



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

**INSTITUTO DE CIENCIAS BÁSICAS E INGENIERÍA
ÁREA ACADÉMICA DE BIOLOGÍA
DOCTORADO EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD
Y CONSERVACIÓN**

**TAXONOMÍA, DIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA DE
ODONATA (INSECTA) EN LA SIERRA MADRE
ORIENTAL DE HIDALGO Y HUAYACOCOTLA,
VERACRUZ, MÉXICO.**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y
CONSERVACIÓN**

P R E S E N T A:

JAIME ANTONIO ESCOTO MORENO

DIRECTOR: DR. JUAN MÁRQUEZ LUNA

MINERAL DE LA REFORMA, HIDALGO

2015



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO
Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería
 Institute of Basic Sciences and Engineering
Área Académica de Biología
 Biology Department

M. EN C. JULIO CÉSAR LEINES MEDÉCIGO
DIRECTOR DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
PRESENTE.

Por este conducto le comunico que después de revisar el trabajo titulado **“Taxonomía, diversidad y biogeografía de Odonata (Insecta) en la Sierra Madre Oriental de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz, México”**, que presenta el alumno del Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación **Biól. Jaime Antonio Escoto Moreno**, el Comité Revisor de tesis ha decidido autorizar la impresión del mismo, hechas las correcciones que fueron acordadas.

A continuación se anotan las firmas de conformidad de los integrantes del Comité Revisor.

PRESIDENTE Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea
 SECRETARIO Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez
 VOCAL Dr. Juan Márquez Luna
 SUPLENTE Dr. Arturo Sánchez González

[Handwritten signatures]
 Matrquez
 Luna
 Sánchez

Sin otro particular, reitero a Usted la seguridad de mi atenta consideración.

ATENTAMENTE
“Amor, Orden y Progreso”
 Mineral de la Reforma, Hgo., octubre 07 de 2015.

DR. ORLANDO ÁVILA POZOS
 DIRECTOR DEL ICBI



Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación
 Centro de Investigaciones Biológicas
 Ciudad del Conocimiento
 Carretera Pachuca-Tulancingo km. 4.5, Col. Carboneras
 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México, C.P. 42184
 Tel. +52 771 7172000 ext. 6674
 doctorado-biodiversidad@hotmail.com

www.uaeh.edu.mx

DEDICATORIA

A mi mamá María de Lourdes Moreno Gómez y a mi papá Jaime Escoto Rocha por sus consejos, apoyo, preocupaciones, cuidados, desvelos y por todo el amor incondicional brindado durante toda mi vida.

A mis hermanos César Alejandro, Chrystian Emmanuel y Karla Gabriela con los que he compartido momentos felices a lo largo de esta vida y por su apoyo.

A mis abuelitas en vida y a mis abuelitos en recuerdo.

Para mis lectores y a todos los que tienen interés o gusto por las libélulas.

Y a ti donde quiera que te encuentres.

AGRADECIMIENTOS

Una tesis de doctorado implica la contribución de un gran número de personas e instituciones en diferentes etapas de la misma. Por lo que cualquier omisión en este apartado se debe a mi limitada memoria.

Este estudio fue posible en gran medida gracias a CONACyT por el soporte económico 257322, asignado durante la etapa de mi formación doctoral.

Se agradece al CONACyT proyecto 161702 “Mejoramiento y actualización de la infraestructura experimental para proporcionar soporte a los posgrados en Biodiversidad y Conservación de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo” por su apoyo.

A mi director de tesis el Dr. Juan Márquez Luna por creer en mí, contribuyendo en mi formación académica con su profesionalismo, experiencia, disponibilidad e interés general. Pero sobre todo agradezco sus consejos y su valiosa amistad.

A los integrantes del comité tutorial, Dra. Irene Goyenechea Mayer-Goyenechea, Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez y Dr. Arturo Sánchez González por aceptar formar parte del comité, por su tiempo invertido en observaciones, consejos, sugerencias que mejoraron este trabajo.

A los profesores de asignaturas, Dr. Arturo Sánchez González, Dra. Norma Leticia Manríquez Morán, Dr. Gerardo Sánchez Rojas, Dra. Iriana Leticia Zuria Jordan y Dr. Juan Márquez Luna por sus enseñanzas en el aula de clases.

Al proyecto “Diversidad Biológica del estado de Hidalgo” con clave FOMIX-HGO-2008-01-95828 (segunda fase) por el apoyo en las primeras salidas de campo y FOMIX-HGO-2012-CO1-191908 (tercera fase) por la invitación en la participación del libro.

A la M. en C. Julieta Asiain por su amistad, apoyo y consejos brindados durante mi proyecto y al M. en C. Mario Segura por su ayuda en la toma de fotografías microscópicas.

Al M. en C. Rogelio Tiscareño que durante su periodo de jefe de departamento nos permitió llevar a cabo una estancia académica para trabajo de fotografía en el Departamento de Biología de la Universidad Autónoma de Aguascalientes.

A las instituciones que me abrieron sus puertas para poder consultar sus colecciones científicas: Colección Zoológica, Universidad Autónoma de Aguascalientes (CZUAA), Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM (CNIN), Colección Entomológica del Centro de Investigaciones Biológicas de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CE-UAEH) y Colección Entomológica del Instituto de Ecología, A.C. (IEXA).

A los doctores que aportaron información valiosa de colecciones durante el proyecto, Jerome Constant del Royal Belgian Institute of Natural Sciences y Dennis Paulson del Slater Museum of Natural History.

A maestros que han marcado mi formación profesional en el conocimiento de la entomología y de los odonatos, al M. en C. Jaime Escoto Rocha de la Universidad Autónoma de Aguascalientes, al M. en C. Enrique González Soriano del Instituto de Biología de la UNAM, y al Dr. Gordon Pritchard† de la University of Calgary.

A la gente que conocí durante mi etapa de campo a lo largo de las ocho localidades de estudio, así como como a las personas que me acompañaron en un gran parte de estos viajes Juan, Susana e Izcoat con los que compartí muchas aventuras.

A las personas del laboratorio de Sistemática Animal durante mi etapa de estudiante de posgrado por su amistad, el Dr. Julián Bueno Villegas, a los biólogos y colegas Emma, Nayeli, Felipe, Eliacim, Viridiana y Montserrat.

A todos mis amigos y compañeros que tuve la fortuna de conocer en estos cuatro años con los que compartí experiencias inolvidables Oscar, Giovanny, Saúl, Martín, Emma, Zaira, Susana, Nayeli, Diana, Felipe, Jaime, Carlos, Uriel, Don Oscar, Don Martín y su familia, Viridiana, Luis, Jorge, David, Mario, Beto, Edgar, Sergio, Karina, Eliacim, Maricela, Daniela, Esmeralda, Hanzel, Denisse, Karen, Carmen, Beatriz, Paco y Valeria.

ÍNDICE

	Páginas
1. RESUMEN	1
2. INTRODUCCIÓN	4
2.1. Generalidades, importancia y perspectiva práctica del orden Odonata.....	7
2.2. Panorama de la sistemática, diversidad y biogeografía del orden Odonata.....	10
3. ANTECEDENTES	14
3.1. Taxonomía del orden Odonata en México.....	14
3.2. Diversidad del orden Odonata en México.....	15
3.3. Biogeografía y distribución del orden Odonata en México.....	17
3.4. Estudios del orden Odonata en el estado de Hidalgo.....	20
3.5. La Sierra Madre Oriental (SMO) y el bosque mesófilo de montaña (BMM).....	21
3.5.1. Tipos de vegetación colindantes con BMM con importancia en la diversidad de Odonata.....	23
3.6. Antecedentes del orden Odonata en BMM y áreas de transición con otros tipos de vegetación en México y el estado de Hidalgo.....	24
4. JUSTIFICACIÓN	26
5. OBJETIVOS	26
5.1. Objetivo general.....	26
5.2. Objetivos particulares.....	27

6. MATERIALES Y MÉTODOS	28
6.1. Descripción del área de estudio.....	28
6.2. Ubicación de los sitios de muestreo.....	30
6.2.1. Los Naranjos (MIS).....	31
6.2.2. El Infiernillo (CHA).....	31
6.2.3. Chilijapa (TEP).....	32
6.2.4. Camino a Apantlazol, km 4.5 (TLA).....	32
6.2.5. Acuatitlán (MOL).....	34
6.2.6. Tizapán (ZAC).....	34
6.2.7. Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA).....	34
6.2.8. Camino El Gosco-La Viejita (TEN).....	35
6.3. Trabajo de campo.....	37
6.4. Trabajo de laboratorio.....	39
6.5. Análisis taxonómico.....	39
6.5.1. Identificación y elaboración de las claves taxonómicas.....	39
6.6. Análisis de diversidad.....	43
6.6.1. Análisis de la diversidad alfa, funciones de acumulación de especies y aplicación de índices no paramétricos.....	44
6.6.2. Análisis de diversidad taxonómica.....	46
6.6.3. Análisis de la diversidad beta.....	48

6.7. Análisis de los patrones de distribución por el método Panbiogeográfico.....	50
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	53
7.1. Lista taxonómica.....	53
7.2. Clave para la identificación de subórdenes, familias, géneros y especies de Odonata de los BMMR. Tratamiento sistemático.....	58
7.3. Diversidad alfa (α) para cada localidad de estudio.....	100
7.3.1. Los Naranjos (MIS).....	101
7.3.2. El Infiernillo (CHA).....	103
7.3.3. Chilijapa (TEP).....	106
7.3.4. Camino a Apantlazol, km 4.5 (TLA).....	108
7.3.5. Acuatitlán (MOL).....	110
7.3.6. Tizapán (ZAC).....	111
7.3.7. Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA).....	113
7.3.8. Camino El Gosco-La Viejita (TEN).....	115
7.3.9. Diversidad alfa de los BMMR (inventario como conjunto los ocho sitios).....	118
7.4. Diversidad taxonómica.....	125
7.4.1. Promedio de la distintividad taxonómica (Δ^+) y varianza de la distintividad taxonómica (Δ^+) en las ocho localidades y en los BMMR	126
7.5. Diversidad beta (β) espacial entre las localidades.....	133
7.5.1. Diversidad beta temporal en cada localidad y en los BMMR.....	137

7.6. Análisis de los patrones de distribución por el método Panbiogeográfico.....	141
8. CONCLUSIONES.....	166
9. LITERATURA CITADA.....	168
10. ANEXOS.....	191

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Resumen de las coordenadas geográficas, altitud y otros datos de los sitios de colecta..30

Cuadro 2. Equivalencias de la nomenclatura utilizada en este trabajo para las venas longitudinales de las alas de los odonatos (con base en Riek y Kukalová-Peck, 1984), y las nomenclaturas de Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000).....41

Cuadro 3. Equivalencias de la nomenclatura utilizada en este trabajo (basada en Riek y Kukalová-Peck, 1984) para las venas transversales, venas y áreas especializadas de las alas de los odonatos, en comparación con la propuesta de Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000). El 1 indica que está presente exclusivamente en Anisoptera, mientras que el 2 indica que está presente exclusivamente en Zygoptera.....42

Cuadro 4. Lista de las especies de Odonata registradas en la región de estudio. El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. El * indica nuevos registros para el estado de Hidalgo. El + indica nuevos registros para el estado de Veracruz. En la categoría “Estado” la letra A indica que fue colectada en estado adulto, L señala que se encontró en estado de larva y la combinación de ambas letras indica que se encontró tanto el adulto como la larva en al menos una localidad de estudio. La categoría “Época” se indica con la abreviatura SE la presencia de la especie en los muestreos en época de sequía, LL indica la presencia en los muestreos en época de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en ambos periodos.....55

Cuadro 5. Riqueza de especies observada y esperada. Porcentaje de completitud de los inventarios con dos estimadores no paramétricos y la función de Clench. Coeficiente de determinación (R^2) de ajuste del método Simplex y Quasi Newton al modelo de la función de Clench en cada una de las localidades y en la región. *BMMR = bosques mesófilos de montaña de la región, que es la suma de los muestreos en las ocho localidades. El significado de las abreviaciones de las localidades se incluyen en el Cuadro 1.....100

Cuadro 6. Especies presentes en Los Naranjos (MIS). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....103

Cuadro 7. Especies presentes en El Infiernillo (CHA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de las especies.....105

Cuadro 8. Especies presentes en Chilijapa (TEP). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de

estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....107

Cuadro 9. Especies presentes en Camino a Apantlazol, km 4.5 (TLA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....109

Cuadro 10. Especies presentes en Acuatitlán (MOL). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....111

Cuadro 11. Especies presentes en Tizapán (ZAC). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....113

Cuadro 12. Especies presentes en Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....115

Cuadro 13. Especies presentes en la localidad Camino El Gosco-La Viejita (TEN). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.....117

Cuadro 14. Número de taxones del orden Odonata en cada una de las localidades estudiadas, en los BMMR, en el estado de Hidalgo y en México. *BMMR incluye la suma de los registros de las especies de las ocho localidades de estudio y registros históricos publicados en estos u otros BMM del noreste del estado de Hidalgo.....126

Cuadro 15. Promedio de la distintividad taxonómica (Δ^+) y varianza de la distintividad taxonómica (Δ^+) en los BMMR y en cada localidad de estudio, con respecto a la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno <i>et al.</i> , 2014a).....	128
Cuadro 16. Matriz con los valores de disimilitud (1-Is) entre los sitios, siendo 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas y 0 cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies. Las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).....	133
Cuadro 17. Matriz con los valores de complementariedad entre los sitios, siendo 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas y 0 cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies. En la parte superior los valores se expresan en número de especies compartidas entre sitios. Las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).....	133
Cuadro 18. Distancias en línea recta entre las localidades del estudio expresado en kilómetros (km). Las abreviaciones son las mismas que corresponden al Cuadro 1.....	135
Cuadro 19. Número de especies en cada localidad y en los BMMR en época de sequía, lluvias y en ambas. Valores de disimilitud de beta temporal mediante complementariedad, siendo 1 cuando las especies en ambas épocas son completamente distintas y 0 cuando son idénticas en composición de especies. Las abreviaciones corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).....	137
Cuadro 20. Especies de la región consideradas de distribución amplia en el continente Americano y en México.....	143
Cuadro 21. Trazos generalizados detectados con la congruencia de los trazos individuales de las especies de libélulas, el mapa base es la propuesta de Morrone y Márquez (2003). Los colores que se encuentran al lado de las especies corresponden a los trazos individuales representativos y las líneas punteadas de los trazos indican que la distribución es continua. Cada mapa incluye su número de figura.....	145

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figuras 1-4.** Odonatos. 1) Macho adulto de *Rhionaeschna multicolor* representante del suborden Anisoptera, 2) macho adulto de *Ischnura denticollis* representante del suborden Zygoptera, 3) larva del suborden Anisoptera, 4) larva del suborden Zygoptera.....8
- Figura 5.** Diversidad de Odonata por región biogeográfica (número de especies/ número de géneros). PA- Paleártica, NA- Neártica, NT- Neotropical, AF- Afrotropical, OL- Oriental, AU- Austral-asiática, PAC- Islas del Pacífico y ANT-Antártida (Kalkman *et al.*, 2008).....13
- Figura 6.** Localización geográfica de los sitios de colecta en los bosques mesófilos de montaña de Hidalgo y Huayacocotla Veracruz, México (BMMR). Los números corresponden a los sitios descritos en el texto. Mapa de la zona de estudio generado y modificado a partir de los mapas de CONABIO (1998-2008), diseñados para SIG del territorio nacional (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#>).....29
- Figuras 7-10.** Vista panorámica de las localidades de estudio: 7) Ecurrideros en Los Naranjos, 8) arroyo en el Infiernillo, 9) escurridero cerca de Chilijapa, 10) arroyo en camino a Apantlazol.....33
- Figuras 11-14.** Vista panorámica de las localidades de estudio: 11) Río en Acuatitlán, 12) estanque de agua en Tizapán, 13) ladera en la localidad del camino Carpinteros-La Selva, 14) camino el Gosco-La Viejita, km 2.....36
- Figuras 15-19.** Trabajo de campo y procesamiento de los ejemplares: 15) Colecta directa en campo con red, 16) odonatos inmersos en acetona, 17) proceso de secado de los odonatos y almacenaje en bolsas de papel glassine, 18) colecta directa de larvas con red acuática, 19) muestras de larvas en alcohol al 80% sin procesar.....38
- Figuras 20-23.** Trabajo de laboratorio y análisis taxonómico. 20) Almacenaje final de Odonatos adultos, 21) almacenaje final de larvas, 22) identificación de especies con microscopio estereoscópico, 23) muestras preservadas en acetona para el proceso fotográfico.....40
- Figuras 24-25.** Venación general y áreas especializadas de las alas de odonatos para su identificación, las abreviaturas coinciden con la nomenclatura de los cuadros 2 y 3. 24) Ala anterior y posterior de un Zygoptera (*Enallagma praevarum*), 25) ala anterior y posterior de un Anisoptera (*Libellula saturata*).....75
- Figuras 26-29.** Morfología general de Odonata. 26) Vista dorsal de la cabeza de un zygóptero (*Argia plana*), 27) vista dorsal de la cabeza de un anisóptero (*Rhionaeschna jalapensis*), 28) vista lateral angulada del tórax de un anisóptero (*Anax junius*), 29) vista lateral del abdomen de un anisóptero (*Anax junius*).....76
- Figuras 30-39.** 30-31. Detalles de las venas transversales antenodales (An) en las alas anterior y posterior. 30) *Hetaerina americana*, 31) *Enallagma praevarum*. 32-39. Apéndices abdominales de los machos de *Hetaerina*. 32-33) Vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. infecta*, 34-35) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. capitalis*, 36-37) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. cruentata*, 38-39) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. vulnerata*.....77

Figuras 40-43. 40-41. Detalles del árculo (arc), el nodo (N) y la vena RP₃₊₄. 40) Ala posterior de *Archilestes grandis*, 41) ala posterior de *Enallagma praevarum*. 42-43, detalles del cuadrángulo (cr) y de la distancia entre el nodo (N) y la vena IR₂, 42) ala posterior de *A. grandis*, 43) ala posterior de *Lestes alacer*.....78

Figuras 44-50. 44-48. Detalles en vista dorsal de los apéndices abdominales superiores de los machos. 44) *Archilestes grandis*, 45) *A. regalis*, 46) *Paraphlebia zoe*, 47) vista dorso-ventral del apéndice abdominal derecho de *Lestes alacer*, 48) vista dorso-ventral del apéndice abdominal derecho de *P. zoe*. 49-50. Detalles de las venas intercalares (IR1) de la ala anterior. 49) *Enallagma praevarum*, 50) *P. zoe* (forma hialina) con la presencia de cuatro venas intercalares (IR1_{a-d}).....79

Figuras 51-56. 51-52. Detalles del cuadrángulo (cr), de la vena CuA y otras del ala anterior. 51) *Palaemnema paulicoba*, 52) *Enallagma praevarum*. 53-54. Detalles de los apéndices abdominales de *P. paulicoba*. 53) Vista lateral, 54) vista dorsal oblicua del cerco derecho. 55-56. Detalle de las espinas o cerdas de las mesotibias. 55) *E. praevarum*, 56) *Argia plana*.....80

Figuras 57-62. 57-60. Detalles de las alas de la familia Coenagrionidae. 57) Filas de celdas entre CuA y el margen del ala posterior de *Pseudostigma aberrans*, 58) filas de celdas entre CuA y el margen del ala posterior de *Mecistogaster ornata*, 59) vena RP₂ al nivel de las Pn, en las alas anterior y posterior de *Ischnura denticollis*, 60) vena RP₂ al nivel de las Pn, en las alas anterior y posterior de *Enallagma praevarum*. 61-62, vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 61) *P. aberrans*, 62) *M. ornata*.....81

Figuras 63-72. 63-64. Detalles en las alas del origen del arc. 63) *Ischnura capreolus*, 64) *I. denticollis*. 65-72. Vista lateral y dorsal respectiva de los apéndices abdominales de los machos de las especies de *Ischnura*. 65-66) *I. capreolus*, 67-68) *I. ramburii*, 69-70) *I. denticollis*, 71-72) *I. demorsa*.....82

Figuras 73-82. 73-74. Detalles del pterostigma en alas posteriores. 73) *Apanisagrion lais*, 74) *Enallagma praevarum*. 75-76. Detalle de la ausencia y presencia de manchas postoculares en la cabeza. 75) *Telebasis salva*, 76) *Acanthagrion quadratum*. 77-82. Vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 77) *A. lais*, 78) *Hesperagrion heterodoxum*, 79) *T. salva*, 80) *A. quadratum*, 81) *E. praevarum*, 82) *E. semicirculare*.....83

Figuras 83-89. 83-84. Detalle del origen de la vena AA respecto a la CuP. 83) *Acanthagrion quadratum*, 84) *Enallagma praevarum*. 85-87. Detalles en vista dorsal de los ojos y el tórax. 85) *Argia lugens*, 86) *A. anceps*, 87) *A. cuprea*. 88-89. Vista lateral del tórax y los segmentos abdominales de los machos. 88) *A. ulmea*, 89) *A. anceps*.....84

Figuras 90-97. 90-93. Detalles de las cabezas. 90) *Argia oculata*, 91) *A. sp. grupo oculata*, 92) *A. chelata*, 93) *A. anceps*. 94-95. Vista dorsal de los segmentos abdominales. 94) *A. oculata*, 95) *A. sp. grupo oculata*. 96-97. Vista lateral del tórax y detalles de los segmentos abdominales. 96) *A. chelata*, 97) *A. sp. 1 grupo plana*.....85

Figuras 98-104. 98-99. Vista dorsal del tórax. 98) *Argia munda*, 99) *A. plana*. 100-101. Vista lateral de los segmentos abdominales de los machos. 100) *A. plana*, 101) *A. sp. 2 grupo plana*. 102-104. Vista dorsal del último segmento abdominal de los machos. 102) *A. tarascana*, 103) *A. lacrimans*, 104) *A. tonto*.....86

