 71 (González-Soriano *et al.*, 2011), la Huasteca Potosina, San Luis Potosí, con 126 y Los Tuxtlas, Veracruz, con 139 especies. Los dos últimos sitios son considerados como el segundo y primer hotspot de odonatos en el país respectivamente (González-Soriano, 1997; González-Soriano *et al.*, 2011). Comparando los números de especies obtenidas en este estudio con los lugares antes mencionados, la diversidad registrada es notable, sin llegar a superar las cifras tan altas de los hotspots de México como Los Tuxtlas, la Huasteca Potosina o la Sierra de Coalcomán, pero sí a lugares como la Estación Biológica de Chamela o la zona arqueológica de Calakmul, que son lugares protegidos con poca degradación ambiental y condiciones óptimas para la supervivencia de diversos grupos; sin embargo, es posible que la transformación y

degradación del río San Marcos esté promoviendo o degradando la diversidad y riqueza, no solo de odonatos, si no también de otros organismos, por lo que este cuerpo dulceacuicola debe considerarse relevante a nivel nacional para su estudio y protección.

Algunas de las especies que habitan el río son poco comunes por su fenología y características necesarias para su supervivencia, tales como *Cordulegaster diadema*, *Paraphlebia zoe*, *Mecistogaster ornata* y las especies de los géneros *Erpetogomphus* y *Oplonaeschna*, las cuales necesitan de agua limpia con poca o nula contaminación para sobrevivir y reproducirse, en especial las especies *Mecistogaster ornata* y *Paraphlebia zoe*, puesto que su ovoposición suele llevarse a cabo en condiciones y sustratos específicos como los escurrideros o fitotelmata (Fincke, 1984; García *et al.*, 2016). Estos microhábitats y su fauna suelen ser endémicos y no pueden aparecer o colonizar el lugar después de una degradación ambiental, por lo tanto, tuvieron que existir antes de que la perturbación se manifestara y deben continuar protegiéndose de la degradación ambiental (Fincke, 1984; García *et al.*, 2016; Romo-Beltrán *et al.*, 2009).

Como se ha mencionado, algunas de las especies compartidas que pueden reflejar la similitud entre pisos altitudinales son *Libellula croceipennis*, *Macrothemis pseudimitans*, *Telebasis salva* y *Erythrodiplax fusca*, debido a su presencia en la mayoría de las altitudes y gran parte de los meses. Pero a su vez existen especies que pueden reflejar disimilitud y ser el factor que explique los valores tan altos obtenidos. Un ejemplo de esto es en el piso altitudinal a 2,450 m, donde se pueden observar especies tolerantes a las condiciones y climas fríos como *Rhionaeschna jalapensis*, *Hesperagrion heterodoxum* e *Ischnura denticollis* siendo exclusivas de esta altitud en el presente estudio.

En las altitudes medias, a pesar de que se obtuvo uno de los menores valores de beta (61%), su recambio es muy alto (53%) (Cuadro 5), pudiendo encontrarse especies poco comunes que no se encuentran en otros pisos altitudinales, reflejando que cada localidad cuenta con su propia diversidad. Como ejemplos de lo anterior están *Hetaerina capitalis*, *Cordulegaster diadema*, *Erpetogomphus erici* o el caso específico de *Paraphlebia zoe* que tiene una afinidad por los bosques mesófilos (Escoto-Moreno y Márquez, 2012), por lo que se encontró únicamente en los 1,600 m de altitud. Mientras que, en los 1,000 m se registran especies como *Argia percellulata*, *Erpetogomphus liopeltis* o *Epetogomphus viperinus*, esta última es una especie endémica poco común de observar, debido a que se pensaba que su

distribución estaba restringida al estado de Veracruz (Garrison, 1994; Paulson y González-Soriano, 2022). En las altitudes bajas (450-100 m) se obtuvo el valor más bajo de beta (60%), compartiéndose especies con afinidades por climas tropicales como *Argia oenea*, *Hetaerina calverti* o *Perithemis intensa* (Alonso-EguíaLis *et al.*, 2002). Sin embargo, se continúa la tendencia donde cada piso altitudinal cuenta con sus especies exclusivas, como *Protoneura cara* y *Erythemis collocata* que se colectaron solo a los 450 m; mientras que para los 100 m se tienen especies como *Neoerythromma cultellatum*, *Cannaphila insularis*, *Macrothemis inacuta* o inclusive géneros completos como *Micrathyria* o *Phyllocycla*.