Figuras 105-114. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 105-106) <i>Argia anceps</i> , 107-108) <i>A. chelata</i> , 109-110) <i>A. cuprea</i> , 111-112) <i>A. extranea</i> , 113-114) <i>A. frequentula</i>	87
Figuras 115-124. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 115-116) <i>Argia fumipennis violacea</i> , 117-118) <i>A. lacrimans</i> , 119-120) <i>A. lugens</i> , 121-122) <i>A. munda</i> , 123-124) <i>A. oculata</i>	88
Figuras 125-134. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 125-126) <i>Argia</i> sp. grupo <i>oculata</i> , 127-128) <i>A. plana</i> , 129-130) <i>A. sp.1</i> grupo <i>plana</i> , 131-132) <i>A. sp. 2</i> grupo <i>plana</i> , 133-134) <i>A. tarascana</i>	89
Figuras 135-140. 135-138. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 135-136) <i>Argia tonto</i> , 137-138) <i>A. ulmecca</i> . 139-140. Detalles de las alas anterior y posterior. 139) <i>Rhionaeschna psilus</i> , 140) <i>Cordulegaster diadema</i>	90
Figuras 141-146. 141-142. Detalles de la ubicación de los ojos. 141) <i>Erpetogomphus elaps</i> , 142) <i>Cordulegaster diadema</i> . 143-144. Vista lateral de los apéndices y del último segmento abdominal de los machos. 143) <i>C. diadema</i> , 144) <i>Phyllogomphoides suasus</i> . 145-146. Detalles de las alas anteriores. 145) <i>P. suasus</i> , 146) <i>E. elaps</i>	91
Figuras 147-153. 147-148. Detalles de las bandas laterales del tórax. 147) <i>Erpetogomphus erici</i> (foto R. Novelo, 2014), 148) <i>E. elaps</i> . 149-150. Vista lateral de los apéndices y del último segmento abdominal de los machos. 149) <i>E. elaps</i> , 150) <i>E. liopeltis</i> . 151-153. Detalles de las alas anteriores. 151) <i>Oplonaeschna armata</i> , 152) <i>Anax junius</i> , 153) <i>Remartinia luteipennis</i>	92
Figuras 154-160. 154-159. Detalles de la parte frontal de la cabeza, vista lateral del tórax y vista lateral de los apéndices abdominales superiores de los machos, respectivamente. 154, 156, 158) <i>Oplonaeschna armata</i> , 155, 157, 159) <i>O. sp. aff. magna</i> . 160) Detalles de IR2 del ala anterior de <i>Remartinia luteipennis</i>	93
Figuras 161-165. 161-162. <i>Rhionaeschna multicolor</i> . 161) Detalles de la ala posterior, 162) mancha frontal. 163-165. Vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 163) <i>R. psilus</i> , 164) <i>R. multicolor</i> , 165) <i>R. jalapensis</i>	94
Figuras 166-169. 166-167. Detalles en las alas posteriores. 166) <i>Cannaphila vibex</i> , 167) <i>Orthemis discolor</i> . 168-169. Detalles en las alas anteriores. 168) <i>O. discolor</i> , 169) <i>C. vibex</i>	95
Figuras 170-174. 170-171. Detalles en la parte basal de las alas anteriores. 170) <i>Libellula croceipennis</i> , 171) <i>Orthemis discolor</i> . 172-173) Detalles en la ala anterior y posterior de <i>L. croceipennis</i> . 174) Detalle en el ala posterior de <i>L. herculea</i>	96
Figuras 175-178. Detalles en las alas posteriores. 175) <i>Paltothemis lineatipes</i> , 176) <i>Tamea</i> sp., 177) <i>Micrathyria didyma</i> , 178) <i>Perithemis domitia</i>	97
Figuras 179-183. 179-182. Detalles en las alas anteriores. 179) <i>Dythemis nigrescens</i> , 180) <i>Sympetrum illotum</i> , 181) <i>Macrothemis pseudimitans</i> , 182) <i>Brechmorhoga vivax</i> . 183) Detalle de la ala posterior de <i>B. vivax</i>	98

Figuras 184-190. 184-185. Detalles de las uñas. 184) <i>Macrothemis pseudimitans</i> , 185) <i>Brechmorhoga vivax</i> . 186-187. Detalles de las alas posteriores. 186) <i>B. latialata</i> , 187) <i>B. pertinax</i> . 188-190. Detalles de los hamules. 188) <i>B. pertinax</i> , 189) <i>B. vivax</i> , 190) <i>B. tepeaca</i>	99
Figura 191. Curva de acumulación de las especies del inventario de Odonata a nivel regional, que incluye los 8 sitios de estudio de los BMMR.....	118
Figura 192. Promedio de distintividad taxonómica (Δ^+) en cada una de las localidades y en los BMMR, las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1). La línea punteada muestra el promedio de Δ^+ de la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno <i>et al.</i> , 2014a) y las líneas continuas muestran los intervalos de confianza de 95%.....	127
Figura 193. Varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) en cada una de las localidades y en los BMMR, las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1). La línea punteada muestra el promedio de la Λ^+ de la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno <i>et al.</i> , 2014a) y las líneas continuas muestran los intervalos de confianza de 95%.....	127
Figura 194. Ejemplo del cálculo de distintividad taxonómica (Δ^+) y su varianza (Λ^+) en la localidad de Chilijapa, Tepehuacán de Guerrero (TEP) de acuerdo a la estructura taxonómica del sitio (ver Cuadro 15). Los odonatos representantes del árbol taxonómico son divididos en cinco niveles taxonómicos. El peso entre pares de especies elegidas aleatoriamente es calculado, por ejemplo, como $\omega_{1,20} = \omega_{20,1} = v_1 + v_2 + v_3 + v_4 + v_5 = 20 + 20 + 20 + 20 + 20 = 100$	131
Figura 195. Ejemplo del cálculo de distintividad taxonómica (Δ^+) y su varianza (Λ^+) en la localidad Camino Carpinteros-La Selva km 2, Huayacocotla, Veracruz (HUA) de acuerdo a la estructura taxonómica del sitio (ver Cuadro 15). Los odonatos representantes del árbol taxonómico son divididos en cinco niveles taxonómicos. El peso entre pares de especies elegidas aleatoriamente es calculado, por ejemplo, como $\omega_{1,16} = \omega_{16,1} = v_1 + v_2 + v_3 + v_4 + v_5 = 20 + 20 + 20 + 20 + 20 = 100$	132
Figura 196. Componentes bióticos y trazos generalizados principales de la biota mexicana. NCA. Neártico Californiano; NCO. Neártico Continental; ANT. Antillano; MMO. Mexicano de Montaña; MES. Mesoamericano. Las provincias que los integran. 1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano Mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Península de Yucatán; 7. Sierra Madre Occidental; 8. Sierra Madre Oriental; 9. Eje Volcánico Transmexicano; 10. Cuenca del Balsas; 11. Sierra Madre del Sur; 12. Costa del Pacífico Mexicano; 13. Golfo de México; 14. Chiapas. (tomado de Morrone y Márquez, 2003).....	142
Figura 197. Mapa de las especies de la región consideradas de distribución amplia en el continente Americano.....	143
Figura 198. Mapa de las especies de la región consideradas de distribución amplia en México...143	
Figura 199. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado uno.....	145
Figura 200. Trazo generalizado número uno.....	145
Figura 201. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado dos.....	145

Figura 202. Trazo generalizado número dos.....	145
Figura 203. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado tres.....	146
Figura 204. Trazo generalizado número tres.....	146
Figura 205. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado cuatro.....	146
Figura 206. Trazo generalizado número cuatro.....	146
Figura 207. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado cinco, sub-patrón uno.....	147
Figura 208. Trazo generalizado número cinco, sub-patrón uno.....	147
Figura 209. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado cinco, sub-patrón dos.....	147
Figura 210. Trazo generalizado número cinco, sub-patrón dos.....	147
Figura 211. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado cinco, sub-patrón tres.....	147
Figura 212. Trazo generalizado número cinco, sub-patrón tres.....	147
Figura 213. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado seis, sub-patrón uno.....	148
Figura 214. Trazo generalizado número seis, sub-patrón uno.....	148
Figura 215. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado seis, sub-patrón dos.....	148
Figura 216. Trazo generalizado número seis, sub-patrón dos.....	148
Figura 217. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado siete.....	149
Figura 218. Trazo generalizado número siete.....	149
Figura 219. Trazos individuales representativos que conforman el trazo generalizado ocho.....	149
Figura 220. Trazo generalizado número ocho.....	149
Figura 221. Porcentaje de especies que representan cada trazo generalizado de la región. El número de trazo generalizado corresponde a lo mencionado en el Cuadro 22 y coincide con el color asignado. En el caso del color rojo representan a las especies de distribución amplia en México y el morado indica a las especies de distribución amplia en el continente Americano.....	150

Figuras 222-227. Trazos individuales con mayor relevancia para la región de estudio. 222-223. Trazos individuales incluidos en el trazo generalizado siete. 222) *Erpetogomphus liopeltis*. 223) *Palaemnema paucicoba*. 224-227. Trazos individuales que conforman el trazo generalizado ocho. 224) *Erpetogomphus erici*. 225) *Brechmorhoga latialata*. 226) *Archilestes regalis*. 227) *Paraphlebia zoe*.....154

Figuras 228-229. Conjuntos de trazos generalizados superpuestos incluyendo el estado de Hidalgo y la región de estudio (BMMR). 228) Trazos generalizados 1, 2 y 4 con afinidad Neártica. 229) Trazo generalizados 6 (con sus dos sub-patronos), 7 y 8 con afinidad del componente Mexicano de Montaña.....156

Figura 230. Trazos generalizados 3 y 5 con sus tres sub-patronos diferentes, con tendencia a una afinidad de tipo Neotropical.....157

Figura 231. Mapa general de México que incluye todos los trazos generalizados y su sobreposición, encontrados a partir de las especies de libélulas de la región de estudio. El estado de Hidalgo se resalta en rojo y dentro se encuentra una línea negra que incluye a los BMMR.....159

Figuras 232-233. Mapas del estado de Hidalgo que incluyen las localidades de estudio. 232) Sobreposición de los trazos generalizados. 233) Nodos que implican mayor complejidad en Hidalgo y los alrededores, de acuerdo al número de trazos generalizados que incluyen. Los números corresponden al municipio de la localidad de estudio. 1) La Misión (MIS), 2) Chapulhuacán (CHA), 3) Tepehuacán de Guerrero (TEP), 4) Tlanchinol (TLA), 5) Molango de Escamilla (MOL), 6) Zacualtipán de Ángeles (ZAC), 7) Huayacocotla (HUA), Veracruz, 8) Tenango de Doria (TEN).....160

1. RESUMEN

El presente estudio aporta el conocimiento taxonómico, de diversidad y biogeográfico de odonatos en ocho bosques mesófilos de montaña en la Sierra Madre Oriental de la región de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR): los Naranjos (MIS), el Infiernillo (CHA), Chilijapa (TEP), camino Apantlazol km 4.5 (TLA), Acuatitlán (MOL), Tizapán (ZAC), camino Carpinteros-la Selva km 2 (HUA) y camino el Gosco-la Viejita (TEN). Los objetivos de este trabajo contemplaron conformar una lista taxonómica, elaborar claves de identificación de las especies de odonatos adultos, determinar y evaluar la diversidad alfa, taxonómica, beta espacial y temporal en cada localidad y en la región, además de analizar la distribución geográfica de las especies de odonatos de los BMMR.

Se efectuaron cuatro muestreos de adultos en cada una de las ocho localidades (32 muestreos en total), dos veces durante la época de sequía (marzo-abril) y dos veces en época de lluvias (agosto-septiembre) en el año 2011. Cada muestreo implicó cuatro horas de esfuerzo de colecta/hombre (un colector), la captura de los ejemplares adultos se efectuó en las inmediaciones de los cuerpos de agua de manera directa, con una red aérea, los organismos se sacrificaron en acetona al 100% y fueron conservados en sobres con sus datos de colecta. También se realizaron ocho salidas adicionales para complementar el trabajo, con un muestreo de larvas entre abril y mayo, su captura fue directa con una red acuática triangular y fueron sacrificadas en etanol al 96% y preservadas en etanol al 80%. El 85% de los adultos y larvas se identificaron a nivel de especie y el resto a género.

Los análisis de diversidad fueron realizados de forma individual en cada localidad y como BMMR (incluyendo las ocho localidades) con datos de presencia-ausencia; la diversidad alfa se obtuvo de forma parcial, por medio de riqueza específica y representatividad de los inventarios con curvas de acumulación de especies con el modelo de Clench y aplicación de índices no paramétricos. La diversidad taxonómica se estimó mediante un análisis de distintividad y varianza de la misma respecto a la diversidad taxonómica de la lista de especies del estado de Hidalgo. La diversidad beta espacial entre las localidades se analizó con el coeficiente de similitud de Sorensen, que al restar uno se encontró la disimilitud entre las muestras que también fue comparado con un análisis de

complementariedad, mientras que beta temporal en época de sequía y de lluvia se analizó con este último método. El análisis de distribución geográfica se realizó por el método panbiogeográfico aplicado a las especies de los BMMR con excepción de las de amplia distribución en México y el continente Americano.

Como resultados del presente estudio, se integra una lista taxonómica de 60 especies y siete morfoespecies agrupadas en 32 géneros, nueve familias, ocho superfamilias y dos subórdenes para los BMMR. Destaca el primer registro del género *Pseudostigma* y de 10 especies para el estado de Hidalgo, además de tres especies para el estado de Veracruz y la identificación de tres posibles nuevas especies para la ciencia, dos del género *Argia* y una del género *Oplonaeschna*. La clave dicotómica de los odonatos adultos de los BMMR, incluye los niveles de suborden, familia, género y especie en su caso, presenta 65 dicotomías basadas en distintos atributos y 25 láminas con 166 fotografías de las principales estructuras diagnósticas.

La riqueza de especies más alta de acuerdo a los muestreos de adultos y larvas se encuentra en las localidades de TLA y MIS con 25 cada una y las de menor riqueza son MOL con 12 y TEN con 10. La completitud de los inventarios más alta de acuerdo al modelo de Clench fue para HUA y TEP por arriba del 80% y en las demás localidades entre el 60 y 79%. Los muestreos de los BMMR indican una completitud del inventario de 76% y si se considera la contribución adicional de especies de los muestreos de larvas se sugiere que se conoce un 83.7%. La diversidad tiene la mayor representatividad en cada nivel taxonómico en TLA y TEP, mientras que los BMMR contienen una alta diversidad de linajes con el 100% de los subórdenes y superfamilias, 91.7% de las familias, 73.9% de los géneros y 55.8% de especies reportadas en el estado de Hidalgo. De acuerdo a Δ^+ , las ocho localidades individuales y los BMMR son consideradas representativas de la lista taxonómica del estado de Hidalgo y Λ^+ señala que todos los valores de las muestras tienen uniformidad en la estructura de la composición taxonómica respecto a la lista de la entidad. La diversidad beta espacial en la BMMR presenta altos niveles de recambio, la complementariedad indica que de las 28 combinaciones entre pares de localidades, 26 tienen una disimilitud entre el 60 y 90%, mientras que la beta temporal en la BMMR señala

que la composición de especies encontrada en época de sequía y de lluvias tiene una disimilitud del 53%.

El análisis de la distribución geográfica de las especies por el método panbiogeográfico en los BMMR, permite identificar, a partir de 45 trazos individuales, un total de ocho trazos generalizados, que en la zona de estudio originan una mezcla de libélulas con distintas afinidades como Neártica, Mexicano de Montaña y Neotropical. El trazo generalizado Mexicano de Montaña más Mesoamericano es el más representativo de la región con 16 especies (27%), seguido del Mexicano de Montaña con 12 especies (20%). El trazo generalizado Sureste de México, es el más restringido a la región y está sustentado en la distribución de 4 especies (7%). Existe un nodo panbiogeográfico donde se superponen todos los trazos generalizados pero ninguna localidad estudiada se ubica en dicho nodo, también se ubican tres nodos más donde se traslapan siete trazos generalizados. Las localidades de TLA y TEN se ubican en nodos diferentes donde se sobreponen siete trazos generalizados. Las localidades de MOL, ZAC y HUA se encuentran en un nodo donde convergen seis trazos generalizados y cerca del borde de un nodo donde se sobreponen siete trazos generalizados, mientras que MIS, TEP y CHA están en un nodo de seis trazos generalizados.

Los BMMR tiene una historia geológica antigua y forman parte de la imbricada Zona de Transición Mexicana, la fauna actual de libélulas en la región presenta: 1) alta riqueza de especies y completitud de inventarios que sugieren la posibilidad de encontrar aún más, 2) alta diversidad taxonómica, 3) alto recambio espacial y temporal, 4) presencia de especies crípticas o nuevas aún no descritas que sugieren estar especializadas o confinadas a ciertos ambientes, 5) antecedentes de especies relictos, 6) límites distribucionales meridionales y septentrionales de especies, géneros y familias, 7) trazos generalizados restringidos a la SMO y GOL de los cuales la región forma parte, 8) trazos generalizados con distinta afinidad, y 9) nodos panbiogeográficos de diferente magnitud cuantitativa y cualitativa. Lo anterior soporta la existencia de subconjuntos de libélulas identificables, con historias evolutivas diferentes que se sobreponen en la región en distintos grados, siendo un grupo biológico que, al conocer su filogenia puede poner a prueba la hipótesis de la existencia de diferentes cenocrones en los BMMR.

2. INTRODUCCIÓN

La biodiversidad se define como toda la variedad de organismos vivos de cualquier fuente, incluidos los ecosistemas terrestres, marinos y otros ecosistemas acuáticos, así como complejos ecológicos de los que forman parte; incluye la diversidad dentro de cada especie, entre las especies y de los ecosistemas (Convenio sobre la Diversidad Biológica, 1992). Por lo anterior, la biodiversidad se define en tres niveles jerárquicos de organización: diversidad genética, diversidad de especies y diversidad de ecosistemas. El nivel de diversidad de especies es el más estudiado y utilizado debido a que el mundo vivo está más ampliamente considerado en términos de especies.

Existe una gran cantidad de estimaciones del total de especies que han existido en el planeta hasta hoy, estas varían de entre 5 millones hasta cerca de 100 millones. Un estudio conservador con información de la United Nations Environment Programme y de Hammond (1992) sugiere en sus estimaciones alrededor de 14 millones de especies de las cuales solo 1 millón 750 mil han sido descritas (Groombridge y Jenkins, 2002); otras estimaciones mencionan que el mundo está representado por alrededor de 10 millones de especies y solo 1 millón 600 mil han sido descritas (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Estudios más recientes estiman alrededor de 8.7 millones, considerando 1 millón 200 mil especies descritas, catalogadas e integradas en bases de datos (Mora *et al.*, 2011).

Desde principios del siglo XXI, las estimaciones de la diversidad de especies en el mundo han tenido una resolución más fina por el desarrollo de la bioinformática, la cual aplica la tecnología de computadoras para el manejo de bases de datos, que reúnen información biológica de una gran cantidad de colecciones científicas que cuentan con información valiosa de las especies y pueden incorporar una gran cantidad de variables que permiten realizar predicciones multifactoriales (Escoto-Rocha *et al.*, 2006; Guralnick y Hill, 2009); esto facilita encontrar, visualizar y analizar la información biológica a un ritmo más acelerado (Edwards *et al.*, 2000), además de poder compartirla a través de internet con usuarios de cualquier parte del mundo con proyectos como Species 2000 y uBio (Bisby, 2000; Sarkar 2007).

Species 2000 es una organización cuyo proyecto es trabajar con taxónomos, agencias patrocinadoras y conjuntamente con programas como el Integrated Taxonomic Information System (ITIS) con su proyecto Catalogue of life, the Global Biodiversity Information Facility (GBIF) y Encyclopedia of life (EoL), con el objetivo de crear una base de datos global de todas las especies, en la actualidad incluye 132 bases de datos taxonómicas del mundo y, hasta noviembre de 2014, incluye 1 millón 603 mil 901 especies catalogadas (Species, 2000[actualizado 2014]).

Con estas nuevas bases de datos ha sido posible detectar una gran cantidad de sinonimias, mientras que al mismo tiempo se describen cada año nuevas especies, por lo que una tendencia en muchos grupos es que el número efectivo de especies se mantenga o baje conforme hay más información disponible (Blackmore, 2002). Sin embargo, algo claro y que la mayoría de los especialistas señala es que una gran parte de las especies no descritas se encuentran dentro del phylum Arthropoda, en la superclase Hexapoda y en particular en la clase Insecta (Groombridge y Jenkins, 2002; Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008; Mora *et al.*, 2011).

La superclase Hexapoda es el grupo con mayor número de especies, según Brusca y Brusca (2003), aunque no hay una cifra exacta de cuántas especies existen y cuántas faltan por describir, estiman que debe haber descritas de 898,000 a 948,000 especies de hexápodos y una cifra más reciente cita 925,000 especies descritas (Grimaldi y Engel, 2005). Unas 3,500 nuevas especies se han descrito cada año desde la décima edición de *Systema Naturae* (Linnaei, 1758) cuando inicia formalmente la nomenclatura zoológica, aunque en décadas recientes se ha incrementado a 7,000 nuevas especies por año. Se estima que las especies que faltan por describirse en el mundo están dentro de un intervalo de 2 a 5 millones o de 4 a 6 millones (Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008; Gullan y Cranston, 2010).

A pesar de que falta por conocer muchas especies de hexápodos, está claro que son considerados el grupo más diverso en la tierra, por su gran número de especies, la amplitud de su distribución geográfica y gran éxito evolutivo, el cual se atribuye a ciertas características que se desarrollaron en los miembros ancestrales del grupo, tales como el

tamaño, la cutícula, adaptabilidad de los órganos, metamorfosis, alta fecundidad, alta heterogeneidad genética o elasticidad y persistencia ante los cambios ambientales, interacciones evolutivas con plantas y otros organismos, y en muchos casos sus alas funcionales (Mc Gavin, 2002; Gullan y Cranston, 2010). Estas son algunas características que les han permitido una amplia colonización de medios terrestres, acuáticos (dulceacuícolas, aguas termales y esteros) y en cavernas, con excepción de las grandes elevaciones, océanos y los casquetes polares (Triplehorn y Johnson, 2005).

Los hexápodos tienen como una característica invariable la presencia de tres pares de patas y la posesión de una tagmosis que incluye cabeza, tórax y abdomen. La superclase se subdivide en la clase Entognatha, que tiene sus partes bucales parcialmente ocultas y plegadas en la cabeza como en una bolsa pequeña (incluye cuatro órdenes Collembola, Protura, Japygina y Campodeina) y la clase Insecta, conocidos comúnmente como los “verdaderos insectos”, los cuales tienen típicamente ocelos y ojos compuestos, las partes bucales están expuestas (ectognatos) con las maxilas y los palpos labiales bien desarrollados, el tórax puede estar débilmente desarrollado en estados inmaduros y generalmente muy desarrollado en los adultos de grupos alados, las patas poseen seis artejos, el abdomen está conformado primitivamente de 11 segmentos, con el gonoporo casi siempre sobre el segmento 8 en hembras y 9 en machos (Gullan y Cranston, 2010).

La clase Insecta está considerada como un grupo tan diverso que incluye una gran heterogeneidad en su morfología, por lo que actualmente se subdivide de 27 a 31 órdenes vivientes (dependiendo del enfoque de cada autor); entre éstos, los de mayor diversidad son Coleoptera (más de 350,000 especies descritas), Diptera (150,000), Lepidoptera (150,000), Hymenoptera (115,000) y Hemiptera (100,000). El resto de los órdenes no excede las 20,000 especies descritas de los Orthoptera. Por otra parte, el registro fósil más antiguo conocido de un hexápodo es de Collembola de principios del Devónico (400 millones de años), pero en sentido estricto el registro fósil con mayor antigüedad para la clase Insecta es para los Archeognatha y los Zygentoma, taxones que datan del Carbonífero, mientras que los Ephemeroptera y los Odonata son los insectos alados más antiguos que sobreviven (Arnett, 2000; Brusca y Brusca, 2003; Triplehorn y Johnson, 2005).

2.1. Generalidades, importancia y perspectiva práctica del orden Odonata

Los organismos que conforman el orden Odonata son conocidos comúnmente en México como libélulas o caballitos del diablo, sus ancestros fueron los Protodonata o Meganisoptera los cuales se remontan a la era Paleozoica (300 millones de años), con especies de gran tamaño como *Meganeuropsis permiana* Carpenter, 1939, con más de 70 cm de envergadura alar, siendo el insecto más grande que a habitado la tierra y que vivió en el periodo Pérmico (Grimaldi y Engel, 2005; Kalkman *et al.*, 2008).