Lo anterior puede darse debido a que las especies mueren o se mueven temporalmente, pero no son reemplazadas en ese tiempo de ausencia, así que existe un intercambio mínimo de especies entre las distintas altitudes y las localidades cuentan con su propia diversidad (Calderón-Patrón y Moreno, 2019)

Con las especies restringidas a las distintas altitudes y todos los factores y características que se han mencionado a lo largo de este trabajo, se promueve la presencia de una alta diversidad de odonatos, ya que las localidades mantienen un recambio entre altitudes facilitado por la conectividad que implica pertenecer al mismo río San Marcos. Se debe considerar investigar o estudiar la conectividad entre los pisos altitudinales y cómo la degradación está afectando positiva o negativamente a la diversidad de odonatos del lugar, para así conocer si existe flujo de especies entre zonas o si los individuos son pertenecientes a poblaciones aisladas o propias de la localidad, ya que los resultados mostraron un mayor recambio y no un intercambio de especies en la mayoría de los casos.

Algunos de estos organismos en su forma adulta son capaces de desplazarse grandes distancias, como las especies migratorias (*Erythemis vesiculosa*, *Pantala flavescens* y *Pantala hymenaea*), o distribuirse en distintos sitios del río como *Libellula croceipennis*, *Macrothemis pseudimitans*, *Erythrodiplax fusca* y *Telebasis salva*, aunque pueden existir otro tipo de desplazamientos, como en los individuos juveniles que habitan el medio acuático, llegando a ser arrastrados por las fuertes corrientes de agua a otros lugares del río que no habitaban anteriormente, y si éstos tienen una resistencia al movimiento y tolerancia a las características del nuevo sitio comenzaran con el proceso de colonización de éste (Silsby, 2001).

Los factores específicos como la temperatura, que predominan en cada una de las distintas altitudes estudiadas, pueden definir la composición y riqueza, y por lo tanto contribuir a la tasa de recambio o anidamiento. Eversham y Cooper (1998) observaron cómo se relaciona la riqueza de especies de odonatos con la temperatura en Gran Bretaña, donde predomina un clima frío con un rango de temperatura que va de los 8 a los 16°C, en este caso las temperaturas en verano son mejores predictores de la riqueza y composición de los odonatos, ya que se logró registrar el mayor número de especies, mientras que en el periodo de invierno se obtuvo una menor riqueza, y predominan especies adaptadas a las bajas temperaturas y que solo tienen presencia en esta estación del año.

Relacionando las observaciones de Eversham y Cooper (1998) con el gradiente altitudinal de este estudio, se puede definir que, en las zonas con altitudes superiores a los 2,000 m, que por lo general tienen temperaturas frías, únicamente se cuenta con la presencia de especies adaptadas a este tipo de factores.

Mientras que, en el resto del gradiente conforme la altitud disminuye, la temperatura aumenta hasta llegar a zonas bajas (menores a 1,000 m), donde se presenta una alta riqueza y diversidad de especies, además de tener una mejor representación para el gradiente, sin embargo, a pesar de contar con una composición de muchas especies, es muy poco probable que se registre la presencia de organismos con afinidades neárticas o de altitudes elevadas.

Por lo tanto, la temperatura, los hidroperíodos y otros factores promueven el recambio de especies, provocando una limitación de los organismos causada por sus características o tolerancia a los cambios de temperatura o en la humedad y precipitación de las zonas independientemente de la altitud.

Pero como se ha mencionado anteriormente, existen excepciones de especies con características únicas que pueden resistir cambios significativos, que llegan a afectar en mayor cantidad a otros taxones. Esta resistencia provoca que estén presentes en casi todas las altitudes estudiadas. Por lo tanto, el anidamiento puede observarse gracias a este conjunto de especies, apreciándose cómo existe una acumulación de especies conforme la altitud disminuye.

Diversos grupos de insectos suelen presentar patrones similares a los odonatos, como es el caso de los tricópteros (Razo-González *et al.*, en preparación), este orden de insectos acuáticos suele presentar una mayor riqueza en la época de lluvias y zonas con altitudes bajas

con temperaturas elevadas, además de tener un aumento en la diversidad beta con el aumento de la altitud. Razo-González *et al.* (en preparación), observaron una menor disimilitud entre los pisos altitudinales más cercanos, sin embargo, esta disimilitud se basa principalmente en el recambio y no en el anidamiento, este resultado es similar a lo obtenido en este estudio entre los grupos altitudinales medios y bajos, donde tienen la menor disimilitud, pero esta se compone principalmente por recambio (53% y 38% respectivamente).

Estos resultados pueden explicarse por los factores ambientales antes mencionados o por factores históricos (provincias biogeográficas), el alto recambio en el grupo altitudinal medio puede explicarse por los cambios en el tipo de vegetación, el piso altitudinal a 1,600 m presenta una vegetación de bosque mesófilo de montaña, caracterizándose por tener clima fresco y temperaturas no tan elevadas (Rzedowski, 2006), y suele presentar especies exclusivas como *Paraphlebia zoe*, mientras que el piso altitudinal de 1,000 m, tiene una vegetación de selva baja subcaducifolia con remanentes de *Pinus* sp., su clima es templado y con temperaturas más altas, presentándose una mezcla de especies de altitudes bajas y similares al piso altitudinal de 1,600 m.

Para el grupo altitudinal bajo, esta diferencia en el recambio puede deberse a los factores históricos y biogeográficos que se presentan en los pisos altitudinales, la localidad a 100 m de altitud, forma parte de la provincia Veracruzana, la cual tiene características neotropicales, este piso altitudinal presentó la mayor riqueza de especies de odonatos en el gradiente, además que se presenta como la nueva localidad donde se han registrado más especies en el estado de Puebla, esto demuestra la preferencia de los odonatos por las temperaturas elevadas. Por otra parte, la localidad a 450 m forma parte de la provincia de la Sierra Madre Oriental, la cual se encuentra por encima de los 1,500 m de latitud, sin embargo, este piso altitudinal presenta características similares a las de zonas de la provincia Veracruzana, tanto en temperatura, altitud y vegetación que comúnmente es de tipo subcaducifolia o perenne, ya que la provincia Veracruzana suele encontrarse en altitudes inferiores a los 1,000 m, la composición de especies encontrada en esta localidad se comprende de una mezcla de organismos de altitudes medias y altitudes bajas.

El tipo de vegetación es otro factor el cual puede promover el recambio, anidamiento o que existan exclusividades como es el caso que se ha mencionado de *Paraphlebia zoe* o *Cordulegaster diadema*, no se ha estudiado a profundidad la relación de la vegetación con la

diversidad o riqueza de los odonatos, sin embargo se conocen algunos componentes que deben estar presentes para que exista la presencia de ciertas especies, como por ejemplo, para el caso de especies con ovoposición endofítica u epifítica es necesario la presencia de plantas o macrófitas emergentes (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2014; Ramírez, 2010).

La influencia de factores bióticos, particularmente de la flora presente en cada piso altitudinal, también debe analizarse a profundidad, pues la relación de los factores históricos y de vegetación constituyen otro aspecto muy importante en la conformación de la riqueza y composición de las especies, es necesario tomar en cuenta que la historia biogeográfica y la actual distribución de los tipos de vegetación en México, ya que pueden actuar como un factor de especiación o restricción para distintos taxones (Pérez-Hernández y Zaragoza-Caballero, 2015), y con el complemento de las características del cuerpo de agua, en este caso el río San Marcos presenta principalmente zonas de aguas lólicas, sin embargo a su vez se logran encontrar zonas de aguas lénticas, la heterogeneidad de los habitats representan el soporte para la gran diversidad de odonatos. En el caso de este orden, el conjunto y mezcla de componentes y factores podría ser la causa de las exclusividades en distintas especies halladas en ciertos pisos altitudinales, esto reflejaría un alto reemplazo de especies entre los pisos altitudinales, más que en una diversidad alfa alta.

IX. CONCLUSIONES

El gradiente altitudinal estudiado en el río San Marcos mostró una alta diversidad de odonatos, a pesar de no haberse completado el muestreo en todo el caudal del río hasta su desembocadura. La diversidad se conformó por nueve familias, 38 géneros y 87 especies. Se encontró que este gradiente sigue pautas comúnmente encontradas en México, con las familias Coenagrionidae y Libellulidae como las mejores representadas en cuanto a número de especies. Con los primeros registros de 16 especies para Puebla se aumenta la cifra reportada para ese estado, con lo cual ocupa el décimo lugar de mayor diversidad de odonatos en México. Estos registros ayudan en mejorar el conocimiento del orden Odonata a nivel estatal y nacional.