Odonata y Ephemeroptera son los únicos órdenes representantes que sobreviven del linaje de los Palaeoptera, considerados una auténtica reliquia de fauna ancestral y se ubican en las ramas basales en la filogenia tradicional de la clase Insecta (González y Novelo, 2011). A pesar de que existen varias hipótesis filogenéticas (Chiastomyaria, Metapterygota) en las relaciones basales de los linajes alados de los Insecta, varios estudios soportan que Ephemeroptera + Odonata conforman el clado Palaeoptera, el cual es considerado como el grupo hermano del linaje monofilético y megadiverso de los Neoptera (Wheeler *et al.*, 2001; Hovmöller *et al.*, 2002; Soldán, 2003; Willkommen y Hörnschemeyer, 2007; Kukulová-Peck, 2008; Blanke *et al.*, 2012).

Los odonatos adultos se caracterizan por tener ojos grandes y globulares, antenas cortas, cuerpos típicamente esbeltos y coloraciones atractivas (Figs. 1-2), dos pares de alas alargadas y membranosas con una abundante venación que incluye un conspicuo nodo y usualmente un pterostigma (González, 1997; Nikula *et al.*, 2002). Las libélulas presentan diversos tamaños, que van desde menos de 2.5 cm de envergadura alar, en algunas especies del género *Agriocnemis* (Theischinger y Hawking, 2006), hasta individuos que pueden superar los 18 cm de envergadura alar, como *Megaloprepus caerulatus* (Drury, 1782) (Förster, 2001).

Estos insectos son hemimetábolos, cuyas larvas son acuáticas en su gran mayoría (Figs. 3-4), pocas son semi-terrestres, como *Paraphlebia zoe* Selys *in* Hagen (Novelo, 2008) y muy raras las que son verdaderamente terrestres. Pasan por varios estadios larvales antes de la metamorfosis para convertirse en adultos. Las larvas poseen ojos compuestos bien definidos a los lados de la cabeza, pueden tener un abdomen ancho o esbelto, con

apéndices caudales en forma sacoide o laminar que funcionan como branquias, o simplemente agudos, en cuyo caso existen papilas en la superficie interna del recto que llevan a cabo la función respiratoria (Corbet, 1999). A diferencia de los adultos, presentan coloraciones menos atractivas como amarillo pálido, verde, pardo o muy oscuras creando una homocromía con el medio circundante con el que regularmente se confunden (Corbet y Brooks, 2008).



Figuras 1-4. Odonatos. 1) Macho adulto de *Rhionaeschna multicolor* representante del suborden Anisoptera, 2) macho adulto de *Ischnura denticollis* representante del suborden Zygoptera, 3) larva del suborden Anisoptera, 4) larva del suborden Zygoptera.

El nombre Odonata proviene de dos vocablos griegos; “odontos” que significa diente y “gnathos” mandíbula, lo cual hace alusión a las características propias del aparato bucal; las larvas poseen mandíbulas, además presentan un labio altamente especializado y único que está plegado bajo la cabeza y sirve para capturar presas, éste se conforma de dos partes, el posmentón y el prementón (incluye dos palpos, cada uno armado con dientes móviles para atrapar a la presa). La extensión del labio se proyecta hacia adelante como resultado de un mecanismo de energía-almacenada y liberada que requiere la coordinación de tres procesos: 1) contracción del diafragma abdominal (en Anisoptera) o el abdomen (en

Zygoptera), lo cual incrementa la presión interna de la hemolinfa, 2) simultáneamente el cierre de la valva anal y, 3) la liberación del mecanismo de bloqueo del labio en la posición de reposo (Corbet y Brooks, 2008). En el caso de los adultos se tienen unas piezas bucales de tipo masticador, con mandíbulas bien desarrolladas (Paulson, 2009).

La importancia de este grupo de insectos en la naturaleza se manifiesta por su posición funcional como depredadores generalistas, tanto en su etapa de larva como de adulto (Cummins y Merritt, 1996). Controlan las poblaciones de una amplia variedad de invertebrados, como por ejemplo una gran cantidad de dípteros, que comprenden al menos 10 familias dentro de las que se encuentran especies nocivas para el hombre como mosquitos, jejenes, chaquistes y tábanos (González y Novelo, 2011). Asimismo, consumen otros insectos como avispas, abejas, mariposas, polillas, tricópteros, siálicos, hormigas aladas y otros odonatos.

Por otra parte, también son un grupo relevante por su amplia diversidad de interacciones con distintos taxones, por ejemplo, sus huevos son atacados por himenópteros parasitoides de las superfamilias Chalcidoidea y Scelionoidea, las larvas pueden ser parasitadas por Protozoa (Sporozoa, Gregarinida), o ser hospederos intermediarios de parásitos como tremátodos, céstodos y asquelmintos. Los adultos presentan ectoparásitos como moscas de la familia Milichidae y ácaros acuáticos de las familias Hydrachnidae y Arrenuridae. Sus principales depredadores son vertebrados, tanto para las larvas como para los adultos, tales como peces, anfibios, reptiles y aves, pero también son alimento de otros invertebrados como algunas arañas, de otros odonatos, grandes hemípteros, algunos coleópteros acuáticos e himenópteros del género *Vespa*, moscas de la familia Asilidae, y hasta plantas carnívoras (Corbet y Brooks, 2008; Gómez-Anaya, 2008).

Las libélulas, con su amplia interacción en las cadenas tróficas dulceacuícolas y terrestres, con una taxonomía bien conocida, con especies que pueden presentar una sensibilidad a la calidad y estructura de sus hábitats (cobertura forestal, estructura vegetal y química del agua, entre otras) y ciclo de vida anfibiótico, han sido reconocidas como organismos modelo para estudios en distintos campos: 1) para analizar los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad en diferentes sistemas acuáticos y a diversas escalas

(Novelo y Gómez-Anaya, 2009); 2) en la caracterización de la estructura de los ensamblajes de larvas (Novelo *et al.*, 2002; Alonso-Eguía Lis, 2004; Hofmann y Mason, 2005; Schultz, 2009), 3) como pioneros en estudios de comportamiento reproductivo, territorial y selección sexual (Parker, 1978; Novelo y González, 1984; Corbet, 1999; Cordero, 1999; Romo *et al.*, 2009); 4) como bioindicadores de calidad ambiental de distintos cuerpos de agua (Osborn, 2005; Scher y Thièry, 2005; Novelo, 2006a); 5) para evaluar el cambio ambiental a largo plazo utilizando como indicadores la respuesta de los odonatos en sus variaciones en distribución y fenología por el cambio climático (Ott, 2001; Beatty *et al.*, 2010; Hoffman, 2010; Termaat *et al.*, 2010; Samways, 2010); 6) como indicadores de biodiversidad o riqueza total de especies en ecosistemas acuáticos (Sahlén y Ekestubbe, 2001); y 7) como indicadores de los estados de conservación del hábitat que ocupan y manejo sustentable de recursos (Corbet, 1999; Hawking y New, 1999; Kinvig y Samways, 2000; Clausnitzer, 2003; Foote y Hornung, 2005; Karube, 2005; Orr, 2006; Bried *et al.*, 2007; Sato y Riddiford, 2008; Harabiš y Dolný, 2012).

2.2. Panorama de la sistemática, diversidad y biogeografía del orden Odonata

La clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) se basa en los principios de estabilidad taxonómica y monofilia de los grupos existentes, ordenada a partir de los grupos hermanos más pequeños (*sensu* Dijkstra y Kalkman, 2012). Incorpora conocimientos de estudios de la venación de las alas (Bechly, 1996; Trueman, 1996; Dijkstra y Vick, 2006; Ware *et al.*, 2007; Carle *et al.*, 2008; Fleck *et al.*, 2008a), estudios filogenéticos que implican distintos caracteres morfológicos de los adultos y larvas (Rehn, 2003; Pessacq, 2008; von Ellenrieder, 2003) e incluye algunos estudios moleculares recientes (Dumont *et al.*, 2005, 2010; Bybee *et al.*, 2008; Fleck *et al.*, 2008b). Esta clasificación vista desde la perspectiva de una clasificación natural, se considera que ya tiene un fuerte soporte a nivel de superfamilias. La tendencia actual en muchos estudios filogenéticos es realizar análisis a distintos niveles de resolución como de familias y géneros, con la finalidad de ir resolviendo el rompecabezas para obtener una clasificación natural que se vaya reflejando en dichos niveles taxonómicos (Carle y Kjer, 2002; Carle *et al.*, 2008; Pessacq, 2008; Ware *et al.*, 2008; Dijkstra *et al.*, 2014).

La clasificación taxonómica del orden Odonata incluye tres subórdenes, 10 superfamilias y 39 familias. Los tres subórdenes son: 1) Zygoptera, son organismos con abdomen esbelto y las alas anteriores y posteriores similares en forma y tamaño; está constituido por cuatro superfamilias y 27 familias. 2) Anisoptera, presentan un abdomen robusto y las alas posteriores distintivamente más anchas en su base que las anteriores; integrado por cinco superfamilias y 11 familias. 3) Anisozygoptera, organismos con abdomen robusto y alas anteriores y posteriores similares en forma y tamaño; constituido por una superfamilia y una familia (Dijkstra *et al.*, 2013, 2014).

A nivel mundial la Global Species Database Odonata preparada por el Catalogue of Life (Van Tol, 2005) actualizada hasta el 2011, reconoce 5,912 especies de odonatos (652 géneros), de las cuales 2,941 pertenecen al suborden Zygoptera (308 géneros), 3,011 al suborden Anisoptera (344 géneros) y tres al suborden Anisozygoptera (un género) considerado un grupo relictual con especies asiáticas supervivientes de la era Mesozoica (Li *et al.*, 2012); otra estimación hecha por Schorr y Paulson (2012) es de 5,827 especies. Se estima que aún faltan por ser descritas entre 1,000 y 1,500 especies. De ser cierto, el número de especies de odonatos se incrementaría entre 7,000 y 7,500. Desde 1970 un promedio de 38 especies han sido descritas anualmente, siguiendo esta tasa de descripción estimada, el 95% de todas las especies aún no descritas lo estarán para el 2030 (Kalkman *et al.*, 2008). Alrededor de 250 especies fueron descritas entre 2006 y 2010, la mayoría proceden de las regiones tropicales, con la más alta contribución la región Neotropical (43%), Oriental (28%) y la región Austral-asiática (19%, cerca de Nueva Guinea y Wallacea). Tres-cuartas partes de estas especies pertenecen a sólo tres familias, Coenagrionidae (85 especies), Libellulidae (37) y Platystictidae (27). En 2011 y 2012 aproximadamente 90 nuevas especies y 10 géneros fueron descritos y al mismo tiempo un número de especies fueron encontradas como sinonimias, por lo que el total estimado es cerca de las 6,000 especies (Dijkstra *et al.*, 2013).

El continente Americano, según cifras de Garrison *et al.* (2010), tiene 1,997 especies, de las que 12 familias, 108 géneros y 971 especies son zigópteros y 9 familias, 125 géneros y 1,026 especies son anisópteros. En el caso de la región Neártica que comprende Norteamérica (incluyendo el norte de México), Kalkman *et al.* (2008)

mencionan que se conocían 89 géneros y 451 especies, pero Paulson y Dunkle (2012) reconocen 90 géneros y 462 especies. Para la región Neotropical se tienen 207 géneros y 1,727 especies, lo cual representa alrededor del 30% de la odonatofauna del mundo (Von Ellenrieder, 2009).

Por otra parte, también se conoce que una gran cantidad de especies muestran una dramática disminución en distribución y abundancia desde la segunda mitad del siglo XX (Westfall y May, 1996; Sahlén *et al.*, 2004), debido a que la mayor diversidad de especies de odonatos se ubica en las zonas de bosques tropicales y éstos son los ecosistemas con mayor pérdida de área por la extracción de diversos recursos naturales (Corlett y Primack, 2006), lo que provoca la destrucción de su hábitat por la eutrofización, acidificación, contaminación en general de los hábitats acuáticos, la canalización de arroyos y ríos y la pérdida de cobertura, siendo esto la mayor amenaza a la diversidad de odonatos en el mundo (Kalkman *et al.*, 2008).

Esta problemática da como resultado la extinción de especies, lo cual ha hecho que surja en los últimos años una perspectiva de evaluar el estatus de conservación de especies raras, en regiones con altos endemismos o en las zonas tropicales del mundo donde hay bosques bajo presiones antropogénicas, dado que muchas de estas especies son las más susceptibles y pueden llegar a ser los mejores indicadores de las problemáticas ambientales locales y al mismo tiempo evitar la extinción de otras especies. Por otra parte, en los últimos años en la lista de la IUCN se han incorporado especies de odonatos (Paulson, 2004; Darwall *et al.*, 2005; Clausnitzer *et al.*, 2011) y a principios del año 2005 comenzó a funcionar la Global Dragonfly Assessment, la cual tiene expectativas de que en los próximos años se cuente con un panorama más detallado de estas especies y de las áreas de endemismos.

El aumento del conocimiento biogeográfico con libélulas está condicionado a los avances de dos áreas: 1) los estudios filogenéticos moleculares recientes (Dumont *et al.*, 2005, 2010; Bybee *et al.*, 2008; Fleck *et al.*, 2008b; Pessacq, 2008; Simon *et al.*, 2009; Blanke *et al.*, 2013; Dijkstra *et al.*, 2014), que están revelando información que modifica la clasificación actual, con la formación, supresión o reacomodo a nivel de familias y géneros

que aún están pobremente resueltos (Kalkman *et al.*, 2008), y 2) el retraso en la descripción de especies y el conocimiento de los odonatos en las regiones Oriental, Neotropical y Austral-asiática (Australia, Nueva Zelanda, Nueva Guinea y varios archipiélagos) que son las que tienen la mayor diversidad de familias y géneros (Fig. 5).

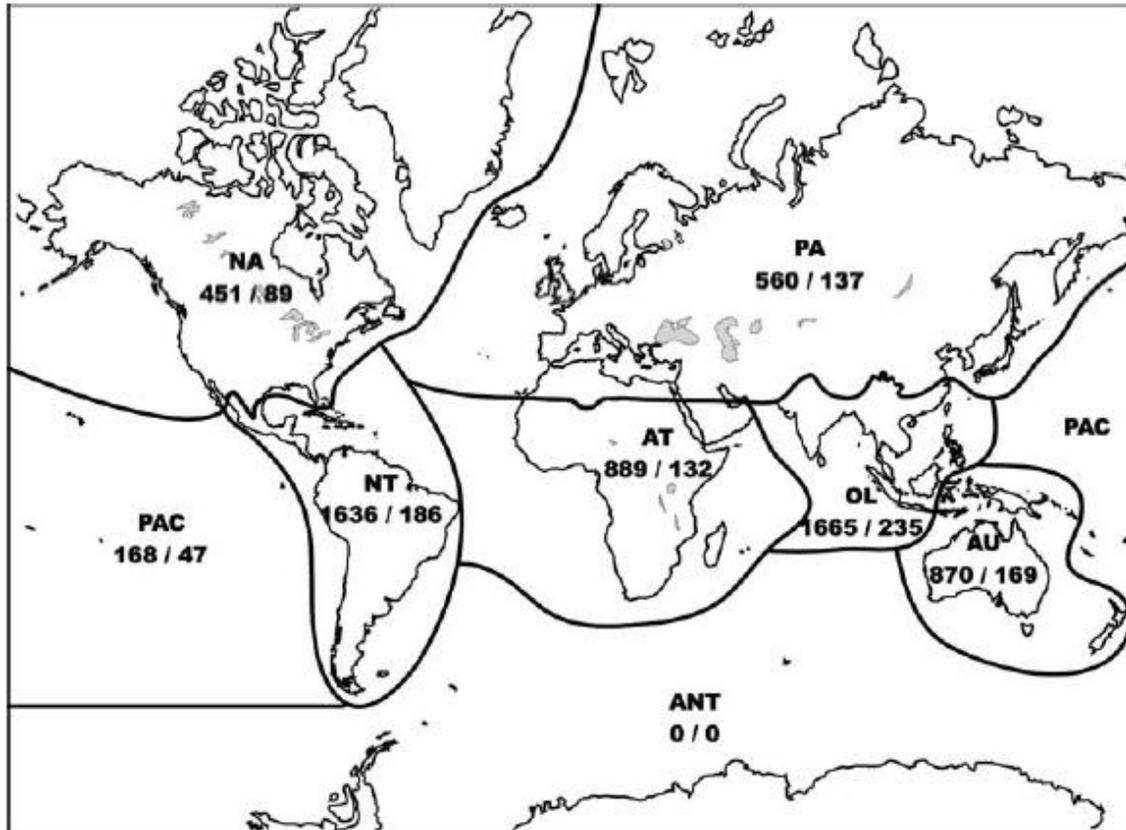


Figura 5. Diversidad de Odonata por región biogeográfica (número de especies/ número de géneros). PA- Paleártica, NA- Neártica, NT- Neotropical, AF- Afrotropical, OL- Oriental, AU- Austral-asiática, PAC- Islas del Pacífico y ANT-Antártida (Kalkman *et al.*, 2008).

En el caso de las otras regiones como la Afrotropical se conoce que es relativamente pobre en composición, lo que puede ser explicado por la historia climatológica inestable del continente, aunque se sabe que la costa Oeste con bosques húmedos presenta riqueza elevada y la costa Este del continente Madagascar tienen una gran cantidad de endemismos (Dijkstra y Clausnitzer, 2006). La Paleártica y Neártica presentan estudios muy avanzados en cuanto al número de especies descritas y sus distribuciones actuales (Fig. 5); además, existen algunos trabajos con enfoque histórico (Brown *et al.*, 2000; Kosterin, 2005; Stevens y Bailowitz, 2009) y filogenético con taxones representativos de esas regiones (May, 2002;

Bybee *et al.*, 2008; Dumont *et al.*, 2010), lo cual permite interpretar e inferir la biogeografía de estos lugares con mayor precisión.

Al conocer las características generales del orden Odonata y su panorama en campos como la sistemática, diversidad y biogeografía, así como su relevancia en el área de conservación a nivel mundial, el presente trabajo tratará de generar conocimientos en México a un nivel local en los bosques mesófilos de montaña de la región noreste de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR); dado que CONABIO (2010) los sostiene en una categoría de prioridad crítica de análisis para la conservación, debido a que ocupan el cuarto lugar en México en poseer una mayor proporción de bosque primario con relación al bosque secundario, por presentar una elevada riqueza de especies, especies restringidas (por ahora detectados en mamíferos y aves), continuidad en la cobertura, conectividad, zonas de transición y distribución relictual.

3. ANTECEDENTES

3.1. Taxonomía del orden Odonata en México

En el caso particular de México, en la obra *Biología Centrali-Americana*, Calvert (1901-1908) publicó un volumen que contribuyó en el conocimiento de los Odonata para México y América Central, así como la validación de nombres. Needham y Westfall (1955), publicaron “A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera)” donde se incluye alguna información de las Antillas mayores y provincias del norte de México. Cabe destacar que a principios de la década de los 80s comienzan los mexicanos Enrique González Soriano y Rodolfo Novelo Gutiérrez a contribuir al conocimiento taxonómico de los Odonata en México, aportando ambos una gran cantidad de artículos hasta la actualidad que contemplan la descripción de nuevas especies y larvas (González y Villeda-Callejas, 2000; Novelo, 2005, 2006b, 2008; González y Novelo, 2006; González, 2010). Por otra parte, algunos extranjeros también han contribuido en los últimos 20 años con descripciones de especies nuevas o han proporcionado información que incluye nuevos registros, como Garrison (1990, 1994a, 1994b, 2009, 2011), Bick y Bick (1995), Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000).

El estudio que incluye el panorama de la biodiversidad y taxonomía de Odonata en México es el de González y Novelo (1996), recientemente revisado y actualizado (González y Novelo, 2007, 2014) donde se señala el número de especies registradas hasta ese momento para la República Mexicana. En general la sistemática de Odonata en México ha tenido un considerable avance en la parte taxonómica o descriptiva, mientras que la parte explicativa, que implica el enfoque filogenético, está comenzando a tomar interés, debido al desarrollo de nuevas herramientas y técnicas moleculares. Finalmente, en el aspecto evolutivo ya se ha comenzado a trabajar con algunos tópicos de dimorfismo, selección sexual y comportamiento reproductivo que regularmente ayudan a entender y a explicar mecanismos que intervienen en la historia natural de los taxones (Novelo y González, 1984; Romo *et al.*, 2009).

3.2. Diversidad del orden Odonata en México

La diversidad de odonatos para México está representada por 356 especies y 82 géneros (González y Novelo, 2014; Novelo, 2014), distribuidas en 15 familias, ocho superfamilias y dos subordenes (Dijkstra *et al.*, 2013, 2014), cifra que representa el 6.1% de las 5,827 especies registradas a nivel mundial (Schorr y Paulson, 2012), lo cual se ubica por debajo del patrón de diversidad de otros taxones en México, que poseen entre el 10 y 12% de las especies del mundo (Espinosa *et al.*, 2008; Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). Algunos autores señalan que aunque falten algunas especies por describir, nunca se alcanzará el 10% de la diversidad global como en otros grupos de insectos (González y Novelo, 2007).

De las especies conocidas para México, 151 pertenecen al suborden Zygoptera (ubicadas en 28 géneros y nueve familias) y 205 pertenecen al suborden Anisoptera (distribuidas en 54 géneros y seis familias). Las familias con mayor número de especies y géneros son Libellulidae con 29 géneros y 102 especies, y Coenagrionidae, incluyendo a los pseudostigmatidos y protoneuridos (según estudios de O'Grady y May, 2003 y Dijkstra *et al.*, 2013), con 19 géneros y 111 especies. También es importante mencionar que la familia Gomphidae, con 13 géneros y 66 especies, presenta una gran cantidad de especies con distribuciones restringidas y una alta diversificación genérica en la zona oriental de

México. Por otro lado, las familias menos representadas en el territorio nacional son: Perilestidae, Polythoridae (un género con una especie cada una), Amphipterygidae, Macromiidae (un género con dos especies cada una), Cordulegastridae, Thaumtoneuridae (un género con tres especies cada una), Heteragrionidae (un género con cuatro especies) y Corduliidae (dos géneros con una especie cada uno) (Paulson y González, 1994 [actualizado 2014]).

En México se han contabilizado 49 especies endémicas (González y Novelo, 2014), que representan el 14.7% de las especies encontradas en el territorio nacional, siendo similar el porcentaje de endemismos que indica Kalkman *et al.* (2008) para Costa Rica (12%), Etiopía (13%), Taiwán (15%) y Venezuela (18%), países que presentan una superficie más pequeña y se ubican en latitudes inferiores. Por otra parte, existen sitios con una elevada riqueza de endemismos como Borneo (46%), Sri Lanka (46%) y Madagascar (77%), en donde influye acentuadamente el factor de aislamiento de esos sitios. El porcentaje de especies endémicas de México es probable que se incremente en el futuro un poco más por especies no descritas de géneros como *Argia*, *Palaemnema*, *Paraphlebia* y *Phyllogomphoides* (González y Novelo, 2007).

Es importante mencionar que la diversidad de varios grupos de odonatos en México, merecen una particular atención por el deterioro de su hábitat (contaminación de ríos, deforestación de bosques para otros fines y la desaparición de humedales). La mayoría de los grupos vulnerables son aquellos que implican las siguientes características (según González y Novelo, 2007): 1) ciclos de vida prolongados en su etapa larvaria (Cordulegastridae y Gomphidae), 2) poblaciones con bajas densidades (Amphipterygidae y algunos Gomphidae), 3) periodos reproductivos con una marcada estacionalidad (Gomphidae, Platystictidae y Polythoridae), 4) habitan en arroyos o riachuelos sombreados, como especies de *Agriogomphus*, y *Epigomphus* (Gomphidae), *Amphipteryx* (Amphipterygidae), *Cora* (Polythoridae), *Heteragrion* (Heteragrionidae), *Palaemnema* (Platystictidae) y *Perissolestes* (Perilestidae), 5) utilizan substratos especializados para la reproducción o el desarrollo larvario: *Paraphlebia* (Thaumtoneuridae), *Pseudostigma*, *Megaloprepus*, *Mecistogaster* y algunas especies de *Argia* (Coenagrionidae).

Actualmente, en la norma de protección ambiental de especies nativas de México de flora y fauna silvestres NOM-059-SEMARNAT-2010 no se incluye una sola especie de libélulas en alguna de sus categorías de riesgo (SEMARNAT, 2010). Por otra parte, en la Lista-Roja de la IUCN (2012) si existen especies que tienen ya un estatus, tres en la categoría de vulnerable: *Argia sabino* Garrison, 1994; *Hetaerina rudis* Calvert, 1901 y *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861 y seis en la categoría de peligro de extinción: *Epigomphus clavatus* Belle, 1980; *E. donnellyi* González y Cook, 1988; *E. flinti* Donnelly, 1989; *E. paulsoni* Belle, 1981; *E. sulcatistyla* Donnelly, 1989 y *Progomphus risi* Williamson, 1920. Sin embargo, existen varias especies candidatas a ser adicionadas en el futuro en alguna categoría (*Amphipteryx agrioides* Selys, 1853; *Archilestes regalis* Gloyd, 1944; *Brechmorhoga latialata* González-Soriano, 1999; *Heteragrion tricellulare* Calvert, 1901 y *Lestes alfonsoi* González y Novelo, 2001).

3.3. Biogeografía y distribución del orden Odonata en México

En México hay carencia en estudios formales de odonatos que impliquen alguna metodología biogeográfica, lo único que se ha hecho son comentarios de géneros de odonatos que siguen algunos de los patrones generales de dispersión propuestos por Halffter 1976-2006 (González y Novelo, 2007, 2011). La biogeografía de Odonata se considera compleja como en otros grupos de insectos, debido a que el territorio mexicano se localiza en una área de solapamiento entre las faunas Neártica y Neotropical, por lo que se ha considerado el sur y suroeste de Estados Unidos de América, México y la mayor parte de América Central hasta las tierras bajas del sur de Nicaragua como la denominada Zona de Transición Mexicana (ZTM) (Halffter, 1976; Halffter *et al.*, 2008). El territorio mexicano incluye 14 provincias bióticas: cinco neárticas, cinco de zona de transición y cuatro neotropicales (Morrone, 2001, 2006), las cuales poseen una fisiografía variada, resultado de su historia geológica compleja, provocando la contribución de linajes de distintas procedencias espaciales y temporales, lo cual intenta ser explicado a través de cinco patrones de dispersión en insectos (Halffter, 1976, 1978, 1987, 2006).

Los odonatos por su antigüedad revelan una de las características de la ZTM, la coexistencia de patrones de distribución antiguos y modernos, lo cual hace complicado

comprender la biogeografía del taxón; sin embargo, con el conocimiento preliminar de la distribución actual, se han analizado las afinidades a nivel genérico y se afirma que la mayoría se ajusta a alguno de los patrones de dispersión propuestos por Halffter (1976, 1978, 1987, 2006): 1) Neotropical: 44 géneros con diferentes grados de representación en la ZTM, de los cuales no se ha establecido cuales pueden presentar patrones de distribución modernos y antiguos, 2) Paleoamericano: 10 géneros, 3) Neártico: cinco géneros y 4) Mesoamericano de Montaña: un género. El resto de los géneros son ubicados como indeterminados, 12 géneros endémicos de la Zona de Transición Mexicana, cuatro géneros circuntropicales, tres géneros holárticos, un género con distribución en todo el mundo y dos géneros con sólo una especie en América pero con una o dos especies en las zonas tropicales del viejo mundo (González y Novelo 2007, 2011).

El conocimiento actual de la distribución de los odonatos, sugiere que México es el límite septentrional de familias del suborden Zygoptera en el continente Americano, como es el caso de Polythoridae representada sólo por *Cora marina* Selys, 1868 cuyo límite norteño es el estado de Jalisco (Novelo *et al.*, 2015), Perilestidae (*Perissolestes magdalenae* Williamson y Williamson, 1924) en la región de los Tuxtlas, Veracruz (González y Novelo, 2011), Amphipterygidae (*Amphipteryx agrioides*) al norte de la zona de montaña de Tlanchinol, Hidalgo (González, 2010) y en el caso de Platystictidae (*Palaemnema domina* Calvert, 1903) en el norte de Sonora y al sur de Arizona en Estados Unidos de América (Paulson, 2009).

A nivel genérico, México también es el límite septentrional de *Heteragrion* (Heteragrionidae) en la zona de montaña de Calnali, Hidalgo (Novelo y Peña, 1991) y posiblemente en el norte de Veracruz, *Paraphlebia* (Thaumatoneuridae) al sur de la Huasteca Potosina cerca de Tamazunchale y Las pozas de Xilitla (González *et al.*, 2011) y al noreste de Querétaro en Landa de Matamoros (Escoto-Moreno y Márquez, 2013), *Psaironeura* (Coenagrionidae) al sur-oriente de México en localidades de Oaxaca, Tabasco y Veracruz (Paulson y González, 1994 [actualizado 2014]), *Anisagrion* (Coenagrionidae) en Jalisco (Paulson y González, *op. cit.*), *Neoerythromma* (Coenagrionidae) en la parte occidental en Sonora (Paulson y González, *op. cit.*) y en la parte oriental al norte de Tamaulipas aunque con registros muy puntuales en la parte más sureña de Texas (Abbott,

2005; Paulson, 2009) y con disyunción al sur de Florida (probablemente explicado por las Antillas mayores) (Dunkle, 1990; Paulson, 2011), *Mecistogaster* (Coenagrionidae) en la parte occidental del país al sur de Sinaloa y Durango y en el oriente al sur de Tamaulipas, *Pseudostigma* (Coenagrionidae) en transición de bosques mesófilos de montaña con bosques tropicales en Tamaulipas y Nuevo León (Westfall y May, 1996; Garrison *et al.*, 2010), *Megaloprepus* (Coenagrionidae) al sur de Veracruz y en la hidroeléctrica de Patla, Puebla (González, 1997; Cuevas, 2007).

En el caso del suborden Anisoptera, México al parecer también es el límite septentrional de los géneros de Gomphidae *Agriogomphus* en la localidad Martínez de la Torre, Veracruz (González y Novelo, 2011), *Archaeogomphus* al sur-oriente de San Luis Potosí (González *et al.*, 2011), *Epigomphus* en Nayarit (Novelo *et al.*, 2014), *Phyllocycla* en el estado de Sonora, *Neocordulia* (Corduliidae) en Oaxaca (Paulson y González, *op. cit.*). En el caso de los Libellulidae el género *Anatya* en el pacífico en Nayarit, *Elasmothermis* en Ciudad del Maíz, San Luis Potosí (González *et al.*, 2011), *Nephepeltia* en los estados de Oaxaca y sur de Veracruz, *Planiplax* al sur de Tamaulipas y *Uracis* en Oaxaca (Garrison *et al.*, 2006; Paulson y González, *op. cit.*).

Por otro lado, México también parece ser es el límite de distribución meridional en el continente Americano de un género del suborden Zygoptera, tal es el caso de *Amphiagrion* (Coenagrionidae) registrado en el norte de Baja California Norte (Westfall y May, 1996), y se cree por la distribución conocida en Estados Unidos de América que el límite meridional del género podría estar entre el sur de Arizona y el norte de Chihuahua (Garrison *et al.*, 2006; Paulson, 2009).

Para el caso del suborden Anisoptera, México es el límite de distribución meridional en el continente Americano de la familia Macromiidae (*Macromia magnifica* McLachlan *in* Selys, 1874), que posee algunos registros en estados del altiplano y centro de México, como Aguascalientes e Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2009; Peña y Novelo, 1993).

A nivel genérico resultan ser varios los que presentan esta situación, *Aeshna* (Aeshnidae) es un género principalmente holártico que en América tiene su distribución meridional en el centro de México encontrado en los estados de Aguascalientes y México

(*Aeshna persephone* Donnelly, 1961; Escoto-Moreno *et al.*, 2014b; Novelo y Tennessen, 2010), mientras que “*Aeshna williamsoniana* Calvert, 1905” tiene posición incierta dentro del género (Garrison *et al.*, 2006). Otros ejemplos los constituyen los géneros de la familia Gomphidae, *Dromogomphus* del noreste de México, en los estados de Nuevo León y Tamaulipas (Needham *et al.*, 2000; Paulson y González, 1994[actualizado 2014]), *Octogomphus* con distribución en el norte de Baja California Norte (Needham *et al.*, 2000; Garrison *et al.*, 2006) y los géneros holárticos *Gomphus* que en el continente Americano ha sido registrado en una localidad de Ciudad Valles, San Luis Potosí (González *et al.*, 2011), *Ophiogomphus* en los Azufres, San Pedro Jécuaro, Michoacán (González y Villeda-Callejas, 2000), y *Stylurus* con registros en Oaxaca (Garrison *et al.*, 2006).

3.4. Estudios del orden Odonata en el estado de Hidalgo

El conocimiento de la odonatofauna de México tiene aún contrastes entre entidades federativas del país, clasificándose básicamente en tres grupos, de acuerdo a la información y a la investigación que se ha desarrollado: a) grupo de estados estudiados bajo un respaldo científico intenso, b) grupo de estados con información incompleta y c) grupo de escaso conocimiento. El estado de Hidalgo es considerado dentro del grupo de los estados con información incompleta (González y Novelo, 1996), debido a que se han realizado estudios intensos con respaldo científico en algunas zonas de la entidad, mientras que otras regiones presentan colectas poco sistematizadas o simplemente no han sido nunca muestreadas.

El estudio que aporta un panorama más completo de la odonatofauna del estado de Hidalgo es el de Peña y Novelo (1993), donde se identifican 72 especies. En la actualidad el estado cuenta con 93 especies registradas según la lista publicada en internet (Paulson y González, 1994 [actualizado 2014]), que se debe a la suma de registros de estudios de diversas zonas de la Sierra norte de Hidalgo (Zacualtipán-Tlanchinol) y del Valle del Mezquital (Actopan, Ixmiquilpan y Tecozautla) (Novelo y Peña, 1991; Peña y Novelo, 1993), a una tesis de maestría de la odonatofauna de la región occidental del estado de Hidalgo (Peña, 2001) y a estudios de la región de Zimapán (Gómez-Anaya *et al.*, 2000; Novelo *et al.*, 2002). Otras aportaciones son las de algunas colectas aisladas, como una localidad mencionada en la obra *Biología Centrali-Americana* (Calvert, 1901-1908) con el

primer registro de una especie de Odonata para el estado, ocho localidades visitadas en las expediciones de Beatty en México entre 1957-1962 (datos no publicados), algunos registros de especies mencionados por Behrstock (2005) y Behrstock *et al.* (2007), y un registro de González (2010). En contraste, falta por estudiar varias zonas aisladas que poseen bosques mesófilos y pinares, la parte norte oriental del estado con bosque tropical perennifolio cerca de los límites con San Luis Potosí, diversas localidades que pertenecen a la región hidrológica Tuxpan-Nautla que incluye la parte más oriental del estado que colinda con Veracruz, los pequeños fragmentos de la Llanura Costera del Golfo al norte de Hidalgo y la parte sur oriental del estado (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a).

Es importante mencionar, que se carece de estudios de biogeografía de odonatos en la entidad. En cuanto a estudios ecológicos que impliquen la evaluación de la diversidad de odonatos o algún otro enfoque práctico, en general se han realizado pocos, debido a que se ha dado prioridad a la parte taxonómica. Sin embargo, el enfoque de Novelo (2006b) en el uso de las larvas como indicadores de calidad ambiental, y el estudio de Novelo *et al.* (2002) han marcado pauta en la evaluación de la estructura de las comunidades de odonatos en algunas regiones, dándole un sentido aplicado al conocimiento del taxón y concientizando sobre la necesidad de más trabajos de este tipo, en los que se ha medido el número de especies (riqueza de especies), la abundancia proporcional de las mismas (equidad), y su correlación con variables ambientales. Por otra parte, Campbell y Novelo (2007) evalúan las diferencias de la diversidad filogenética utilizando la distintividad taxonómica en las comunidades adyacentes en un embalse de una hidroeléctrica en Zimapán, Hidalgo antes y después de la construcción de la misma.

3.5. La Sierra Madre Oriental (SMO) y el bosque mesófilo de montaña (BMM)

La Sierra Madre Oriental es una cadena montañosa que tiene una orientación noreste-sureste desde la frontera de Estados Unidos de América hasta el centro de la República Mexicana (Ruiz *et al.*, 2004). Debido a su compleja historia geológica (con dominancia de formaciones del Cretácico medio y superior) y a su interacción con los sistemas atmosféricos más importantes de la región, da como resultado un complejo mosaico climático que como consecuencia produce una elevada diversidad biológica,

observándose patrones de áreas en la cara oriental de la sierra con un alto número de especies donde dominan las de distribución amplia a través de varios tipos de vegetación. Por otro lado, en la cara occidental el número disminuye, pero el número de especies endémicas aumenta (Luna *et al.*, 2004).

La SMO ha sido delimitada por varios sistemas de regionalización dependiendo el criterio del autor y la índole del trabajo (provincias bióticas, fisiográficas, ecorregiones, biogeográficas, herpetofaunísticas, mastofaunísticas, divisiones florísticas); es importante mencionar que el estado de Hidalgo es incluido en todas las regionalizaciones y en siete de ellas como un componente significativamente constante en el área de la SMO (Ruiz *et al.*, 2004). El estado de Hidalgo en su área de la SMO presenta una variedad de tipos de vegetación tales como: bosque mesófilo de montaña (BMM), bosque tropical perennifolio, bosque de coníferas y de *Quercus* (Rzedowski, 2006).

El BMM se extiende en altitudes regularmente comprendidas entre 800 y 2,200 m, se caracteriza generalmente por la presencia persistente de nubes a nivel de la vegetación, la cual presenta en su dosel una composición de especies donde predominan árboles de climas templados (de afinidad holártica), por ejemplo *Fagus*, *Liquidambar*, *Pinus*, *Podocarpus*, *Quercus* y mientras que el sotobosque está conformado por especies tropicales perennifolias (de afinidad Neotropical), por ejemplo arbustos de las familias Acanthaceae, Myrsinaceae y Rubiaceae y una variedad de plantas epífitas de las familias Araceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Piperaceae y así como la presencia de una gran cantidad de helechos y cícadas (Rzedowski, 2006; CONABIO, 2010).

Las políticas ambientales globales y de México consideran que las áreas de BMM son prioritarias para su conservación debido a varios factores: 1) el BMM es reconocido a nivel mundial como un ecosistema que requiere de atención especial de acuerdo a su relevancia hidrológica (CONABIO, 2010), 2) es de los ecosistemas terrestres más vulnerables al cambio climático (Ponce *et al.*, 2012), 3) en el territorio nacional, de acuerdo con modelos de distribución potencial recientes, este ecosistema ocupa entre el 0.84 y 7% y soporta la más alta diversidad de plantas y animales en relación a su área (Cruz *et al.*, 2012; Ponce *et al.*, 2012; Gual y Rendón, 2014). En el caso del estado de Hidalgo el BMM es

probablemente el más estudiado, debido a la influencia de los factores mencionados anteriormente, además de que dicha entidad tiene el tercer lugar en extensión de hábitat de BMM a nivel nacional (Ortega y Castillo, 1996) y ha sido fuente importante de productos para usos maderables, medicinales, ceremoniales, alimentarios y con fines comerciales para los habitantes de estas áreas por generaciones (CONABIO, 2010).

Actualmente, el estado de Hidalgo es considerado parte de la región III de BMM del país, dicha región incluye a la subregión del noreste de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR), la cual presenta un valor de calidad relativamente mayor con respecto a otras subregiones, debido a su mayor conectividad e integridad, a que ocupa el cuarto lugar en tener una proporción más alta de bosque primario con relación al bosque secundario en comparación a otros BMM del país (CONABIO, 2010). Además, los BMM de esta subregión presentan una elevada riqueza de especies exclusivas o con distribución restringida, como es el caso de varias especies de aves y mamíferos (Cervantes *et al.*, 2002), así como de plantas (Luna *et al.*, 2000, 2001); sin embargo, debido principalmente a la ganadería extensiva que sustituye al BMM por pastizales inducidos o cultivados, la tala de árboles y la construcción de caminos, han provocado que estos bosques comiencen a presentar altos niveles de destrucción del hábitat.

3.5.1. Tipos de vegetación colindantes con BMM con importancia en la diversidad de Odonata

El BMM presenta una distribución natural discontinua (CONABIO, 2010), que favorece la heterogeneidad espacial por la presencia de gradientes altitudinales importantes dentro del área y la interacción con otros tipos de bosques que ocasiona áreas de transición. El bosque tropical perennifolio tiene un clima generalmente cálido húmedo, las lluvias son frecuentes a lo largo del año, por lo que la época seca se limita a menos de tres meses (cuatro o cinco en la península de Yucatán). Su composición florística es muy variada y rica en especies, predominan árboles de más de 25 m de altura, así como orquídeas y helechos de diferentes formas y tamaños; también se puede encontrar representación de otras epífitas y lianas. Las temperaturas medias anuales varían de 20 a 26°C, la temperatura del mes más frío varía no más de 11°C, las oscilaciones de las temperaturas diurnas son de

8 a 12°C, el promedio de precipitaciones anuales va de 1,500 a 3,000 mm y su altitud esta entre 0 y 1,000 m (Rzedowski, 2006).

El bosque de *Quercus* es muy característico de zonas montañosas de México, tienen un clima generalmente templado y semihúmedo, aunque penetran en regiones de clima caliente y en zonas semiáridas. Las temperaturas medias anuales tienen una amplitud global de 10 a 26°C y más frecuentemente de 12 a 20°C. El número de meses secos oscila entre 0 y 9 e igualmente amplios son los límites de la humedad relativa, el promedio de precipitaciones anuales varía de 350 mm a más de 2,000 en la Planicie Costera del Golfo de México. Es importante mencionar que es común observar en México bosques mixtos de *Pinus* y *Quercus* (los cuales comparten afinidades ecológicas generales), con *Abies* y con el bosque mesófilo de montaña, así como diversos tipos de bosques tropicales (Rzedowski, 2006). Los bosques de coníferas presentan una amplia diversidad florística y ecológica, prosperan en clima semiárido, semihúmedo y húmedo, y en varios casos sólo en condiciones edáficas especiales, están formados por una mezcla de especies de *Pinus*, *Pinus* y *Quercus*, *Juniperus* y las de *Abies* (Rzedowski, 2006).

3.6. Antecedentes del orden Odonata en BMM y áreas de transición con otros tipos de vegetación en México y el estado de Hidalgo

Los estudios de odonatos en el BMM y áreas de transición con otros ecosistemas en México, se limitan a información de trabajos generales donde se engloban algunas especies que habitan en estos ambientes (González y Novelo, 2007; González y Paulson, 2011). El único antecedente, es el capítulo de Odonata en el libro de diversidad del estado de Veracruz, donde se menciona la relevancia del BMM y se da evidencia que tiene la más alta riqueza de odonatos por unidad de área en esa entidad, también se señala, que debido a la baja superficie de este bioma en el país, seguramente dicha perspectiva se manifiesta a nivel nacional (González y Novelo, 2011).

Por otra parte, el BMM sustenta un elevada cantidad de endemismos de odonatos para el país, ya que de las 49 especies endémicas de México (González y Novelo, 2014), al menos 13 son exclusivas de este ecosistema, como *Amphipteryx agrioides*, *Archilestes regalis*, *Erpetogomphus erici* Novelo-Gutiérrez, 1999; *Lestes alfonsoi* González y Novelo,

2001; *Palaemnema paulicaxa* Calvert, 1931; *Paraphlebia hyalina* Brauer, 1871; *P. zoe*, entre otras y por lo menos 10 especies más, como *Argia percellulata* Calvert, 1902; *Ischnura posita atezca* Novelo-Gutiérrez y Peña Olmedo, 1989; *Palaemnema paulicoba* Calvert, 1931; *P. paulitaba* Calvert, 1931; entre otras (González y Novelo *op. cit.*), se encuentran en áreas adyacentes que presentan elementos o transiciones de BMM con bosque tropical perennifolio en las partes bajas y cálidas, o en partes altas templadas de bosques mixtos de *Pinus* y *Quercus*. Además, la mayoría de las descripciones más recientes de especies nuevas en México provienen de BMM o ecosistemas adyacentes, como *Erpetogomphus erici*, *Brechmorhoga latialata*, *Lestes alfonsoi*, *Amphipteryx chiapensis* González, 2010 y *Argia mayi* González, 2012; lo cual demuestra el alto potencial de estos sitios para seguir descubriendo nuevas especies. Finalmente, el BMM alberga en México especies relictos como *Amphipteryx agrioides* (Hidalgo, Puebla, Oaxaca y Veracruz) y *A. chiapensis* (Chiapas), los cuales son evidencia de la diversidad genética actual y ejemplos vestigiales de las historias evolutivas que se han llevado a cabo en estos sitios.

En el caso del estado de Hidalgo, el trabajo de Peña y Novelo (1993) es el único estudio formal para Odonata, en el que se visitaron algunas localidades de BMM, ya que la tesis de maestría de Peña (2001), a pesar de haber sido realizada en la región norte occidental del estado, no se trabajó en localidades de BMM. Por lo tanto, la aportación total al conocimiento de la odonatofauna en BMM de Hidalgo hasta el día de hoy se limita a colectas aisladas en tres localidades, en las expediciones de Beatty en México entre 1957-1962 (datos no publicados), una localidad visitada por Behrstock *et al.* (2007b), una localidad mencionada por González (2010) y nueve localidades visitadas alguna vez entre octubre de 1983 y noviembre de 1985 y febrero-julio de 1986 (Peña y Novelo, 1993).

4. JUSTIFICACIÓN

Es evidente la relevancia de los BMM y sus áreas de transición con otros ecosistemas en México; se conoce que los BMM de la región noreste de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR), presentan una elevada riqueza de especies y ensamblajes particulares de plantas vasculares y vertebrados, además de poseer una mayor conectividad e integridad, y ocupar el cuarto lugar en tener una proporción más alta de bosque primario con relación al bosque secundario en comparación a otros BMM del país (CONABIO, 2010). Sin embargo, también es conocido la falta de conocimiento de los invertebrados en estos sitios (Gual y Rendón, 2014) y que en la actualidad esta zona presenta un alto grado de amenaza por la destrucción de hábitats, por lo cual CONABIO (2010) destaca a esta área en una categoría de prioridad de análisis para la conservación, aún sin iniciativas concretas.