La clave dicotómica a nivel de género y las imágenes que contiene significa un avance importante en la ayuda de la identificación de odonatos adultos de Puebla, Hidalgo y México, ya que, aunque su taxonomía está muy bien estudiada en el país, no existen claves de identificación para ciertos géneros y especies endémicas o presentes en sitios muy particulares; de igual manera, muchas de estas claves no contienen dibujos o imágenes precisas, lo cual dificulta la identificación taxonómica.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis planteada en el inicio del trabajo, ya que se encontró que los odonatos siguen un patrón altitudinal positivo de incremento en su riqueza específica y de diversidad conforme la altitud disminuye, con riqueza de especies alta en pisos altitudinales bajos, esto coincide con lo reportado en varios trabajos a nivel nacional y mundial.

Las completitudes del inventario cercanas al 100%, señalan que el esfuerzo de muestreo fue adecuado en la mayoría de pisos altitudinales y se conoce la mayor parte de la diversidad de odonatos; sin embargo, en las altitudes y épocas con bajas completitudes del inventario, es necesario continuar con su estudio, incluyendo etapas juveniles y los meses restantes del año para mejorar los valores de completitud.

La mayoría de pisos altitudinales y el total del gradiente no mostraron diferencias significativas en su riqueza de especies. Coenagrionidae y Libellulidae al ser las familias más diversas y mejor adaptadas de los odonatos, tuvieron representantes en todas las altitudes, mientras que las familias Thaumtoneuridae y Cordulegastridae se registraron únicamente en pisos altitudinales medios.

Cada piso altitudinal registro especies compartidas y propias, esto promueve la alta diversidad y riqueza de odonatos del río San Marcos. El recambio de especies fue mayor al anidamiento. La composición de especies durante la época de sequía fue de taxones con preferencia por aguas lénticas, mientras que durante la temporada de lluvias fue por aguas lólicas. El piso altitudinal más alto tuvo una composición de especies con afinidades y características de resistencia a climas fríos, los pisos altitudinales medios y bajos mostraron especies con afinidades tropicales conforme el gradiente disminuía.

El río San Marcos es un cuerpo de agua poco conocido, que se compone de biotas de dos diferentes historias biogeográficas (provincias de la Sierra Madre Oriental y Veracruzana), alberga una alta diversidad de odonatos poco comunes, de amplia distribución y de especies migratorias, por lo tanto, destaca a nivel nacional. Es necesario continuar con el estudio de esta zona, ya que, a pesar de que no se analizó la degradación ambiental, se observó una evidente afectación en algunos pisos altitudinales por actividades humanas, esto puede poner en riesgo la supervivencia de odonatos y otros grupos.

X. LITERATURA CITADA

- Abbott, J. C. 2011. The damselflies of Texas: A field guide. University of Texas Press, Austin, USA, 268 p.
- Abbott, J. C. y Stewart, E. W. 1998. Odonata of south central Nearctic Region, including northeastern Mexico. *Entomological News* 109, 201-212.
- Abbott, J. C., Bota-Sierra, C. A., Guralnick, R., Kalkman, V., González-Soriano, E., Novelo-Gutiérrez, R., Bybee S, Ware, J. y Belitz, W. M. 2022. Diversity of Nearctic Dragonflies and Damselflies (Odonata). *Diversity* 14(7), 575.
- Alcock, J. 1985. Reproductive behavior of *Cordulegaster diadema* Selys (Anisoptera: Cordulegastridae). *Odonatologica* 14(4), 313-317.
- Amat, G. y Reyes-Castillo, P. 1999. Capítulo VIII. Escarabajos-pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia-IV: Tipificando las especies de montaña. Pp: 249-266. En: Amat, G., Andrade-C, M. G. y Fernández, F. (eds.). *Insectos de Colombia Volumen 2. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales.*
- Alonso-EguíaLis, P. E., González-Soriano, E. y Gutiérrez-Yurrita, P. J. 2002. Listado y distribución de los odonatos de la Cuenca del Río Moctezuma, Centro-Occidente de México (Insecta: Odonata). *Folia Entomológica Mexicana* 41(3), 347-357.
- Arita, H. T. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity & Conservation* 6(6), 787-795.
- Arias, J. J. y Huertas, B. C. 2001. Mariposas diurnas de la Serranía de los Churumbelos, Cauca. Distribución altitudinal y diversidad de especies (Lepidoptera: Rhopalocera: Papilionoidea). *Revista Colombiana de Entomología* 25(3-4), 169-176.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19(1), 134-143.
- Calderón-Patrón, J. M. y Moreno, C. E. 2019. Diversidad beta basada en índices de disimilitud: Su partición en componentes de recambio y diferencias en riqueza. Pp 203-222. En: Moreno, C. E. (eds.). *La biodiversidad en un mundo cambiante:*

- Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex, Ciudad de México.
- Carrillo Muñoz, A. I. 2014. Tamaño corporal asociado al éxito de apareamiento y supervivencia de machos y hembras adultos de la libélula *Hesperagrion heterodoxum* (Odonata: Coenagrionidae). Tesis de maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 55 p.
- Carvalho, F. G. D., Pinto, N. S., Oliveira-Junior, J. M. B. y Juen, L. 2013. Effects of marginal vegetation removal on Odonata communities. *Acta Limnologica Brasiliensia* 25, 10-18.
- Chao, A., Ma, K. H. y Hsieh, T. C. 2016. iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide. Disponible en línea: http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533-2547.
- Clarke, K. R. y Gorley, R. N. 2015. PRIMER v7: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom, 296 p.
- Colwell, R. K. 2013. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9.
- Corbet, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology* 25, 189-217.
- Corbet, P. S. 1999. Dragonflies. Behavior and ecology of Odonata. Comstock Publishers Associates. New York, 829 p.
- Corbet, P. S. y Brooks, S. J. 2008. Dragonflies. Harper Collins Publisher. London, 454 p.
- Cornell, H. V. y Lawton, J. H. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61, 1-12.

- Cuevas-Yáñez K. 2007. Los odonatos (Insecta: Odonata) de la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo) y el Río Tecpatlán, Zihuateutla, Puebla, México. *Dugesiana* 14(2), 83-91.
- da Silva M. J. C., Couceiro, S. R. M., Hamada, N. y Juen, L. 2013. Effect of vegetation removal for road building on richness and composition of Odonata communities in Amazonia, Brazil. *International Journal of Odonatology* 16(2), 135-144.
- Dijkstra, K. D. B., Bechly, G., Bybee, S. M., Dow, R. A., Dumont, H. J., Fleck, G., Garrison, R. W., Hämäläinen, M., Kalkman, V. J., Karube, H., May, M. L., Orr, A. G., Paulson, D. R., Rehn, A. C., Theischniger, G., Trueman, J. W. H., Van Tol, J., Von Ellenrieder, N. y Ware, J. 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa* 3703(1), 36-45.
- Dumont, H. J., Vierstraete, A., y Vanfleteren, J. R. 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* 35(1), 6-18.
- Ellenrieder, N. y Garrison, R. 2007. Libélulas de las Yungas (Odonata). Una guía de campo para las especies de Argentina. Penssoft Publishers. Argentina, 116 p.
- Escobar, F. y Valderrama, C. 1995. Comparación de la biodiversidad de artrópodos de bosque a través del gradiente altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño); evaluación del efecto de la deforestación. Financiera Eléctrica Nacional (FEN). Fundación FES, Fundación McArthur, Informe final. Ecuador, 39 p.
- Escoto-Moreno, J. A. 2015. Taxonomía, diversidad y biogeografía de Odonata (Insecta) en la Sierra Madre Oriental de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz, México. Tesis Doctoral, Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, 197 p.
- Escoto-Moreno, J. A., E. González-Soriano y Escoto-Rocha, J. 2009. Odonata from Aguascalientes state, Mexico. *Odonatologica* 38(2): 151-158.
- Escoto-Moreno, J. A. y Márquez, J. 2012. Analysis of the geographical distribution of *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861 (Odonata: Megapodagrionidae). *Entomological News* 122, 416-423.

- Escoto-Moreno J. A., Márquez, J. y Novelo-Gutiérrez, R. 2014. Los odonatos (Insecta: Odonata) del estado de Hidalgo, México: situación actual y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85, 1043-1053.
- Escoto-Moreno, J. A., Novelo-Gutiérrez, R., Márquez, J. y Adabache-Ortiz, A. 2017. Odonata from the cloud forests of Hidalgo State, Mexico. *Notulae Odonatologicae* 8, 369-376.
- Escoto-Moreno, J. A., Márquez, J. y Asiain, J. 2020. New records of Odonata from central eastern Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 122(1), 235-242.
- Eversham, B. C. y Cooper, J. M. 1998. Dragonfly species-richness and temperature: national patterns and latitude trends in Britain. *Odonatologica* 27(3), 307-316.
- Ferreira-Peruquetti, P. S. y de Marco, P. 2002. Efeito da alteração ambiental sobre a comunidade de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19, 317-327.
- Ferreira-Peruquetti, P. S. y Fonseca-Gessner, A. A. 2003. Comunidade de Odonata (Insecta) em áreas naturais de Cerrado e monocultura no nordeste do Estado de São Paulo, Brasil: relação entre o uso do solo e a riqueza faunística. *Revista Brasileira de Zoologia* 20, 219-224.
- Fincke, O. M. 1984. Giant damselflies in a tropical forest: Reproduction biology of *Megaloprepus caerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae). *Advances in Odonatology* 2, 13-27.
- García, M., Vera, A., Benetti, C. J. y Blanco, L. 2016. Identificación y clasificación de los microhábitats de agua dulce. *Acta Zoológica Mexicana* 32(1), 12-31.
- Garrison, R. W. 1990. A synopsis of the genus *Hetaerina* with descriptions of four new species (Odonata: Calopterygidae). *Transactions of the American Entomological Society* 116, 175-259.
- Garrison, R. W. 1994. A revision of the New World genus *Erpetogomphus* Hagen *in* Selys (Odonata: Gomphidae). *Tijdschrift voor Entomologie* 137(2), 173-270.

- Garrison, R. W., N. von Ellenrieder y J. A. Louton. 2006. Dragonfly genera of the new world an illustrated and annotated key to the Anisoptera. John Hopkins University Press Baltimore, Maryland. United States of America, 368 p.
- Garrison, R. W., N. von Ellenrieder y J. A. Louton. 2010. Damselfly genera of the new world an illustrated and annotated key to the Zygoptera. John Hopkins University Press Baltimore, Maryland. United States of America, 490 p.
- Gómez-Anaya, J. A. y Novelo-Gutiérrez, R. 1993. Odonata de la Sierra de Huauchinango, Puebla, México. *Bulletin of American Odonatology* 1(4), 71-73.
- Gómez-Anaya, J. 2008. Ecología de los ensamblajes de larvas de odonatos (Insecta) y su uso potencial como indicadores de calidad ecológica en la Sierra de Coalcomán, Michoacán, México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma. 306 p.
- Gómez-Anaya, J. A., Novelo-Gutiérrez, R. y Campbell, B. W. 2011. Diversity and distribution of Odonata (Insecta) larvae along an altitudinal gradient in Coalcomán mountains, Michoacán, Mexico. *Revista de Biología Tropical* 59(4), 1559-1577.
- González-Soriano, E. 1997. Odonata. Pp 245-255. En: González-Soriano, E., R. Dirzo y Vogt, R. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- González-Soriano, E., O. Delgado-Hernández y Harp, G. L. 2004. Libélulas de la Estación de Biología Chamela (Insecta: Odonata). Pp 37-61. En: García-Aldrete, A. N. y Ayala, R. (eds.). *Artrópodos de Chamela*, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- González-Soriano, E., Noguera, F. y Oñate-Ocaña, L. 2011. A biodiversity hotspot for odonates in Mexico: the Huasteca Potosina, San Luis Potosi. *Odonatologica* 40: 179-190.
- González-Soriano, E. y Novelo-Gutiérrez, R. 2014. Biodiversidad de Odonata en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad Suplemento* 85, 243-251.

- González-Oreja, J., de la Fuente-Díaz-Ordaz, A. A., Hernández-Santín, L., Buzo-Franco, D., y Bonache-Regidor, C. 2010. Evaluación de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation* 33(1), 31-45.
- Good, I. J. 1953. The population frequencies of species and the estimation of population parameters. *Biometrika* 40, 237-264.
- Halfpeter G. y Moreno, C. E. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. Pp 5-18. En: Halfpeter, G., Soberón, J., Koleff, P. y Melic, A. (eds.). Capítulo 1 Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. CONABIO, SEA, Grupo Diversitas, CONACYT, Zaragoza, España.
- Heckman, C. W. (2006). *Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata-Anisoptera: Illustrated keys to known families, genera, and species in South America*. Dordrecht: Springer Netherlands, 725 p.
- INEGI. 2009. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Clave Geoestadística 13060, 21057, 21109, 21194. Consultado: 20.V.2021. Disponible en línea: https://www.inegi.org.mx/contenidos/app/mexicocifras/datos_geograficos/15/15033.pdf
- INEGI. 2019. Mapoteca digital (Versión 3.0). Última consulta: 25.V.2021 En: http://solgeo.inegi.org.mx/mapoteca/frames.html?layer=100&map=%2Fvar%2Fwww%2Fhdocs%2Fmapoteca%2Fmap_dig_cuentame2.map&program=%2Fcgi-bin%2Fmapserv&root=%2Fmapoteca&map_web_imagepath=%2Fvar%2Fwww%2Fhdocs%2Fms_tmp%2F&map_web_imageurl=%2Fms_tmp%2F&box=false&drag=true.
- Ingleby, S. J., Bybee, S. M., Tennessen, K. J., Whiting, M. F., y Branham, M. A. 2012. Life on the fly: phylogenetics and evolution of the helicopter damselflies (Odonata, Pseudostigmatidae). *Zoologica Scripta* 41(6): 637-650.
- Jiménez A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de evaluación silvestre y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8: 151-161

- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113, 363-375.
- Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K. D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R. y van Tol, J. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hidrobiologia* 595: 351-363.
- Larrondo, F. J. O. 1987. Los odonatos de Asturias y de España. Aspectos sistemáticos y faunísticos. Tesis Doctoral, Universidad de Oviedo, 983 p.
- Larrondo, F. J. O. y Burrial, A. T. 2004. La relación entre los odonatos y la altitud: el caso de Asturias (norte de España) y la Península Ibérica. *Odonata. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 35, 103-116.
- Lohmann, H. 1996. Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 106, 209-266.
- Lomolino, M. B. 2001. Elevation gradients of species density: Historical and prospective views. *Global Ecology & Biogeography* 10, 3-13.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 1. Zaragoza (España), 84 p.
- Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza (España), 148 p.
- Morrone, J. J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 90, 1-68.
- Needham, J. G., Westfall, M. J. Jr. y May, M. L. 2000. *Dragonflies of North America (Anisoptera)*. Scientific Publishers. Gainesville, Florida, 940 p.
- Novelo-Gutierrez, R. y Gómez-Anaya, J. A. 2009. A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the Sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, México. *Biodiversity and Conservation* 18, 679-698.

- Novelo-Gutiérrez, R. y Garrison, R. W. 1999. *Erpetogomphus erici* spec. nov. from Mexico, and a description of the male of *E. agkistrodon* Garrison (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 28(2), 171-179.
- Oliveira-Junior, J. M. B., Shimano, Y., Gardner, T. A., Hughes, R. M., Marco-Júnior, P. y Juen, L. 2015. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. *Austral Ecology* 40, 733-744.
- Olson, D. M. 1994. The distribution of leaf litter invertebrates along a Neotropical altitudinal gradient. *Journal of Tropical Ecology* 10, 129-150.
- Palacino-Rodríguez, F. 2011. Taxonomía y filogenia del género *Erythemis* Hagen, 1861 (Odonata: Libellulidae). Tesis doctoral. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 141 p.
- Paulson, D. 2009. *Dragonflies and damselflies of the West*. Princeton University Press, 536 p.
- Paulson, D. R., Abbott, J., May, M., Jones, C., Blackburn, M., y Mazzacano, C. 2014. Guía de identificación para las libélulas migratorias. Migratory Dragonfly Partnership, La Alianza para las Libelulas Migratorias. Última consulta: 10.X.2021 Disponible en línea: http://www.migratorydragonflypartnership.org/uploads/_ROOT/File/MDP-field_guide_Spanish.pdf.
- Paulson, D. y Haber, W. 2021. *Dragonflies and damselflies of Costa Rica: a field guide*. Cornell University Press. Ithaca, New York, 416 p.
- Paulson, D. y González-Soriano, E. 2022. "Mexican Odonata List". Última actualización: 18 julio 2022. Publicación electrónica. Última consulta: 27.VII.2022 en <https://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/mexican-odonata/>.
- Paulson, D., Schorr, M. y Deliry, C. 2022. "World Odonata List". Última actualización: 14 julio 2022. Publicación electrónica. Última consulta: 27.VII.2022 en <https://www2.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/mexican-odonata/>.