Por lo anterior, es necesario generar estudios de biodiversidad que aporten información sistemática, biogeográfica y ecológica de taxones bien documentados como indicadores de biodiversidad y estado de conservación de los hábitat que ocupan (Van Tol y Verdonk, 1988; Collins y Thomas, 1991; Samways, 1994; Hawking y New, 1999; Sato y Riddiford, 2008), así como indicadores de riqueza total (Sahlén y Ekestubbe, 2001) como los Odonata, ya que éstos fortalecerán las propuestas de áreas prioritarias para la conservación en la subregión. Además, el conocimiento sobre la situación actual de los odonatos en estos lugares, constituirá un precedente que en el futuro puede ser utilizado como una herramienta en el monitoreo para valorar los estados de conservación del hábitat que ocupan en estas áreas.

5. OBJETIVOS

5.1. Objetivo general

Generar información taxonómica que facilite la identificación de las especies del orden Odonata en su fase adulta, así como llevar a cabo un análisis de diversidad y distribución geográfica de estos organismos en ocho localidades de los BMM de la región noreste en Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz, con el fin de tener un precedente sobre el

estudio de estos insectos y para evaluaciones futuras en esta región con prioridad para su conservación.

5.2. Objetivos particulares

1) Conformar una lista taxonómica de las especies de Odonata de los bosques mesófilos de montaña de la Sierra Madre Oriental de la región noreste de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR).

2) Elaborar claves dicotómicas para la identificación de los odonatos adultos de la zona de estudio, basadas en atributos utilizados en publicaciones previas, así como la ilustración fotográfica de las principales estructuras diagnósticas.

3) Determinar la diversidad alfa para cada localidad, conociendo su riqueza de especies y representatividad de los inventarios, así como la diversidad alfa de región, con el objetivo de obtener una referencia para estudios a mediano y largo plazo de cambios en la diversidad de odonatos en cada sitio y en los BMMR.

4) Evaluar la diversidad taxonómica de los odonatos para cada localidad de estudio y para la región, con el fin de determinar qué tan representativas son cada una de las muestras obtenidas y en conjunto respecto a la diversidad taxonómica conocida de la lista de especies de Hidalgo.

5) Medir la diversidad beta de los odonatos entre las ocho localidades, ubicando el grado de remplazo de especies y complementariedad que existe en la región con la finalidad de fortalecer futuras propuestas de áreas prioritarias para la conservación.

6) Analizar la distribución geográfica de las especies de odonatos de la zona de estudio, para detectar distribuciones congruentes entre dos o más especies que permitan identificar trazos generalizados y/o nodos panbiogeográficos, para proponer una hipótesis de homología biogeográfica primaria de esta zona de estudio y con este grupo biológico.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1. Descripción del área de estudio

El área de estudio contempla ocho sitios con BMM y transiciones con otros tipos de vegetación, y con cuerpos de agua (Fig. 6), están ubicados dentro de la región de los BMM del noreste de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR), catalogada por CONABIO (2010) con la más alta categoría “prioridad crítica” para tomar acciones de conservación, debido a que presenta un valor de calidad relativamente alto por su mayor conectividad e integridad o con niveles relativamente bajos de degradación, tales como los presentes en los municipios de Molango, Tlanchinol, Zacualtipán de Ángeles así como el municipio de Huayacocotla en Veracruz.

Las ocho localidades de estudio fueron seleccionadas por ser sitios que muestran una elevada riqueza en taxones de plantas y animales (Luna *et al.*, 2000; Cervantes *et al.*, 2002), así como ser lugares en los que se han detectado patrones de distribución restringidos en algunos coleópteros (Márquez, 2010; Pedraza *et al.*, 2010) y registros de odonatos poco comunes (Novelo, 1987; Peña y Novelo, 1993; González, 1999, 2010).

En general, los ocho sitios de estudio se encuentran ubicados en la provincia de la Sierra Madre Oriental (SMO), presentan un relieve accidentado, con laderas de pendiente pronunciada, lo que origina áreas con cañadas protegidas del viento, de la fuerte insolación y zonas con efectos contrarios, la geología de las localidades está representada principalmente por rocas sedimentarias del Cretácico Inferior y Jurásico, y rocas ígneas del Terciario Superior (INEGI, 2000).

Los sitios del uno al siete (Fig. 6, Cuadro 1), pertenecen a la región hidrológica 26 Pánuco y el sitio ocho pertenece a la región hidrológica 27 Tuxpan-Nautla. El tipo de vegetación es BMM (con excepción de los sitios uno, dos y siete donde se indica la existencia de zona de transición o dominancia de otros elementos), el cual presenta una predominancia de árboles caducifolios de climas templados, por ejemplo *Liquidambar* y *Quercus*; mientras que el sotobosque está conformado por especies tropicales perennifolias,

por ejemplo arbustos de las familias Acanthaceae y Myrsinaceae, y una variedad de helechos, cícadas (Zamiaceae), musgos y plantas epífitas (CONABIO, 2010).

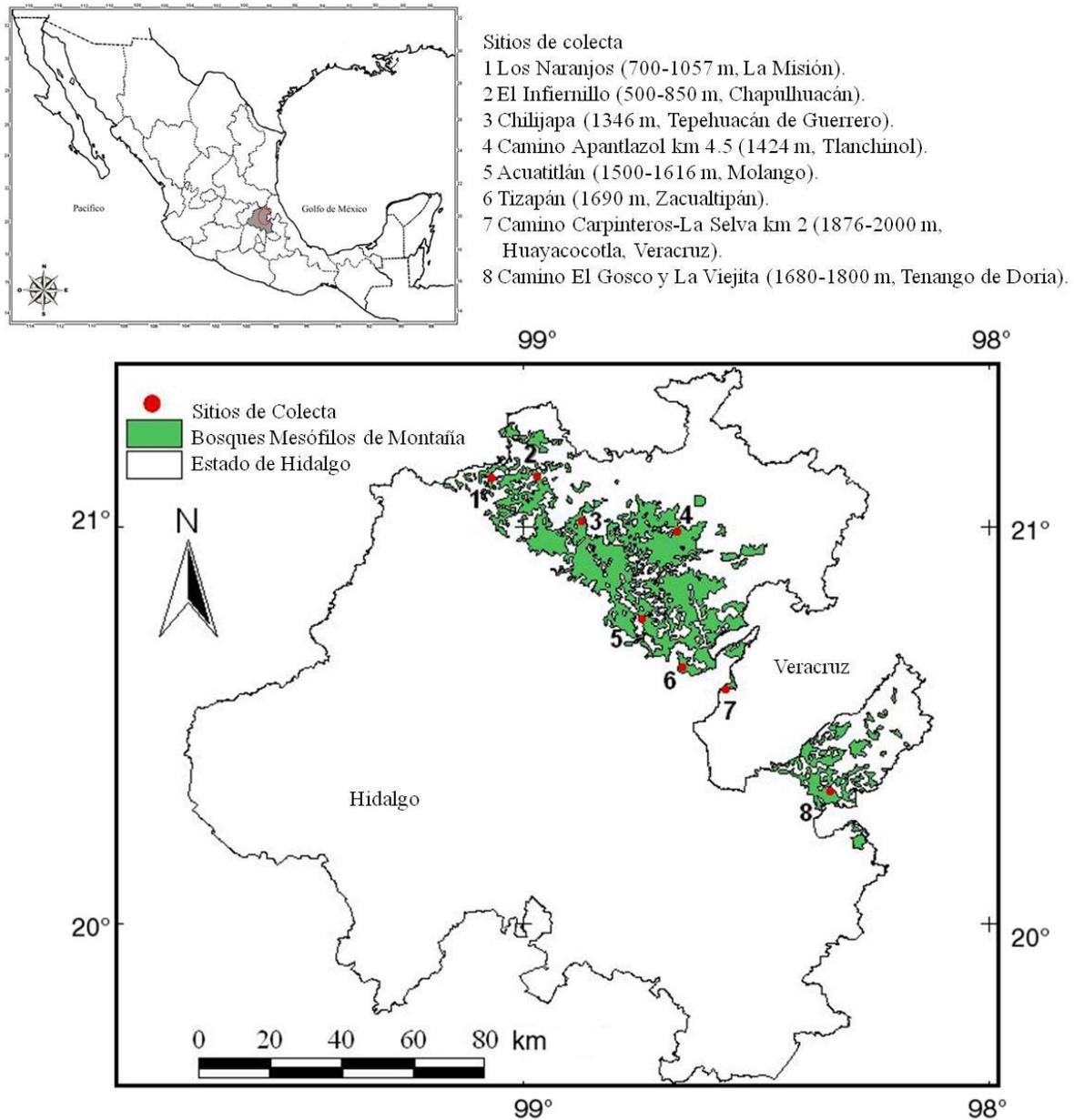


Figura 6. Localización geográfica de los sitios de colecta en los bosques mesófilos de montaña de la región noreste de Hidalgo y Huayacocotla Veracruz, México (BMMR). Los números corresponden a los sitios descritos en el texto. Mapa de la zona de estudio generado y modificado a partir de los mapas de CONABIO, (1998-2008), diseñados para SIG del territorio nacional (<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#>).

6.2. Ubicación de los sitios de muestreo

Los ocho sitios de colecta representan a ocho cuerpos de agua, siete de ellos de naturaleza lítica y uno de naturaleza léntica, el orden de las localidades de estudio se representa siguiendo un patrón en sentido de noroeste – sureste (Fig. 6, Cuadro 1).

Cuadro 1. Resumen de las coordenadas geográficas, altitud y otros datos de los sitios de colecta.

Localidad	Número y abreviatura	Municipio	Latitud (coordenadas decimales)	Longitud	Rango de altitud (m)	Tipo del cuerpo de agua
Los Naranjos	1 MIS	La Misión, Hidalgo	21.1202	99.1042	700-1,057	Lítico
El Infiernillo	2 CHA	Chapulhuacán, Hidalgo	21.1252	98.9600	500-850	Lítico
Chilijapa	3 TEP	Tepehuacán de Guerrero, Hidalgo	21.0193	98.8616	1,346	Lítico
Camino a Apantlazol km 4.5	4 TLA	Tlanchinol, Hidalgo	20.9909	98.6237	1,424	Lítico
Acuatitlán	5 MOL	Molango, Hidalgo	20.7620	98.7200	1,500-1,616	Lítico
Tizapán	6 ZAC	Zacualtipán de Ángeles, Hidalgo	20.6472	98.6005	1,690	Léntico
Camino Carpinteros-La Selva km 2	7 HUA	Huayacocotla, Veracruz	20.5721	98.5225	1,876-2,000	Lítico
Camino El Gosco- La Viejita	8 TEN	Tenango de Doria, Hidalgo	20.3300	98.2485	1,680-1,800	Lítico

6.2.1. Los Naranjos (MIS) (Fig. 7)

Este sitio de colecta es la localidad de estudio que se encuentra más al noroeste de Hidalgo, en el municipio de La Misión. Las colectas se realizaron en un trayecto que comienza a una altitud de 1,057 m y baja hasta poco menos de los 700 m, en el tramo de mayor altitud es común encontrar liquidámbar, encinos, helechos y bromelias, conforme se descende en altitud empiezan a desaparecer este tipo de árboles y comienza aparecer un bosque tropical perennifolio.

El cuerpo de agua es de tipo lótico formado a partir de escurrideros de las montañas y de pozos que desembocan en ese lugar, aparentemente el agua se ve clara. Tiene un clima templado semicálido húmedo con lluvias en verano (A)C(w₀)(w), con temperaturas medias anuales entre 18 y 20 °C, precipitación media anual que oscila entre 800 y 1,000 mm (INEGI, 2000). El uso de suelo ha afectado la periferia en las partes altas del arroyo por plantaciones de maíz y plátano, en la parte más baja se encuentran corrales de ganado, así como asentamientos que producen una cantidad elevada de basura.

6.2.2. El Infiernillo (CHA) (Fig. 8)

Esta localidad es el sitio de estudio que se encuentra más al norte. El recorrido de colecta incluye inicialmente una altitud de 850 m que conforme se avanza llega a poco menos de 500 m. Incluye un cuerpo de agua de tipo lótico, aunque en época de secas se forma un conglomerado de fosas lénticas, algunos tramos son sombreados y algunos otros muestran una marcada exposición a la luz del sol. El agua es cristalina, ésta sale naturalmente de la montaña y se bombea a varios municipios de la zona.

Este sitio presenta una transición de BMM en su parte alta que se va convirtiendo en bosque tropical perennifolio, el clima es semicálido húmedo con lluvias en verano (A)C(w₀)(w), temperatura media anual entre 20 y 22 °C, con una precipitación media anual de 1,200 a 1,500 mm. Este sitio presenta en general el más alto grado de conservación ya que se encuentra alejado de asentamientos e influencia antropogénica.

6.2.3. Chilijapa (TEP) (Fig. 9)

El área de colecta se ubica a una altitud de 1,346 m en el municipio de Tepehuacán de Guerrero. Las colectas se realizaron en un cuerpo de agua de tipo lóxico y en escurrideros que bajan de la montaña, estos lugares presentan partes sombreadas y otras con exposición al sol. El grado de perturbación es bajo en los escurrideros, pero en el cuerpo de agua sí se observa un impacto alto, debido a que es muy accesible a los asentamientos cercanos y se aprecia basura y mucha materia orgánica generada por el ganado.

Este sitio de BMM presenta liquidámbar, encinos, helechos arborescentes y plantas epifitas. El clima es templado húmedo con lluvias en verano C(w₂), la temperatura media anual fluctúa entre 16 y 18°C, la precipitación media anual va de los 1,200 a 1,500 mm. Un problema evidente en la localidad es que se observa tala de árboles inmoderada que parece se va intensificando al paso de los años.

6.2.4. Camino a Apantlazol, km 4.5 (TLA) (Fig. 10)

El sitio de colecta se localiza a una altitud de 1,424 m, pertenece al municipio de Tlanchinol. Presenta un cuerpo de agua de tipo lóxico, aparentemente con buena calidad del agua. El clima es semicálido húmedo con lluvias todo el año (A)C(fm), la temperatura media anual fluctúa entre 18 y 20°C, con precipitaciones medias anuales entre 2,000 y 2,500 mm, con un ambiente nebuloso.

Existe dominancia de árboles como liquidámbar y varias especies de encinos, es común ver helechos arborescentes y musgos entre los escurrideros de las laderas. Visualmente se puede decir que es un lugar con bajo grado de perturbación, aunque se observa que en algunas partes existe tala de árboles.

7



8



10

9



Figuras 7-10. Vista panorámica de las localidades de estudio: 7) Ecurrideros en Los Naranjos, 8) arroyo en el Infiernillo, 9) escurridero cerca de Chilijapa, 10) arroyo en camino a Apantlazol.

6.2.5. Acuatitlán (MOL) (Fig. 11)

El área de colecta se ubica en el municipio de Molango a una altitud entre 1,500 m y 1,616 m. Este sitio presenta BMM con liquidámbar y encinos de varias especies, por otra parte es común ver helechos arborescentes y equisetos. Incluye un cuerpo de agua de naturaleza lótica y algunas zonas lénticas, observándose a simple vista un agua cristalina en la que habitan varios taxones de invertebrados.

El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano C(m), con temperatura media anual de 16 a 18 °C y precipitación media anual entre los 1,200 y 1,500 mm regularmente en un ambiente nebuloso. Conforme se va internando hacia la sierra, se puede ver que es un área conservada, en la parte más accesible y cerca del río se observa pastoreo de ganado.

6.2.6. Tizapán (ZAC) (Fig. 12)

Este sitio se localiza a una altitud de 1,690 m en el municipio de Zacualtipán de Ángeles. El cuerpo de agua es de tipo léntico, aunque en época de lluvias bajan algunos riachuelos que lo abastecen y se observa algo de movilidad en el agua. La localidad está inmersa en BMM con un evidente sotobosque conformado por especies tropicales perennifolias, el clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano C(m), la temperatura media anual de 14 a 16 °C y precipitación media anual que fluctúa entre 1,200 y 1,500 mm.

Es una localidad que a pesar de su relativo grado de conservación se puede observar un impacto por el desmonte para el establecimiento de cultivos. Otro problema notable a simple vista que amenaza este bosque, es la introducción de ganado caprino.

6.2.7. Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA) (Fig. 13)

El sitio de colecta en esta localidad se ubica a una altitud de 1,876 m en el municipio de Huayacocotla, Veracruz (prácticamente en los límites con el estado de Hidalgo). Se trata de un cuerpo de agua lótico encañonado con una turbulencia alta en época de lluvias, la calidad del agua parece relativamente buena, el problema que se

observó es que existe una gran cantidad de personas que visitan este lugar con fines de recreación y es evidente la basura inorgánica tirada en el lugar.

Es considerada una zona de transición de BMM con un bosque de *Pinus* y *Quercus* que conforme aumenta la altitud va cambiando a un bosque de coníferas, el clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano C(m), con una temperatura media anual de 14 a 16°C y precipitación media anual que oscila entre los 1,500 y 2,000 mm. En la parte más alta del bosque es evidente la tala inmoderada.

6.2.8. Camino El Gosco-La Viejita (TEN) (Fig. 14)

Esta localidad se ubica a una altitud entre los 1,680-1,800 m en el municipio de Tenango de Doria, es la que se encuentra más al sureste. El cuerpo de agua es de tipo lótico, con una gran cantidad de escurrideros y con una turbulencia considerable, el agua se ve muy cristalina y contiene una gran cantidad de macroinvertebrados.

Es un BMM con presencia de liquidámbar, encinos y una cantidad considerable de helechos arborescentes. El clima es templado húmedo con abundantes lluvias en verano C(m) con una temperatura media anual de 12 a 14°C, precipitación media anual que oscila entre los 1,500 y 2,000 mm, es un sitio muy nebuloso (INEGI, 2000).

11



12



13



14



Figuras 11-14. Vista panorámica de las localidades de estudio: 11) Río en Acuatitlán, 12) estanque de agua en Tizapán, 13) ladera en la localidad del camino Carpinteros-La Selva, 14) camino el Gosco-La Viejita km 2.

6.3. Trabajo de campo

Se realizaron cuatro muestreos de adultos en cada una de las ocho localidades (32 muestreos en total), dos veces durante la época de sequía (marzo-abril) y dos veces en época de lluvias (agosto-septiembre) en el año 2011. Cada muestreo implicó cuatro horas de esfuerzo de colecta / hombre (efectuado por un colector) entre las 10:30 am y las 14:30 pm, que es cuando se han detectado temperaturas e ingreso de luz solar que inciden en la actividad de odonatos en la BMMR. La captura de los ejemplares adultos se efectuó en las orillas e inmediaciones de los cuerpos de agua de manera directa, utilizando una red aérea de 38 cm de diámetro (Fig. 15). Los organismos se sacrificaron en acetona al 100% (Fig. 16), después fueron secados y depositados en bolsas de papel glassine con sus datos de colecta (Fig. 17), con la finalidad de ser transportados al laboratorio de Sistemática Animal de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo para su tratamiento.

En el año 2013 se realizaron salidas adicionales para complementar el trabajo, con el fin de contribuir a incrementar el número de especies de las localidades y la zona de estudio en general, ahora con un muestreo de estados inmaduros (larvas) efectuado entre abril y mayo en cada localidad, ya que es un periodo donde aún muchos adultos no han emergido y porque son los meses más adecuados para su colecta antes de este evento (R. Novelo com. pers.).

Cada muestreo implicó el mismo esfuerzo de colecta mencionado para los adultos (4 horas) y en el mismo horario, pero en una ocasión. Los muestreos fueron realizados por una persona, quien buscó de forma aleatoria en el cauce y en la periferia de los cuerpos de agua de cada una de las localidades (Fig. 18). La captura de las larvas fue directa, usando una red acuática triangular de 30 x 30 x 30 cm. Las larvas fueron sacrificadas en etanol al 96% y posteriormente preservadas en etanol al 80% en frascos de plástico (Fig. 19).

15



16



17



18



19



Figuras 15-19. Trabajo de campo y procesamiento de los ejemplares: 15) Colecta directa en campo con red, 16) odonatos inmersos en acetona, 17) proceso de secado de los odonatos y almacenaje en bolsas de papel glassine, 18) colecta directa de larvas con red acuática, 19) muestras de larvas en alcohol al 80% sin procesar.

6.4. Trabajo de laboratorio

Los organismos adultos se extrajeron de las bolsas de papel glassine y se sumergieron en acetona al 100% por 24 horas, con el fin de extraer la grasa y el agua de los especímenes para tener una mejor preservación de la coloración. Después se secaron en condiciones ambientales y se volvieron a depositar en bolsas de papel glassine que en conjunto eran almacenadas en bolsas de cierre hermético.

El material fue etiquetado formalmente con los datos de la localidad, fecha, colector y el nombre de la especie identificada y en algunos casos notas del hábitat, luego fue conservado en tarjetas de cartulina de 8 x 15 cm envueltas en bolsas de propileno (Fig. 20), para ser depositado en la Colección Entomológica del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CE-UAEH), algunas muestras en la Colección Zoológica, Universidad Autónoma de Aguascalientes (CZUAA) y en el Instituto de Ecología, A.C. (IEXA).

En el caso de las larvas, se tuvieron que separar del resto de la fauna y del sustrato con la ayuda de un microscopio estereoscópico, enseguida se separaron las morfoespecies en viales, una vez hecho lo anterior cada vial fue etiquetado con los datos de la muestra original y colocados en nuevos frascos de plástico de 250 ml con alcohol limpio (Fig. 21) (Gómez-Anaya, 2008). Finalmente, fueron identificados por el Dr. Rodolfo Novelo y fueron depositados en la Colección Entomológica del Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo (CE-UAEH) y en el Instituto de Ecología, A.C. (IEXA).

6.5. Análisis taxonómico

6.5.1. Identificación y elaboración de las claves taxonómicas

La identificación y la elaboración de claves taxonómicas de familias, géneros y especies de la región se efectuó con base en diferentes claves generales y particulares de: Calvert (1901-1908), Borrór (1945), Needham y Westfall (1955), Novelo *et al.* (1988), Garrison (1990, 1994a, 1994b), May (1992, 1993), Peña y Novelo (1993), Westfall y May

(1996), Gómez-Anaya *et al.* (2000), Needham *et al.* (2000), Förster, (2001), Von Ellenrieder (2003), González *et al.* (2004) y Garrison *et al.* (2010). La nomenclatura utilizada en la venación alar se basa en la propuesta por Riek y Kukalová-Peck (1984), tomando en cuenta modificaciones de Novelo *et al.* (1988) y venas utilizadas por Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000) en varios géneros (Cuadros 2 y 3). La interpretación del nivel suborden se debe a la reciente propuesta de clasificación de Odonata (Dijkstra *et al.*, 2013). Para la identificación se utilizó un microscopio estereoscópico Olympus SZX12 (Fig. 22), y un Zeiss Stemi DV4, además de las fuentes de luz Zeiss KL 1500 y Fiber Lite series 180.