- Pérez-Hernández, C. X. y Zaragoza-Caballero, S. 2015. Diversidad alfa y beta de Cantharidae (Coleoptera) en el bosque tropical caducifolio de la vertiente del Pacífico mexicano. *Revista mexicana de biodiversidad*, 86(3), 771-781.
- Pineda-López, R. 2019. Estimadores de la riqueza de especies. Pp. 159-174. En: Moreno, C. E. (eds.). *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex. Ciudad de México.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en línea: <https://www.r-project.org/>
- Rahbek, C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography* 18, 200-205.
- Ramírez, A. 2010. Odonata. *Revista de Biología Tropical* 58, 97-136.
- Rzedowski, J., 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Riek, E. F. y Kukalova-Peck, J. 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon Early Upper Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic character states in pterygote wings. *Canadian Journal of Zoology* 62, 1150-1166.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7, 1-15.
- Romo-Beltrán, A., Macías-Ordóñez, R., y Córdoba-Aguilar, A. 2009. Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology* 23(5), 699-709.
- Samways, M. J. 1989. Taxon turnover in Odonata across a 3000 m altitudinal gradient in Southern Africa. *Odonatologica* 18(3), 263-274.

- Sánchez, A., Pérez, J., Jiménez, E., y Tovar, C. 2009. Los odonatos de Extremadura. Consejería de Industria, Energía y Medio Ambiente, Junta de Extremadura, Mérida, 337 p.
- Sánchez Flores, M., Valenzuela, R., Hernández-Muñoz, M. A., García Jiménez, J., Martínez-Pineda, M., y Raymundo, T. 2020. Ascomicetos del bosque mesófilo de montaña de Honey, Puebla de los Ángeles, México. *Acta Botánica Mexicana* 127, 1-33.
- Sanders, N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: Area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25, 25-32.
- Sanders, N. J., Moss, J. y Wagner, D. 2003. Patterns of ant species richness along elevational gradients in an arid ecosystem. *Global Ecology and Biogeography* 12, 93-102.
- Santillán Gutiérrez, E., Dávila-Vázquez, G., Sánchez, J. D. A., Torres, D. y de Jesús, J. 2013. Estimación del balance hídrico mediante variables climáticas, en la cuenca del río Cazonas, Veracruz, México. *Revista Ambiente & Agua* 8(3), 104-117.
- Silva-Hurtado, J. D. 2019. Fauna de odonatos (Insecta: Odonata) de una localidad del municipio de Tlacuilotepec, Sierra Norte de Puebla, México. Tesis de Licenciatura, Licenciatura en Biología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma, 60 p.
- Silva-Hurtado, J. D., Márquez, J., Escoto-Moreno, J. A., y Martínez-Falcón, A. P. 2020. Odonate fauna (Insecta: Odonata) from a locality in San Marcos River in the Sierra Norte of Puebla, Mexico. *International Journal of Odonatology* 23(4), 327-336.
- Silby, J. 2001. *Dragonflies of the World*. CSIRO publishing. Washington, D.C. Smithsonian Institution Press, 216 p.
- Subedi, I. P. y Budha, P. B. 2020. Diversity and distribution patterns of ants along elevational gradients. *Nepalese Journal of Zoology* 4(1), 44-49.
- Tobias-Loaiza, M. y Tamaris-Turizo, C. E. 2019. Odonatos de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia: una lista preliminar. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 43(167), 212-218.

- Valenzuela-Rojas J. 2015. Diversidad de odonatos (Insecta: Odonata) en el centro de investigación y educación ambiental “La Tribuna”, Vereda Tamarindo (Neiva-Huila). *Entomología Mexicana*, 2: 619-627.
- Vega-Sánchez, Y. M., Mendoza-Cuenca, L. F. y González-Rodríguez, A. 2020. *Hetaerina calverti* (Odonata: Zygoptera: Calopterygidae) sp. nov., a new cryptic species of the American rubyspot complex. *Zootaxa* 4766(3), 485-497.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, F., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M. y Umaña, A. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. 2da ed. Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos. Alexander von Humboldt, 236 p.
- Villavicencio-Nieto, M. Á. y Escandón, B. E. P. 2010. Vegetación e inventario de la flora útil de la Huasteca y la zona Otomí-Tepehua de Hidalgo. *Ciencia Universitaria* 1, 23-33.
- Warren, S. D., Harper, K. T., y Booth, G. M. 1988. Elevational distribution of insect pollinators. *American Midland Naturalist* 120(2), 325-330.
- Yanes-Gómez, G. 2011. Capítulo 3 Diversidad de ecosistemas. Pp 71-89. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (eds.). *La Biodiversidad en Puebla: Estudio de Estado*. México. Gobierno del Estado de Puebla. Benemérita Universidad Autónoma del Estado de Puebla.