20



21



22



23



Figuras 20-23. Trabajo de laboratorio y análisis taxonómico. 20) Almacenaje final de Odonatos adultos, 21) almacenaje final de larvas, 22) identificación de especies con microscopio estereoscópico, 23) muestras preservadas en acetona para el proceso fotográfico.

Cuadro 2. Equivalencias de la nomenclatura utilizada en este trabajo para las venas longitudinales de las alas de los odonatos (con base en Riek y Kukalová-Peck, 1984), y las nomenclaturas de Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000).

Terminología utilizada en este trabajo		Westfall y May (1996) y Needham <i>et al.</i> (2000)
Nombre	Abreviatura	Abreviatura
Costa	C	C
Subcosta	Sc	Sc
Radial Anterior + Radial Posterior + Media Posterior	RA+RP+MA	R+M
Radial Anterior	RA	R ₁
Radial Posterior	RP	M ₁₊₃
Primera Radial Posterior	RP ₁	M ₁
Intercalares de la Primera Radial Posterior	IR _{1a} , IR _{1b} , IR _{1c} , IR _{1d}	M _{1a} , Appl,---,---
Segunda Radial Posterior	RP ₂	M ₂
Intercalares de la Segunda Radial Posterior	IR ₂	Rs
Suplemento Radial	Rspl*	Rspl
Tercera y Cuarta Radial Posterior	RP ₃₊₄	M ₃
Media Anterior	MA	M ₄
Suplemento Medio	Mspl*	Mpl
Media + Cubital	M+Cu	Cu
Media Posterior	MP	Cu y Cu ₁
Cubital Anterior	CuA	Cu ₂
Intercalares de la Cubital	ICu ₁ , ICu ₂	A ₁ , mr
Cubital Posterior	CuP	Ac
Anal Anterior + Cubital Posterior	AA+CuP	A ₂
Anal	A	A
Anal Anterior	AA	--
Anal Posterior	AP	--

*En este trabajo se incluye a Rspl y Mspl como venas suplementarias para facilitar el manejo de la clave (Novelo *et al.*, 1988), aunque Riek y Kukalová-Peck (1984) consideran que son el espacio que hay entre IR₂ y RP₃₊₄, y entre MA y MP, respectivamente.

Cuadro 3. Equivalencias de la nomenclatura utilizada en este trabajo (basada en Riek y Kukalová-Peck, 1984) para las venas transversales, venas y áreas especializadas de las alas de los odonatos, en comparación con la propuesta de Westfall y May (1996) y Needham *et al.* (2000). El 1 indica que está presente exclusivamente en Anisoptera, mientras que el 2 indica que está presente exclusivamente en Zygoptera.

Terminología utilizada en este trabajo		Westfall y May (1996) y Needham <i>et al.</i> (2000)	
Nombre	Abreviatura	Abreviatura	
Antenodales	An	an	
Postnodales	Pn	pn	
Nodo	N	n	
Subnodo	sn	sn	
Árculo	arc	ar	
Vena transversal del puente ¹	vtp	br	
Triángulo ¹	t	T	
Subtriángulo ¹	st	s	
Supratriángulo ¹	spt	--	
Cuadrángulo ²	cr	q	
Campo discoidal ¹	cd	tr	
Campo anal (ala posterior) ¹	caa*	--	
Celda media	cm	mid-basal	
Membránula ¹	mb	mb	
Área cúbito-anal ^{1*}	ca*	cubito-anal	
Asa anal ¹	aa	Anal loop	
Pterostigma	pt	pt	
Vena apuntada por debajo de pterostigma*	b*	b	
Celdas antenodales postcuadrangulares ^{2*}	pac*	pac	
Cubital Posterior Basal (<i>Palaemnema</i>) ^{2*}	CuPb*	--	
Basal Subcostal (<i>Phyllogomphoides</i>) ^{1*}	x*	x	

* Corresponden a venas o áreas que no son consideradas por Riek y Kukalová-Peck (1984), que son utilizadas por Westfall y May (1996), Needham *et al.* (2000) o por el autor de esta obra, por ser elementos que facilitan la identificación.

Una vez identificados, los organismos fueron corroborados por los especialistas mexicanos en odonatos, Dr. Rodolfo Novelo (tanto larvas como adultos) y algunos ejemplares adultos por el M. en C. Enrique González, para finalmente conformar el listado de las especies de los ocho sitios de estudio. La información obtenida del material determinado fue capturada en una base de datos general diseñada con el paquete Excel (Microsoft, 2010), donde se incluye a cada organismo con la asignación de un número de ejemplar y de colecta, nombre de la localidad, fecha de colecta, nombre del colector, nombre científico de la especie, sexo del individuo, vegetación, latitud, longitud y altitud.

En el caso de las claves se incluyeron fotografías de estructuras diagnósticas, con la finalidad de incorporar imágenes de calidad que permitan una identificación más sencilla para futuros estudios aplicados, por lo que hubo la necesidad de preservar una colección representativa accesoria de odonatos en humedad (Fig. 23). En este proceso fue necesario utilizar dos equipos, el primero una cámara Sony alfa con varios lentes y macros Carl Zeiss adaptada en un microscopio Stereo-base Olympus SZ60 y el segundo una cámara Carl Zeiss AxionCamICc1 adaptada a un microscopio Stereo Carl Zeiss Discovery.v8. Una vez obtenidas las fotografías, fueron editadas en el paquete Adobe Photoshop 10 CS3 (Adobe, 1990-2007), después fueron ensambladas en láminas en el paquete PowerPoint (Microsoft 2010).

6.6. Análisis de diversidad

Para realizar los análisis de diversidad, se generaron bases de datos específicas con extensiones de TXT y CSV, que sirvieron para llevar a cabo los procesos de evaluación de la diversidad en los programas PRIMER 5 (Clarke y Gorley, 2001), ESTIMATES 7.5 (Colwell, 2005) y Species Diversity and Richness (Pisces Conservation, 2002). Con la finalidad de estimar de manera integral la biodiversidad de Odonata de estas áreas, se realizó: 1) un análisis parcial de diversidad alfa en cada sitio y como BMMR (incluyendo los ocho sitios), en el que se toman en cuenta riqueza, funciones de acumulación de especies y aplicación de índices no paramétricos, 2) un análisis de diversidad taxonómica, el cual toma en cuenta las relaciones jerárquicas y proximidad taxonómica entre las especies, asignándoles un peso particular, también considera datos de presencia-ausencia de

las especies, 3) un análisis de diversidad beta entre las localidades con el enfoque de disimilitud que incluye un análisis de complementariedad. Estos últimos enfoques de diversidad α y β constituyen una buena medida del grado de heterogeneidad biológica en un área de estudio (Halffter y Moreno, 2005).

6.6.1. Análisis de la diversidad alfa, funciones de acumulación de especies y aplicación de índices no paramétricos

En estos análisis se tuvo como objetivo determinar la diversidad alfa desde tres enfoques diferentes: 1) diversidad alfa para cada localidad de estudio, esto implicó conocer la riqueza de especies total para cada sitio en el lapso de tiempo del estudio (también conocida como diversidad alfa acumulada *sensu* Halffter y Moreno, 2005), 2) diversidad alfa en época de sequía y en lluvias, esto se hizo para conocer la riqueza específica en cada sitio pero de forma separada en época de secas y en lluvias (un tipo de diversidad alfa puntual temporal en el mismo sitio *sensu* Halffter y Moreno, 2005) y 3) diversidad alfa regional, esto consistió en conjuntar los valores de riqueza de especies total correspondientes a los ocho localidades de estudio para tener un panorama general de la tendencia de la diversidad como BMMR.

A pesar de que las colectas fueron realizadas por la misma persona y tener un mismo esfuerzo de colecta en general a lo largo del estudio las abundancias no fueron estudiadas, dado que los odonatos adultos tienen una gran movilidad (muchas familias de Anisoptera) y existe un sesgo hacia las especies más fáciles de detectar y capturar (la mayoría de las familias de Zygoptera), por lo que para trabajar en este rubro, es necesario realizar un diseño de muestreo muy específico y consistente. Lo que se calculó fue la frecuencia de presencia y captura (Fp) de cada especie en las muestras de las localidades en época de secas y de lluvias, con la única finalidad de conocer las especies que son más comunes y raras de detectar y capturadas en las localidades de estudio. Para conocer la Fp se calcula la proporción de las especies de las muestras de cada localidad, la cual se consigue dividiendo el número de organismos de la especie X, entre el número total de organismos detectados o colectados en la localidad X.

Se realizó un análisis de los valores de la curva de acumulación de especies observadas según el modelo de la ecuación de Clench que es definida matemáticamente como:

$$S_n = (a) (n) / (1+b.n)$$

Donde S_n es el número esperado de especies, n son las unidades de esfuerzo de muestreo, a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del inventario, b es un parámetro relacionado con la forma de la curva. El modelo se basa en el supuesto de que la probabilidad de encontrar una especie no registrada previamente aumentará conforme más tiempo se pase en el campo, y se predice la posible riqueza total de un sitio como el valor del número de especies en el cual una curva de acumulación alcanza la asíntota (Soberón y Llorente-Bousquets, 1993; Moreno, 2001).

Se construyó una matriz de datos, con información de cada sitio en formato TXT (las filas representan las especies y las columnas las unidades de esfuerzo de muestreo), después se cargó cada archivo en el programa ESTIMATES 7.5. (Colwell, 2005), con un aleatorizado (100) del orden en que las muestras son añadidas (suavizado), con la finalidad de eliminar alguna posible arbitrariedad en la curva y se hace la estimación (Jiménez y Hortal, 2003). Después las columnas de interés fueron exportadas a STATISTICA 6 (StatSoft, 2001) donde se seleccionó el método de ajuste que en este caso fue Simplex y Quasi-Newton para el modelo de Clench y se obtuvo los coeficientes de determinación (R^2), los parámetros de la función a , b , las gráficas de la función ajustada para los datos y la proporción de la fauna registrada, así como las unidades de muestreo requeridas para aumentar el conocimiento a un intervalo del 95%. Además se logró una extrapolación del número total teórico de especies (a/b). Al final esto se realizó nueve veces, una para cada localidad y otra que incluyó a los ocho sitios en conjunto en la que se calculó la pendiente final para evaluar la calidad del inventario de la región $a / (1+bn)^2$.

Por otra parte, para complementar y corroborar los resultados de las curvas de acumulación, se utilizaron dos estimadores no paramétricos, Chao2 y Jack2.

$$\text{Chao2} = S + L^2 / 2M$$

$$\text{Jack2} = S + L(2m-3)/m - M(m-2)^2/m(m-1)$$

En Chao2, S es el número de especies acumuladas, L es el número de especies que ocurren solamente en una muestra, M es el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras. En Jack2, M= número de muestreos totales y las demás letras presentan la misma codificación (Moreno, 2001). Estos análisis se realizaron con el programa Species Diversity and Richness y Estimates (Pisces Conservation, 2002; Colwell, 2005).

6.6.2. Análisis de diversidad taxonómica

La riqueza de especies es un valor directo que puede ser obtenido en cada hábitat, pero este único valor asume que todas las especies contribuyen igualmente en la biodiversidad (Gaston, 1996), lo cual es un conocimiento muy parcial. Por lo que es necesario integrar el grado de relación que existe entre las especies, por ejemplo un ensamble de especies taxonómicamente distantes tienen papeles y características ecológicas diferentes, y es más diverso que un ensamble compuesto del mismo número de especies estrechamente relacionadas, la comunidad más diversa será aquella que tenga mayores distancias evolutivas, y esto es una característica que puede ser usada como auxiliar en la toma de decisiones en el campo de la conservación y en los estudios de impacto ambiental (Desrochers y Anand, 2004; Heino *et al.*, 2005a; Moreno *et al.*, 2009).

Algo que debe mencionarse es que la diversidad taxonómica es solo una cruda aproximación de su distintividad evolutiva y que solo cuando se tenga la filogenia del grupo se encontrará otro nivel de resolución (Warwick y Clarke, 1998; Clarke y Warwick, 1998, 1999).

Este análisis general de la diversidad taxonómica tuvo dos objetivos: 1) determinar de una forma cualitativa la representatividad de la riqueza de Odonata en distintos niveles taxonómicos en las localidades de estudio, esto se llevó a cabo con el análisis directo de la riqueza en cada nivel taxonómico en cada una de las localidades por medio de cuadros y comparaciones directas a un nivel de región, estado y país. 2) Conocer qué tan representativas son las muestras obtenidas de los sitios de estudio, con relación a la diversidad de Odonata promedio de la lista de especies de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a). Para ello, se utilizó la opción TAXDTEST del programa Primer 5 (Clarke y Gorley, 2001), en el que se calculó el promedio de distintividad taxonómica (Δ^+), que de

una forma explicativa son las relaciones taxonómicas promedio para cada muestra (esto es, que tan alejadas se encuentran las especies en un sentido taxonómico, siendo escogidas al azar dos especies de las muestras) y las compara con el rango de valores calculados repetidamente basado en 1000 permutaciones de pares de especies elegidas aleatoriamente del mismo tamaño (número de especies), de la lista de especies conocida (Warwick y Clarke, 2001; Smith, 2008).

Para lograr lo anterior, se elaboraron dos matrices de datos, la primera a partir de la lista más actualizada de especies reportadas para Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a) y la segunda a partir de cada uno de los ocho sitios de estudio, y la lista de los BMMR (incluye la suma de las especies encontradas en este trabajo más registros históricos). Al final se obtuvo Δ^+ de cada localidad y de la región, respecto a la lista estatal, proporcionando una prueba de la representatividad (Smith, 2008). El Δ^+ es definido matemáticamente como:

$$\Delta^+ = \left[\sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / [s(s-1)/2]$$

Donde s es el número de especies presentes, la doble suma está por arriba del conjunto $\{i = 1, \dots, s; j = 1, \dots, s, \text{ tal como } i < j\}$, y ω_{ij} es el peso distintivo entre especies i y j . En el supuesto de que los valores medidos se encuentren fuera del intervalo de confianza de 95% de probabilidad, estadísticamente no pueden ser considerados representativos de la biodiversidad regional. Por otra parte, si los valores se ubican dentro de los límites de la distribución o embudo, la muestra no es significativamente diferente en estructura taxonómica a la lista estatal (Warwick y Light, 2002; Pérez, 2010).

La varianza de la distintividad taxonómica Λ^+ , indica el grado de homogeneidad en la distribución de las diferentes categorías taxonómicas de una lista de especies. Cuando Λ^+ es mayor que la esperada, esas listas pueden indicar una sobre representación de ciertas categorías taxonómicas, por ejemplo familias, y una baja representación de otras (Warwick y Light, 2002). La Λ^+ es definida matemáticamente como:

$$\Lambda^+ = \left[\sum_{i \neq j} \sum (\omega_{ij} - \tilde{\omega})^2 \right] / [s(s-1)]$$

Según los autores Δ^+ y Λ^+ son independientes del número de especies presentes en las muestras y por lo tanto, virtualmente no están influenciadas por el tamaño de la muestra ni por el esfuerzo de colecta (Warwick y Clarke, 2001). Para una mejor aproximación, el presente estudio fue realizado bajo el mismo esquema de muestreo en cantidad de muestras de cada localidad y el mismo esfuerzo de colecta de las mismas.

Se estimó Δ^+ y Λ^+ con base en cinco categorías taxonómicas: suborden, superfamilia, familia, género y especie. La distancia entre categorías taxonómicas utilizadas, fue la estandarización propuesta por Warwick y Clarke (2001), se eligió la misma longitud de rama entre cada nivel taxonómico sucesivo, los pesos específicos fueron los siguientes: la longitud de rama (ω), fue de 100 para dos especies conectadas en la categoría taxonómica más alta posible (suborden), por lo que las ponderaciones fueron $\omega = 20$ (especies en el mismo género), $\omega = 40$ (diferente género, pero misma familia), $\omega = 60$ (diferente familia, pero misma superfamilia), y $\omega = 80$ (diferente superfamilia, pero mismo suborden).

Finalmente, se analizó la representatividad de la riqueza taxonómica (rt) en cada nivel, el promedio de la distintividad taxonómica (Δ^+) y la varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) en las ocho localidades de estudios y se realizó una comparación entre ellas, con la finalidad de obtener un punto de vista general de la situación de la diversidad taxonómica de estas áreas y fortalecer las propuestas de áreas prioritarias para la conservación en la subregión que CONABIO (2010) tiene en categoría de prioridad de análisis para la conservación.

6.6.3. Análisis de la diversidad beta

El recambio de especies regularmente es un componente poco entendido de la diversidad de especies. La diversidad beta es una medida de la diferencia entre áreas de estudio en términos de la variedad de especies que contienen (Magurran, 2004). Whittaker

(1972), fue quien introdujo el concepto de diversidad beta, y la define como el recambio de especies entre hábitats o localidades.

Existen dos enfoques generales para trabajar la diversidad beta (*sensu* Anderson *et al.*, 2011), en este caso se utilizó el enfoque de variación en la estructura de la comunidad a través del conjunto de muestras de las ocho localidades de la región de estudio, utilizando datos de presencia y ausencia en los sitios de muestreo y excluyendo los datos de ausencia conjunta, dado que dos sitios no son considerados más similares si ambos tienen ausencia de las mismas especies, y en este estudio no son informativas debido a que no se tienen hipótesis relacionadas a la desaparición de especies, o efectos del impacto en el entorno o invasiones biológicas (Anderson *et al.*, 2011).

La diversidad beta espacial se calculó como $1 - I_s$, obteniendo primero el coeficiente de similitud de Sorensen (Czekanovski-Dice-Sorensen) y posteriormente al restar 1 se obtuvo la disimilitud entre las muestras.

$$I_s = 2c / a + b$$

Donde a es el número de especies presentes en el sitio A, b es el número de especies presentes en el sitio B y c es el número de especies presentes en ambos sitios A y B, entonces se relaciona el número de especies en común con la media aritmética de las especies en ambos sitios (Magurran, 1988). Se construyó una matriz en formato TXT (las filas representaron las especies y las columnas los ocho sitios de estudio), después se procesó el archivo en el programa ESTIMATES 7.5 y se aplicó el análisis (Colwell, 2005). Los resultados se incorporan en una matriz de datos que también incluye el número de especies compartidas entre sitios con la finalidad de tener una interpretación más eficiente.

Por otra parte, para tener otro punto de comparación se realizó un análisis de complementariedad, que es el grado de disimilitud en la composición de especies entre biotas (Colwell y Coddington, 1994), se expresa matemáticamente como:

$$C_{AB} = U_{AB} / S_{AB}$$

Donde U_{AB} es el número de especies únicas en cualquiera de los dos sitios y S_{AB} es la riqueza total para ambos sitios combinados y se expresa como:

$$U_{AB} = a + b - 2c \qquad S_{AB} = a + b - c$$

La codificación de la a, b y c es la misma que en I_S . Los datos obtenidos fueron agregados en una matriz que también incluyó el número de especies compartidas entre sitios para una interpretación más eficiente. La complementariedad varía desde cero, cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno, cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas (Colwell y Coddington, 1994), pero también puede ser expresado en porcentaje de especies (Moreno, 2001).

Asimismo, se evaluó la diversidad beta temporal (*sensu* Halffter y Moreno, 2005) para encontrar la disimilitud en la composición de especies en cada sitio en época de sequía y de lluvias, utilizando un análisis de complementariedad. Se aplicó la misma expresión matemática que en beta espacial, pero con la codificación de las variables siguiente: a igual al número de especies presentes en la época de sequía, b es el número de especies presentes en la época de lluvias y c es el número de especies presentes en ambas épocas.

6.7. Análisis de los patrones de distribución por el método Panbiogeográfico

Los análisis de los patrones de distribución se realizaron mediante el método Panbiogeográfico de análisis de trazos utilizado por Croizat (1958, 1964). El método consiste en marcar en un mapa las localidades conocidas de cada especie encontrada en la zona de estudio, así como de todas los sitios conocidos para cada especie en México que tengan registros publicados, para esto se utilizó el programa ArcView GIS 3.2 (ESRI, 1992-2000). Esto se realizó con todas las especies, excepto en dos casos: 1) las morfoespecies del presente estudio que están identificadas a nivel de género, ya que no son informativas debido a que se desconoce su distribución geográfica y 2) las especies que son de amplia distribución en el continente Americano o en México (se encuentran en los cinco o cuatro de los principales componentes bióticos de la propuesta de Morrone y Márquez, 2003, 2008), debido a que no son informativas para la escala de este trabajo. Cuando una especie se conoce de una sola localidad precisa, no se pudo construir su trazo individual; y cuando

dos o más localidades están muy cercanas entre sí, se consideraron un sólo punto de registro en los mapas (Márquez y Morrone, 2003; Márquez y Asiain, 2006).

Una vez marcadas las localidades para cada especie en particular, se procedió a unir cada una de las localidades o puntos de recolecta mediante una línea, buscando que cada localidad estuviera separada por la menor distancia de la siguiente; se continuó sucesivamente con este procedimiento hasta unir todas las localidades y obtener los trazos individuales que representan el área geográfica donde el taxón lleva a cabo su evolución (Morrone, 2004). En los trazos individuales se incluyeron algunos registros exclusivamente a nivel estatal, ya que se desconoce la localidad precisa a la que pertenecen, pero son datos informativos que dan una aproximación de la distribución (se incluye en los anexos A, B, y C la información de las localidades de las especies). En este trabajo no se da orientación a los trazos individuales, ya que no existen elementos suficientes para hacerlo y en el caso de que los trazos individuales sobrepasen los límites de la superficie de la República Mexicana tanto hacia Centroamérica, como hacia Estados Unidos de América, se indican con líneas discontinuas en sus trazos individuales.

Posteriormente, estos trazos individuales fueron superpuestos sobre el mapa de la propuesta de regionalización de componentes y provincias bióticas principales de Morrone y Márquez (2003, 2008), basada en taxones de insectos integrados para la caracterización de áreas biogeográficas con base en la endemidad, con la finalidad de identificar de una forma preliminar algunos posibles patrones. El nivel de jerarquización biogeográfica que se trabajó en general para las especies fue el de Dominio (*sensu* Escalante, 2009), teniendo énfasis a nivel Provincia en las especies con patrones más restringidos a la región de estudio. Según Morrone y Márquez (2008), México está compuesto por cinco Dominios: el Neártico Californiano, Neártico Continental, Mexicano de Montaña, Mesoamericano y Antillano. El componente Mexicano de Montaña, aunque no tiene el nivel propio de Dominio en la propuesta original de Morrone (2006), si es reconocido como un Dominio o componente propio de la Zona de Transición Mexicana desde la perspectiva de varios autores (Halffter, 1987, 2006; Morrone y Márquez, 2003, 2008).

Después se procedió a sobreponer los trazos individuales que mostraran distribuciones congruentes entre dos o más especies por medio del programa ArcView GIS 3.2 (ESRI, 1992-2000), lo que permitió conocer la existencia de trazos generalizados con libélulas y que tan representados están de acuerdo al número de especies que los soportan. Los trazos generalizados se delinearon en el mismo programa en una capa sobrepuesta a los trazos individuales para cada conjunto, finalmente en los resultados se ilustraron de dos a tres trazos individuales superpuestos en un mapa de la propuesta de regionalización mencionada como ejemplo de cada patrón encontrado, además de otro mapa con el trazo generalizado que también incluye líneas discontinuas que indican hacia donde continua el trazo, sin que esto señale una orientación del mismo. El orden en que se presentan los trazos generalizados inicia con los más amplios hasta lo más restringidos a la región de estudio.

Una vez delineados los trazos generalizados, se procedió a sobreponerlos para ver si la región de estudio se encuentra entre dos o más trazos o existe afinidad entre ellos, después se procedió a ensamblar en un solo mapa todos los trazos generalizados, el cual se representa en dos figuras, una a nivel de país para ver el contexto general de los trazos y otra con el acercamiento al estado de Hidalgo y los BMMR, con la intención de identificar las zonas complejas y compuestas en sentido biológico con libélulas, que implican una conjunción de historias biogeográficas y ecológicas distintas representando zonas de contacto o convergencia conocidas como nodos panbiogeográficos (Aguilar y Contreras, 2001); los cuales tienen interés en aspectos de conservación biológica (Márquez y Asiain, 2006; Morrone y Márquez, 2008). Finalmente, se presenta la hipótesis donde se incluyen los nodos panbiogeográficos que se encuentran soportados por la mayor cantidad de trazos generalizados.

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

7.1. Lista taxonómica

Se realizó la identificación de los adultos y larvas colectados en el proyecto, se logró un 85% a nivel de especie y el resto a género. Se determinaron en total 958 individuos adultos (212 hembras y 746 machos) y 180 larvas, pertenecientes a 60 especies y siete morfoespecies agrupadas en 32 géneros, nueve familias, ocho superfamilias y dos subordenes (Cuadro 4). El suborden Zygoptera incluye 35 especies y cuatro morfoespecies reunidas en 14 géneros, cinco familias y cuatro superfamilias; mientras que el suborden Anisoptera reúne 25 especies y tres morfoespecies agrupadas en 18 géneros, cuatro familias y cuatro superfamilias.

El suborden Anisoptera contiene más especies que Zygoptera en el mundo (Kalkman *et al.*, 2008) y en México (González y Novelo, 2014), tendencia que se ha observado en gran parte de los estudios regionales (Novelo *et al.* 1988; Novelo y Gómez-Anaya, 2009; González *et al.*, 2011), con excepción de las regiones semidesérticas donde tiende a ser más equilibrada (González y Novelo, 1991; Escoto-Moreno, 2008; Escoto-Moreno *et al.*, 2009). Sin embargo, en el presente estudio se encontraron más especies de Zygoptera. Una posible explicación es que en la región de estudio hay una orografía accidentada con pendientes elevadas, lo cual facilita la persistencia de hábitats lóticos sobre los lénticos (siete de ocho sitios muestreados), según Brooks (1997) la mayoría de los Zygoptera tienen una reproducción en hábitats lóticos y los Anisoptera tienen una tendencia mayor a reproducirse en hábitats lénticos, algo también visto en un estudio en Los Tuxtlas, Veracruz, donde el 61% de las especies de hábitats lóticos fueron zygópteros y sólo el 39% anisópteros, en cambio en los hábitats lénticos, el 27% pertenecen a Zygoptera y el 73% a Anisoptera (González, 1997).

Las familias con mayor número de especies registradas en el estudio son Coenagrionidae (26 especies y cuatro morfoespecies) y Libellulidae (15 especies y una morfoespecie), lo cual coincide con con su alta representatividad a nivel nacional (González y Novelo, 2014), estatal (Novelo *et al.*, 1988; Escoto-Moreno *et al.*, 2009; González y Novelo, 2011; González y Paulson, 2011) y en estudios regionales o locales

(González y Novelo, 1991; Peña y Novelo, 1993; González *et al.*, 2004, 2011; Cuevas, 2007; Novelo y Gómez-Anaya, 2009). Las familias con menor representatividad son Cordulegastridae, Thaumatoneuridae y Platystictidae con una especie cada una, lo cual es entendible ya que tienen pocas especies en México y se reproducen en hábitats y condiciones muy particulares (González, 1997). El género más representativo en la lista fue *Argia* con 14 especies y tres morfoespecies, siendo también el más representado en México con 51 (Paulson y González, 1994 [actualizado 2014]). Otros géneros que destacan son *Ischnura* con cuatro especies y una morfoespecie, *Brechmorhoga* y *Hetaerina* con cuatro especies cada uno, el primero con presencia exclusiva en hábitats lóticos y el segundo en ocasiones se encontró cerca de hábitats lénticos sombreados; y *Erpetogomphus*, *Libellula* y *Rhionaeschna* con tres especies cada uno, el primero encontrado en arroyos y los otros dos en lugares lénticos, pero con algunas especies también en ambientes lóticos (Cuadro 4).

En el presente estudio se registra por primera vez para el estado de Hidalgo el género *Pseudostigma* y las especies: *Palaemnema paulicoba* Calvert, 1931; *Argia chelata* Calvert, 1902; *A. frequentula* Calvert, 1907; *A. munda* Calvert, 1902; *A. tonto* Calvert, 1902; *Ischnura capreolus* (Hagen, 1861); *Mecistogaster ornata* Rambur, 1842; *Pseudostigma aberrans* Selys, 1860; *Brechmorhoga pertinax pertinax* (Hagen, 1861) y *B. tepeaca* Calvert, 1908. También se encontraron tres nuevos registros de especies para el estado de Veracruz: *A. munda*, *A. tonto* y *A. plana* Calvert, 1902 (Cuadro 4). Es importante resaltar que se identificaron tres posibles especies nuevas para la ciencia, dos del género *Argia* y una del género *Oplonaeschna*, los atributos pueden ser vistos en la clave dicotómica.

En el caso de los muestreos complementarios de larvas, la contribución a la lista general fue de cinco especies y una morfoespecie, que no se observaron en estado adulto en ninguna de las localidades: *Cordulegaster diadema* Selys, 1868; *Erpetogomphus erici* Novelo-Gutiérrez, 1999; *E. liopeltis* Garrison, 1994; *Ischnura ramburii* (Selys, 1850), *Oplonaeschna armata* (Hagen, 1861) y una morfoespecie de *Ischnura* (Cuadro 4). Otra contribución es que se encontraron 11 especies que solo habían sido recolectadas en algunas localidades como adultos, y con el muestreo de larvas se conoce que también estaban presentes en otras localidades de estudio, lo cual fue informativo como datos de

presencia en algunas localidades de estudio para los análisis de diversidad taxonómica y para los trazos individuales de los estudios biogeográficos.

Cuadro 4. Lista de las especies de Odonata registradas en la región de estudio. El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. El * indica nuevos registros para el estado de Hidalgo. El + indica nuevos registros para el estado de Veracruz. En la categoría “Estado” la letra A indica que fue colectada en estado adulto, L señala que se encontró en estado de larva y la combinación de ambas letras indica que se encontró tanto el adulto como la larva en al menos una localidad de estudio. La categoría “Época” se indica con la abreviatura SE la presencia de la especie en los muestreos en época de sequía, LL indica la presencia en los muestreos en época de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en ambos periodos.

Especies	Estado	Época
Suborden Zygoptera		
Superfamilia Lestoidea		
Lestidae		
<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL
<i>A. regalis</i> Gloyd, 1944	A	LL
<i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861	A	SE-LL
Superfamilia Platystictoidea		
Platystictidae		
* <i>Palaemnema paulicoba</i> Calvert, 1931	A	LL
Superfamilia Calopterygoidea		
Calopterygidae		
<i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873	A-L	LL
<i>H. cruentata</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL
<i>H. infecta</i> Calvert, 1901	A	SE-LL
<i>H. vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853	A-L	SE-LL
Thaumatoneuridae		
<i>Paraphlebia zoe</i> Selys in Hagen, 1861	A-L	SE-LL

Superfamilia Coenagrionoidea**Coenagrionidae**

<i>Acanthagrion quadratum</i> Selys, 1876	A	SE-LL
<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL
<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE-LL
* <i>A. chelata</i> Calvert, 1902	A	SE
<i>A. cuprea</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL
<i>A. extranea</i> (Hagen, 1861)	A-L	SE-LL
* <i>A. frequentula</i> Calvert, 1907	A	LL
<i>A. fumipennis violacea</i> (Hagen, 1861)	A	SE
<i>A. lacrimans</i> (Hagen, 1861)	A-L	LL
<i>A. lugens</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL
*+ <i>A. munda</i> Calvert, 1902	A	SE
<i>A. oculata</i> Hagen in Selys, 1865	A	SE-LL
+ <i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE-LL
<i>A. tarascana</i> Calvert, 1902	A	LL
*+ <i>A. tonto</i> Calvert, 1902	A	SE-LL
<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	SE-LL
<i>Argia</i> sp. grupo <i>oculata</i>	A	LL
<i>Argia</i> sp. 1 grupo <i>plana</i>	A	LL
<i>Argia</i> sp. 2 grupo <i>plana</i>	A	SE
<i>Enallagma praevarum</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL
<i>E. semicirculare</i> Selys, 1876	A	SE
<i>Hesperagrion heterodoxum</i> (Selys, 1868)	A-L	SE-LL
* <i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	A	SE
<i>I. denticollis</i> (Burmeister, 1839)	A-L	SE-LL
<i>I. demorsa</i> (Hagen, 1861)	A-L	SE-LL
<i>I. ramburii</i> (Selys, 1850)	L	SE
<i>Ischnura</i> sp.	L	SE
* <i>Mecistogaster ornata</i> Rambur, 1842	A	SE
* <i>Pseudostigma aberrans</i> Selys, 1860	A	SE
<i>Telebasis salva</i> (Hagen, 1861)	A	SE

Suborden Anisoptera**Superfamilia Aeshnoidea****Aeshnidae**

<i>Anax</i> sp.	A	LL
<i>Oplonaeschna armata</i> (Hagen, 1861)	L	SE
<i>Oplonaeschna</i> sp. aff. <i>magna</i>	A-L	SE-LL
<i>Remartinia luteipennis</i> (Burmeister, 1839)	A-L	SE-LL
<i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908)	A	SE-LL
<i>R. multicolor</i> (Hagen, 1861)	A	SE
<i>R. psilus</i> (Calvert, 1947)	A-L	SE-LL

Superfamilia Gomphoidea**Gomphidae**

<i>Erpetogomphus elaps</i> Selys, 1858	A	LL
<i>E. erici</i> Novelo, 1999	L	SE
<i>E. liopeltis</i> Garrison, 1994	L	SE
<i>Phyllogomphoides suasus</i> (Selys, 1859)	A-L	LL

Superfamilia Cordulegastroidea**Cordulegastridae**

<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1868	L	SE
--	---	----

Superfamilia Libelluloidea**Libellulidae**

<i>Brechmorhoga latialata</i> González, 1999	A	SE
* <i>B. pertinax pertinax</i> (Hagen, 1861)	A	SE
* <i>B. tepeaca</i> Calvert, 1908	A	SE-LL
<i>B. vivax</i> Calvert, 1906	A	LL
<i>Cannaphila vibex</i> (Hagen, 1861)	A	SE
<i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899	A	SE
<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE-LL
<i>L. herculea</i> Karsch, 1889	A-L	SE-LL
<i>L. saturata</i> Uhler, 1857	A	SE
<i>Macrothemis pseudimitans</i> Calvert, 1898	A	SE
<i>Micrathyria didyma</i> (Selys in Sagra, 1857)	A	SE
<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	A	SE-LL
<i>Paltothemis lineatipes</i> Karsch, 1890	A	LL
<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)	A	SE
<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)	A-L	SE-LL
<i>Tramea</i> sp.	A	LL

7.2. Clave para la identificación de subórdenes, familias, géneros y especies de Odonata de los BMMR.

Tratamiento sistemático

Las abreviaciones de la venación general y las áreas especializadas de las alas corresponden a la nomenclatura que se presenta en los cuadros 2-3 y las figuras 24-25. En esta clave se utiliza la abreviación de la venación general en todas las dicotomías; pero en el caso de las áreas especializadas de las alas, cuando se mencionan por primera vez en una dicotomía, se utiliza su nombre y la abreviación respectiva, en las subsecuentes dicotomías se utiliza solo la abreviatura. La morfología general de un odonato puede apreciarse en las figuras 26-29.

1. Alas anteriores y posteriores similares en forma y tamaño, angostas en la base (Fig. 24); cabeza más ancha que larga (Fig. 26); machos con cuatro apéndices al final del abdomen.....**Suborden ZYGOPTERA**.....2
- 1' Alas anteriores y posteriores diferentes en forma y tamaño, las alas posteriores más anchas en la base que las anteriores (Fig. 25); cabeza más o menos redonda o globosa (Fig. 27); machos con tres apéndices al final del abdomen.....**Suborden ANISOPTERA**.....39
- 2 (1) Alas no pecioladas en la base, con diez o más venas An, con una mancha basal roja o parda en la base (Fig. 30).....**Familia Calopterygidae**.....*Hetaerina*.....3
- 2' Alas pecioladas en la base, con sólo dos venas An, sin manchas basales (Fig. 31).....6
- 3 (2) Machos con los apéndices abdominales inferiores al menos un tercio tan largos como los superiores (Figs. 36, 38); hembras con la punta del segmento abdominal 10 sin espinas o sólo un vestigio de la espina media dorsal.....4
- 3' Machos con los apéndices abdominales inferiores rudimentarios (Figs. 32, 34); hembras con la punta del segmento abdominal 10 armado con 3 pequeñas espinas, una media dorsal y una a cada lado de ésta.....5

- 4 (3) Parte superior del metepisternón con una mancha triangular muy bien definida, de color verde metálico en machos y hembras, y no se conecta con la sutura humeral; machos con apéndice superior abdominal con la base angulada en vista dorsolateral (Fig. 37) y en vista lateral con la proyección angulada expandida en el margen interno seguida de un pequeño diente (Fig. 36).....*Hetaerina cruentata*
- 4' Parte superior del metepisternón sin la mancha verde metálica bien definida en hembras y machos (en ocasiones se puede apreciar una refracción verde pero nunca una mancha bien definida); machos con apéndice superior abdominal con la base casi recta o con una muy ligera angulación en vista dorsolateral (Fig. 39) y en vista lateral con la proyección angulada sólo con una leve expansión en el margen interno, seguida de un pequeño diente (Fig. 38).....*H. vulnerata*
- 5 (3') Apéndice superior muy angulado cerca de la base en vista dorsolateral (Fig. 33), con su lóbulo medio fuertemente bilobulado; en vista lateral, no se observa una protuberancia en la parte inferior media del apéndice superior (Fig. 32); hembras con interesternito ancho, plano, ligeramente redondeado.....*H. infecta*
- 5' Apéndice superior ancho cerca de la base en vista dorsolateral (Fig. 35) y el lóbulo medio entero; en vista lateral, se observa una protuberancia en la parte inferior media del apéndice (Fig. 34); hembras con interesternito lineal, con un pequeño hombro anterior seguido por una rama posterior larga, truncada o ligeramente redondeada.....*H. capitalis*
- 6 (2') Venas RP_{3+4} ramificándose más cerca del árculo (arc) que del nodo (N) (Fig. 40).....**Familia Lestidae**.....7
- 6' Venas RP_{3+4} ramificándose más cerca del nodo (N) que del árculo (arc) (Fig. 41).....9
- 7 (6) Longitud del cuerpo menor a 50 mm; en el ala anterior o posterior, el lado proximal del cuadrángulo (cr) igual o menos de $\frac{1}{3}$ de la longitud del lado posterior; vena IR_2 confluyendo usualmente a una distancia de más de dos celdas del N (Fig. 43); apéndices abdominales superiores con una espina basal y una expansión interna redondeada y aserrada bien definida en vista dorsal (Fig. 47).....*Lestes alacer*

- 7' Longitud del cuerpo mayor a 50 mm; en el ala anterior o posterior, el lado proximal del cuadrángulo (cr) igual o ligeramente menor a ½ de la longitud del lado posterior; vena IR₂ confluyendo usualmente a una distancia de una celda del N (Fig. 42); el último carácter de la dicotomía es diferente.....*Archilestes*.....8
- 8 (7') Longitud del cuerpo menor a 62 mm; ala posterior 35 mm; apéndices abdominales superiores del macho curvos a lo largo de su longitud hasta el ápice (Fig. 44).....*Archilestes grandis*
- 8' Longitud del cuerpo mayor a 65 mm; ala posterior 38 mm; apéndices abdominales superiores del macho con el tercio apical paralelo (Fig. 45).....*Archilestes regalis*
- 9 (6') Con varias venas IR_{1a-d} cerca o bajo el nivel del pterostigma (pt) (Fig. 50); el inicio de la vena RP₂ a una celda de origen de la RP₃₊₄; con numerosas venas intercalares entre la vena MP y la CuA; son individuos con cuerpo oscuro y los machos presentan una forma con alas hialinas y otra con manchas apicales oscuras seguido de una mancha blanca; en vista dorsal sus apéndices abdominales superiores se observan arqueados (Fig. 46) y en vista dorsoventral se observan cóncavos (Fig. 48).....**Familia Thaumtoneuridae**.....*Paraphlebia zoe*
- 9' Regularmente una vena IR₁ entre la venas RP₁ y la RP₂ bajo el nivel del pterostigma (pt), en el caso de ser más de una, nunca supera las tres (Fig. 49); las otras características de la dicotomía son variables.....10
- 10 (9') El cr con forma rectangular; existe una CuPb (Fig. 51); en vista lateral la base de los apéndices abdominales superiores inflados (Fig. 53) y en vista oblicua dorsal la parte apical espatulada (Fig. 54), regularmente con una serie de anillos claros en los segmentos abdominales.....**Familia Platystictidae**.....*Palaemnema paulicoba*
- 10' El cr con forma trapezoidal; no presentan una CuPb; las otras características de la dicotomía son variables (Fig. 52).....**Familia Coenagrionidae**.....11
- 11 (10') Espinas meso y metatibiales generalmente del doble de largo que el espacio existente entre espina y espina (Fig. 56).....*Argia*.....23

- 11' Espinas meso y metatibiales comúnmente del mismo tamaño o más cortas que el espacio que existe entre espina y espina (Fig. 55).....12
- 12 (11') Abdomen mayor de 55 mm de longitud.....13
- 12' Abdomen menor de 50 mm de longitud.....14
- 13 (12) Dos filas de celdas entre la vena CuA y el margen del ala posterior (Fig. 57); machos con un borde dorsal sobre el segmento 10 marcadamente elevado y los cercos fuertemente recurvados en vista lateral (Fig. 61).....*Pseudostigma aberrans*
- 13' Una sola fila de celdas entre la vena CuA y el margen posterior (Fig. 58); machos con un borde dorsal sobre el segmento 10 poco elevado y con cercos débilmente recurvados en vista lateral (Fig. 62).....*Mecistogaster ornata*
- 14 (12') Vena RP₂ en las alas posteriores originándose usualmente cerca de la tercera vena Pn o un poco más hacia la base, en las alas anteriores se origina cerca de la cuarta vena Pn (Fig. 59); los machos en el segmento 10 presentan una prominencia dorsoapical distintiva o al menos el segmento es ligeramente ascendente.....*Ischnura*.....15
- 14' Vena RP₂ en las alas posteriores originándose usualmente cerca de la cuarta vena Pn o más lejos, en las alas anteriores se origina cerca de la quinta vena Pn o más allá (Fig. 60); los machos en el segmento 10 sin una prominencia dorsoapical elevada (excepto el género *Acanthagrion*).....18
- 15 (14) Machos y hembras con el origen del arc distal con la segunda vena An o con la distancia entre ellas igual a la rama superior de arc (Fig. 63); los machos con los apéndices abdominales inferiores marcadamente bífidos, con la rama inferior más larga que la rama superior y la primera recurvada hacia arriba (Fig. 65); la proyección en vista dorsoapical del segmento abdominal 10 bien desarrollada (Fig. 66).....*Ischnura capreolus*

- 15' Machos y hembras con el origen del arc coincidente con la segunda vena An o con la distancia entre ellas menor a la rama superior del arc (Fig. 64); las otras características de la dicotomía son variables.....16
- 16 (15') Machos con los apéndices abdominales inferiores enteros, nunca bífidos (Fig. 67) y en vista dorsal los cercos en su parte distal se proyectan (Fig. 68); láminas mesostigmas de las hembras con algunas elevaciones ligeras extendiéndose al tórax.....*I. ramburii*
- 16' Machos con los apéndices abdominales inferiores bífidos (Figs. 69, 71); láminas mesostigmas de las hembras con elevaciones o crestas marcadas.....17
- 17 (16') Machos con el dorso del mesotórax negro, sin banda antehumeral pálida; apéndices abdominales inferiores bífidos, con forma de C (Fig. 69); cercos enteros y globosos (Fig. 70); lóbulo medio del protórax de las hembras con un par de tubérculos en forma de diente en vista lateral, situados dorsolateralmente.....*I. denticollis*
- 17' Machos con el dorso del mesotórax negro, con una banda antehumeral pálida, gruesa o delgada; con los apéndices abdominales inferiores bífidos, cuya rama superior es más larga que la inferior (Fig. 71); cercos enteros, un poco alargados (Fig. 72); hembras con protórax sin tales tubérculos.....*I. demorsa*
- 18 (14') Margen costal del pt en las alas posteriores generalmente más corto que los lados proximal y distal del mismo (Fig. 73); vena MP diferente en las alas anteriores y posteriores, usualmente extendiéndose distintamente más allá de lo que se extiende la misma en las alas posteriores.....19
- 18' Margen costal del pt en todas las alas generalmente mayor que los lados proximal y distal del mismo (Fig. 74); vena MP similar en las alas anteriores y posteriores.....20
- 19 (18) Alas posteriores de los machos con venación densa y oscura en la punta (Fig. 73); apéndices superiores del macho simples (Fig. 77); segmento abdominal 8 de las hembras sin espina ventroapical; hembras y machos jóvenes pueden presentar

- coloraciones rojizas en el abdomen, que son oscuras en los organismos maduros.....*Apanisagrion lais*
- 19' Alas posteriores de los machos con venación normal en la punta; apéndices del macho en forma de silla (Fig. 78); segmento abdominal 8 de las hembras con espina ventroapical; las hembras jóvenes pueden presentar un abdomen naranja-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 heterodoxum*
- 20 (18') Sin manchas pálidas postoculares (Fig. 75); frente angulada en vista de perfil; macho con abdomen rojo brillante y con los apéndices superiores abdominales con el margen inferior terminado con un diente (Fig. 79); las hembras con un ovipositor no extendiéndose más allá de la punta del abdomen.....*Telebasis salva*
- 20' Con manchas pálidas postoculares (Fig. 76); frente ligeramente redondeada vista de perfil; machos con abdomen no rojo y con los segmentos abdominales 8-10 azules, verde-azules o con marcas negras; las hembras con un ovipositor extendiéndose ligeramente más allá del abdomen.....21
- 21 (20') Vena AA en todas las alas originándose en o ligeramente más allá de la vena CuP (Fig. 83); machos con el margen posterior del segmento abdominal 10 más o menos elevado (Fig. 80), en vista dorsal el proceso es bífido en su punta.....*Acanthagrion quadratum*
- 21' Vena AA en todas las alas originándose por delante de la vena CuP (Fig. 84); machos con el margen posterior del segmento 10 algo emarginado, pero no presenta un proceso elevado (Figs. 81, 82).....*Enallagma*.....22
- 22 (21') Apéndice inferior pequeño y menos del doble de la longitud del superior, este último terminando con forma más o menos aguda (Fig. 82); las hembras con láminas mesostigmas anguladas en su ápice.....*Enallagma semicirculare*

- 22' Apéndice inferior con una longitud de más de la mitad del superior, este último terminando con forma más o menos redondeada (Fig. 81); las hembras con láminas mesostigmas no anguladas en su ápice.....*E. praevarum*
- 23 (11) Tórax en vista dorsal con dos bandas medio-dorsales, separadas una de la otra en cada lado por unas líneas claras (Fig. 85), en especímenes maduros con las marcas torácicas ampliamente oscurecidas por negro; longitud del abdomen de 34-40 mm; alas posteriores usualmente con 5-6 celdas antenodales postcuadrangulares (pac); vista lateral del último segmento abdominal como en la figura 119 y vista oblicua postero-dorsal del cerco derecho como en la figura 120.....*Argia lugens*
- 23' Tórax en vista dorsal con una sola banda medio-dorsal oscura (Fig. 86); longitud del abdomen usualmente menor a 35 mm; alas posteriores con 3-4 celdas antenodales postcuadrangulares (pac).....24
- 24 (23') Tórax dorsalmente reluciente de color cobre metálico y ojos rojos (Fig. 87); segmentos abdominales 3-7 largamente negros dorsalmente, segmento 8 variable en color, 9-10 dorsalmente azules; cercos $\frac{3}{4}$ tan largos como el paraprocto; paraprocto con el lóbulo inferior largo y agudizado (Fig. 109), vista oblicua postero-dorsal del cerco derecho como en la figura 110.....*A. cuprea*
- 24' Tórax dorsalmente no reluciente de color cobre metálico y sin la presencia de ojos rojos (Fig. 86); las otras características de la dicotomía son variables.....25
- 25 (24') Área oscura total de los segmentos abdominales 3-6 y parte dorsal del tórax más amplia que el área pálida de las mismas partes (Fig. 88).....26
- 25' Área oscura total de los segmentos abdominales 3-6 o parte dorsal del tórax menos amplia que el área pálida de las mismas partes (Fig. 89).....29
- 26 (25) Paraprocto trilobulado (Fig. 113), sin una proyección postero-ventral triangular o en forma de dedo; cuerpo de color violeta pálido; 3 celdas pac en las alas anteriores; segmentos abdominales 8-10 siempre con una línea lateral inferior negra; cercos en vista oblicua postero-dorsal no profundamente divididos y con un diente muy evidente proyectado ventralmente hacia abajo (Fig. 114).....*A. frequentula*

- 26' Paraprocto bífido en mayor o menor grado (Figs. 105, 107, 109, 111, 115, 117, 121, 123, 125, 127, 129, 131, 133, 135, 137), con una proyección postero-ventral triangular o en forma de dedo; las otras características de la dicotomía son variables.....27
- 27 (26') Cercos distintivamente bífidos, con la rama interna mucho más larga que la externa en vista oblicua postero-dorsal (Fig. 138) y en vista lateral con cercos alargados (Fig. 137).....*A. ulmeca*
- 27' Cercos ligeramente hendidos pero no distintivamente bífidos, en vista oblicua postero-dorsal con una sola proyección en forma de diente (Figs. 124, 126).....28
- 28 (27') Paraprocto en vista lateral formando un ángulo bien definido entre los dos lóbulos casi al nivel de la rama inferior (Fig. 123), cerco derecho en vista postero-dorsal como en la figura 124; mancha oscura en la cabeza a nivel del postfrontal o de la sutura frontal con una hendidura en forma de V o ligeramente cóncava (Fig. 90); segmento abdominal 2 dorsalmente con una mancha redonda o en forma de gota azul y los segmentos abdominales 5 y 6 dominando el color azul (Fig. 94).....*A. oculata*
- 28' Paraprocto en vista lateral formando un ángulo entre los dos lóbulos casi al nivel medio de ambas ramas (Fig. 125), cerco derecho en vista postero-dorsal como en la figura 126; mancha oscura en la cabeza a nivel del postfrontal o de la sutura frontal sin hendidura en forma de V ni cóncava, regularmente recta o plana (Fig. 91); segmento abdominal 2 dorsalmente con una mancha en forma de reloj de arena y los segmentos abdominales 5 y 6 dominando el color negro (Fig. 95).....*Argia* sp. grupo *oculata*
- 29 (25') Fondo de la cabeza ampliamente o completamente negro (Fig. 92).....30
- 29' Fondo de la cabeza ampliamente pálido (Fig. 93).....31
- 30 (29) Paraprocto más alto que largo, con sus lóbulos superior e inferior ligeramente divididos (Fig. 107); cercos en vista oblicua postero-dorsal marcadamente bífidos (Fig. 108); segmentos abdominales 4-6 lateralmente sin manchas con formas

- triangulares o alargadas negras en posición sub-basal, con líneas negras bien definidas en la parte inferior de cada uno de los segmentos 3-10 (Fig. 96)..*A. chelata*
- 30' Paraprocto más largo que alto, con sus lóbulos superior e inferior marcadamente divididos (Fig. 129); cercos en vista oblicua postero-dorsal enteros, con un diente grande (Fig. 130); segmentos abdominales 4-5 lateralmente con manchas triangulares o alargadas negras en posición sub-basal y segmento 6 con dichas manchas fusionándose con las líneas negras que van en la parte inferior de dicho segmento (Fig. 97).....*Argia* sp. 1 grupo *plana*
- 31 (29') Cercos enteros (en vista dorsal y oblicua postero-dorsal), pero pueden estar armados con un solo diente apical decumbente (Figs. 122, 128), o con el diente en el margen o escondido en el margen interno (Figs. 106, 112).....32
- 31' Cercos distintamente bífidos o trifidos, visibles en posición oblicua postero-dorsal (Figs. 118, 134, 136), en *A. tarascana* y *A. tonto*, la mejor vista es la dorsal (Figs. 102, 104).....36
- 32 (31) Paraprocto ligeramente bífido, con el margen apical vertical (Fig. 105); en vista oblicua postero-dorsal con un diente pequeño cerca de la mitad del margen interno (Fig. 106); dorso del segmento abdominal 7 casi completamente azul, y las alas con un tinte ambarino uniforme.....*A. anceps*
- 32' Paraprocto distintamente bífido, con el margen oblicuo (Figs. 111, 121, 127, 131); cerco en vista oblicua postero-dorsal con un diente pequeño al extremo (en el caso de *A. extranea* apenas escondido en el margen interno pero nunca cerca de la mitad) (Fig. 112); dorso del segmento abdominal 7 con al menos ¼ de color negro y las alas hialinas sin tintes.....33
- 33 (32') Paraprocto con el lóbulo inferior distintamente más largo que el lóbulo superior (Fig. 111); cerco en vista oblicua postero-dorsal más alargado en la parte distal-posterior (Fig. 112).....*A. extranea*

- 33' Paraprocto con el lóbulo inferior no distintamente más largo que el lóbulo superior (Figs. 121, 127, 131); cerco en vista oblicua postero-dorsal no alargado en la parte distal-posterior, solo redondeado.....34
- 34 (33') Cercos en vista lateral con el margen exterior marcadamente arqueado y globoso, profundamente excavados ventrolateralmente (Fig. 121); cerco en vista oblicua postero-dorsal también arqueado (Fig. 122); el tórax con la banda media-dorsal menos de la mitad del ancho de la banda antehumeral (Fig. 98).....*A. munda*
- 34' Cercos en vista lateral con el margen exterior arqueado pero no globoso y con un diente perceptible, no profundamente excavados ventrolateralmente (Figs. 127, 131); el tórax con la banda media-dorsal tan ancha como la banda antehumeral (Fig. 99).....35
- 35 (34') Segmentos abdominales 4-6 lateralmente con rayas incompletas triangulares o alargadas negras en posición sub-basal; sin líneas negras en la parte inferior de cada segmento, sólo con la mancha negra apical de cada segmento (Fig. 100); margen superior del lóbulo superior del paraprocto oblicuo y terminando en punta prominente (Fig. 127) y en vista postero-dorsal el cerco en la parte apical redondeado (Fig. 128).....*A. plana*
- 35' Segmentos abdominales 4-6 lateralmente sin tales rayas incompletas triangulares o alargadas negras; con líneas negras bien definidas en la parte inferior de cada uno de los segmentos 3-7, que se fusionan con las manchas negras apicales de cada segmento (Fig. 101); lóbulo superior del paraprocto casi recto y terminando apenas en punta (Fig. 131) y en vista postero-dorsal el cerco en la parte apical con un dedo (Fig. 132).....*Argia* sp. 2 grupo *plana*
- 36 (31') Abdomen menos de 29 mm de longitud; cercos trífidos (Fig. 116); color violeta pálido; paraprocto con el lóbulo inferior distintamente más corto que el lóbulo superior (Fig. 115).....*A. fumipennis violacea*
- 36' Abdomen más de 29 mm de longitud; cercos bífidos (Figs. 118, 134, 136); color azul pálido (excepto *A. tonto*); la otra característica de la dicotomía es variable.....37

- 37 (36') En vista dorsal, el espacio entre los cercos es igual o menor a la anchura de cada cerco (Fig. 102); lóbulo superior del paraprocto con forma triangular (Fig. 133); los cercos en vista oblicua postero-dorsal con la rama interna en forma de gancho dirigido hacia abajo (Fig. 134); cuerpo con coloración azul pálido.....*A. tarascana*
- 37' En vista dorsal, el espacio entre los cercos es más grande que la anchura de cada cerco (Figs. 103, 104); lóbulo superior del paraprocto en forma de dedo redondeado (Figs. 117, 135); las otras características de la dicotomía son variables.....38
- 38 (37') Color del abdomen azul pálido, banda media-dorsal oscura más de ¼ del ancho de la banda antehumeral; cerco en vista oblicua postero-dorsal con la rama interna distintamente más corta que la rama externa (esta última muy prominente) (Fig. 118); en vista dorsal, el epiprocto extendiéndose más allá de los tori (Fig. 103).....*A. lacrimans*
- 38' Color del abdomen violeta, banda media-dorsal oscura menos de ¼ del ancho de la banda ante-humeral; cerco en vista oblicua postero-dorsal con la rama interna tan larga como la rama externa (Fig. 136); en vista dorsal, epiprocto no extendiéndose más allá de los tori (Fig. 104).....*A. tonto*
- 39 (1') Triángulo (t) del ala anterior casi a la misma distancia del arc que el triángulo (t) del ala posterior y el triángulo de forma similar en ambas alas (Figs. 139, 140); asa anal (aa) poco desarrollada (Figs. 139, 140).....40
- 39' Triángulo (t) del ala posterior más cerca del arc que en el ala anterior y el triángulo (t) de forma diferente en ambas alas (Fig. 25); asa anal (aa) bien desarrollada y con forma de pie (Fig. 25).....**Familia Libellulidae**.....51
- 40 (39) Ojos dorsalmente en contacto por una distancia considerable o mínima (Figs. 27, 142); hembras con un ovipositor bien desarrollado.....41
- 40' Ojos dorsalmente separados (Fig. 141); hembras con un ovipositor vestigial.....**Familia Gomphidae**.....42

- 41 (40) Vena b por debajo del pt presente (Fig. 139); ojos dorsalmente en contacto por una distancia considerable (Fig. 27); margen anterior del labio entero; otras características de la dicotomía son variables.....**Familia Aeshnidae**.....45
- 41' Vena b por debajo del pt ausente (Fig. 140); ojos dorsalmente en contacto ligero, la distancia es menor que la que hay entre los ocelos laterales (Fig. 142); margen anterior del labio con una hendidura media. Libélula con cuerpo negro con bandas laterales amarillas amplias sobre el tórax y el abdomen con anillos amarillos; apéndices superiores del último segmento abdominal del macho con dos espinas en el margen inferior (Fig. 143)...**Familia Cordulegastridae**....*Cordulegaster diadema*
- 42 (40) Vena x presente (Fig. 145); al menos una vena dentro de los subtriángulos (st) del ala anterior y una o mas venas en los supratriángulos (spt) (Fig. 145); el subtriángulo (st) del ala posterior con dos o más celdas; apéndices superiores del último segmento abdominal más largos que el segmento (Fig. 144).....*Phyllogomphoides suasus*
- 42' Vena x ausente (Fig. 146); sin venas dentro de los subtriángulos (st) del ala anterior (Fig. 146); las otras características de la dicotomía son variables.....*Erpetogomphus*.....43
- 43 (42') Machos con el tórax azul-verde con bandas oscuras, la segunda banda lateral está sobre el margen posterior del metepimerón (Fig. 147); el vértice de las hembras con una cresta transversal bilobulada detrás de los ocelos medios....*Erpetogomphus erici*
- 43' Machos con el tórax azul-verde o amarillo verde, la segunda banda lateral es incompleta y sin la banda en el margen posterior del metepimerón (Fig. 148); el vértice de las hembras con una cresta transversal entera, o baja y casi vestigial, o ausente.....44
- 44 (43') Margen ventral de los cercos del macho rectos o formando una suave concavidad (Fig. 149); lóbulos de la lamina vulvar de la hembra separados en forma de U, de 3 a 4 veces tan anchos como el otro lóbulo.....*E. elaps*

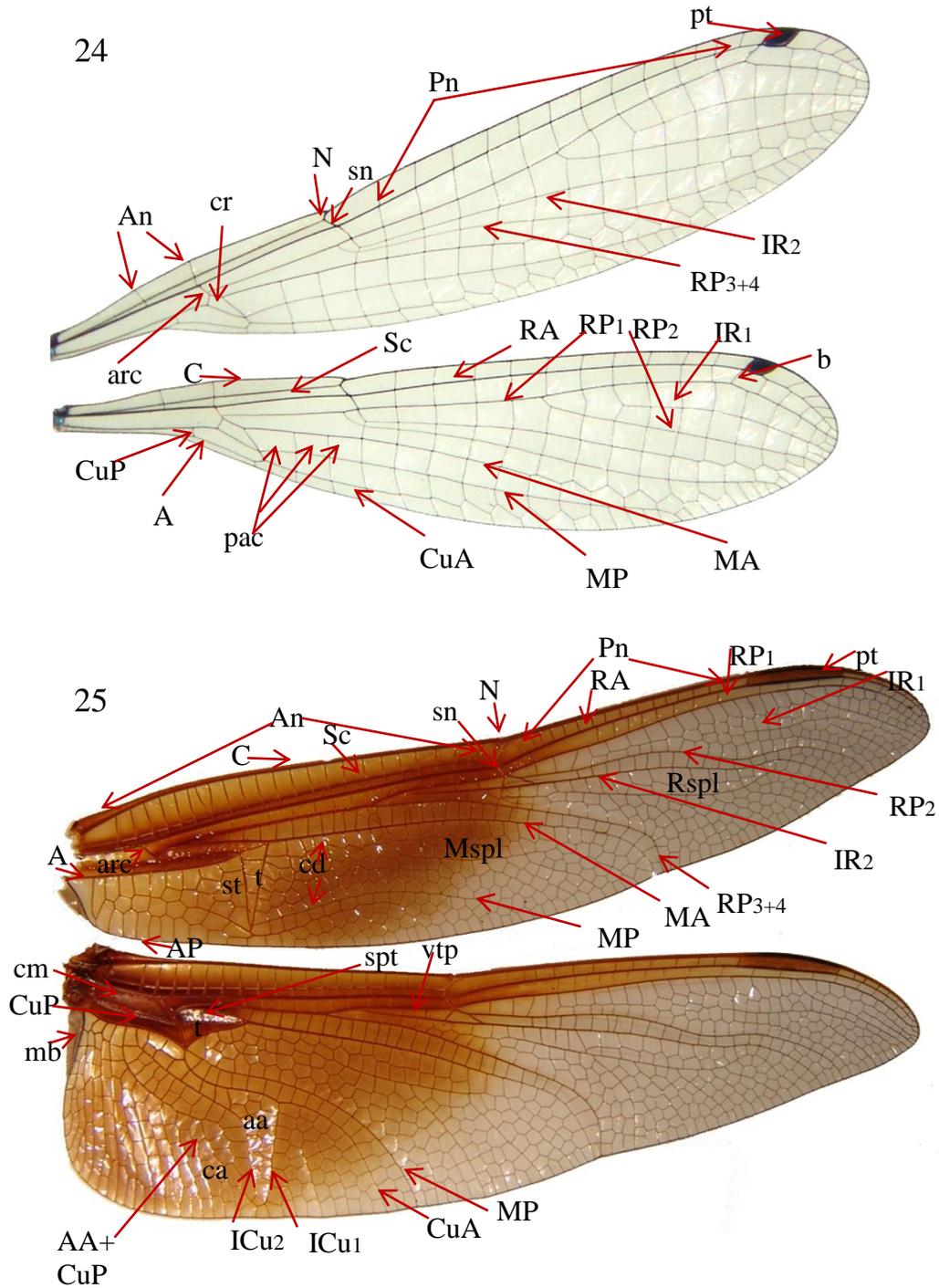
- 44' Margen ventral del los cercos del macho curvado abruptamente en la parte apical (Fig. 150); lóbulos de la lámina vulvar de la hembra separados en forma triangular o semicircular de 0.5 a 1.0 veces la anchura de cada lóbulo.....*E. liopeltis*
- 45 (41) La vena IR₂ sin ramificaciones posteriores a lo largo de su longitud (Fig. 151).....*Oplonaeschna*.....46
- 45' La vena IR₂ con ramificaciones posteriores a lo largo de su longitud (Fig. 139)....47
- 46 (45) Los márgenes entre anticlípeo y posclípeo redondeados (Fig. 154); banda mesepimeral alargada y la metepimeral con bordes irregulares (Fig. 156); en vista lateral los apéndices abdominales superiores en su margen inferior con un ángulo tenue y apicalmente el ángulo también tenue, la punta apical alargada y delgada (Fig. 158); longitud total 66-75 mm, incluyendo apéndices abdominales.....*Oplonaeschna armata*
- 46' Los márgenes entre anticlípeo y postclípeo rectos (Fig. 155); banda mesepimeral corta y la metepimeral con bordes regulares (Fig. 157); en vista lateral los apéndices abdominales superiores en su margen inferior con un ángulo marcado y apicalmente el ángulo también marcado, la punta apical corta y ancha (Fig. 159); longitud total mayor a 80 mm, incluyendo apéndices abdominales.....*Oplonaeschna* sp. aff. *magna* (nota: tiene afinidad en tamaño a *O. magna*, pero en tipo tiene afinidad con *O. armata*).
- 47 (45') Los sectores del arc se originan de la mitad superior de éste (Fig. 152); pterotórax uniformemente verde; borde anal del ala posterior redondeado en ambos sexos, machos sin aurículas en segmento abdominal 2.....*Anax* sp.
- 47' Los sectores del arc se originan en su parte media (Fig. 153); pterotórax no uniformemente verde; machos con el borde anal del ala posterior angulado y con aurículas en el segmento abdominal 2.....48
- 48 (47') IR₂ bifurcada bajo o a la mitad del pt (Fig. 160); tórax con dos bandas laterales verdes, las bandas pálidas mesepimerales separadas del espiráculo metatóraco por menos del diámetro más grande del espiráculo.....*Remartinia luteipennis*

48'	IR ₂ bifurcada antes del pt (Fig. 139); las otras características de la dicotomía son variables.....	<i>Rhionaeschna</i>	49
49 (48')	Las alas posteriores con dos filas de celdas entre RP ₁ y RP ₂ comenzando bajo el pt o próximo a él (Fig. 139); machos con el apéndice superior no bífido, sin quilla ni tubérculo basal inferior (Fig. 163).....	<i>Rhionaeschna psilus</i>	
49'	Las alas posteriores con dos filas de celdas entre RP ₁ y RP ₂ comenzando variablemente (Fig. 161); machos con el apéndice superior bífido, con quilla y tubérculo basal inferior (Figs. 164, 165).....		50
50 (49')	Mancha frontal en forma de T de más de 1 mm de anchura, más amplia que el vértice y sus lados divergiendo hacia la base (Fig. 27); machos con el tubérculo basal inferior en los 0.14 ó 0.16 de la longitud del apéndice superior y solo la punta extrema de los cercos curvada ventralmente (Fig. 165).....	<i>R. jalapensis</i>	
50'	Mancha frontal en forma de T de 1 mm de anchura, más estrecha que el vértice y sus lados de la base paralelos o ligeramente cóncavos hacia la base (Fig. 162); machos con el tubérculo basal inferior en los 0.20 ó 0.25 de la longitud del apéndice superior y la punta entera de los cercos curvada ventralmente (Fig. 164).....	<i>R. multicolor</i>	
51 (39')	Ala posterior angosta, con dos venas cubitales posteriores en el área cúbito-anal (ca) y el arc después de la segunda An (Fig. 166).....	<i>Cannaphila vibex</i>	
51'	Ala posterior ancha en su base y sin la combinación de los caracteres arriba mencionados (Fig. 167).....		52
52 (51')	Ultima An completa en el ala anterior (Fig. 168).....		53
52'	Ultima An incompleta en el ala anterior (Fig. 169).....		56
53 (52)	Ala anterior con los sectores del arc partiendo de un tallo común (Fig. 171) y con una sola hilera de celdas entre MA y Mspl (Fig. 168); abdomen morado pálido, con la parte ventral del metatórax sin marcas oscuras en el caso del macho.....	<i>Orthemis discolor</i>	

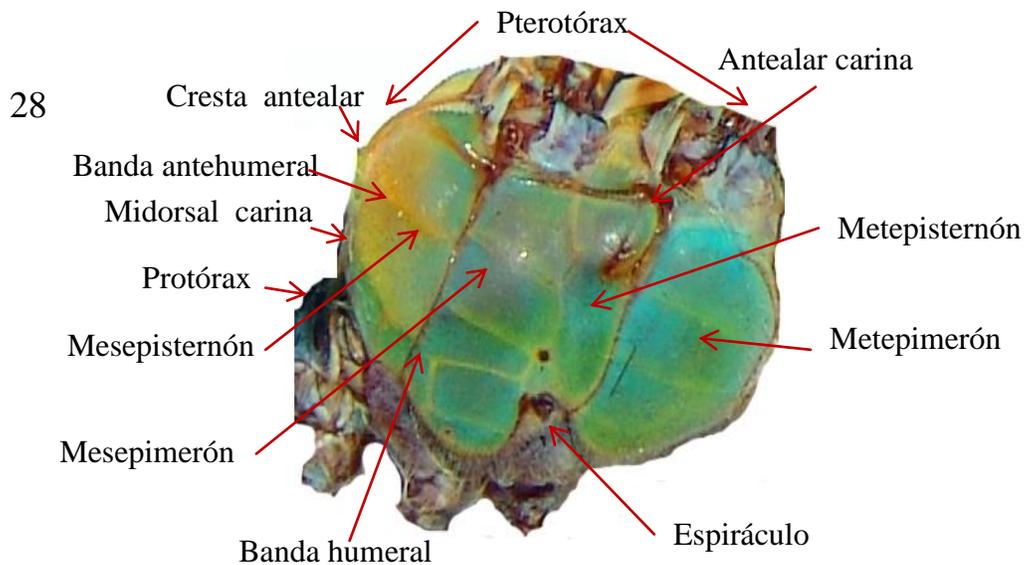
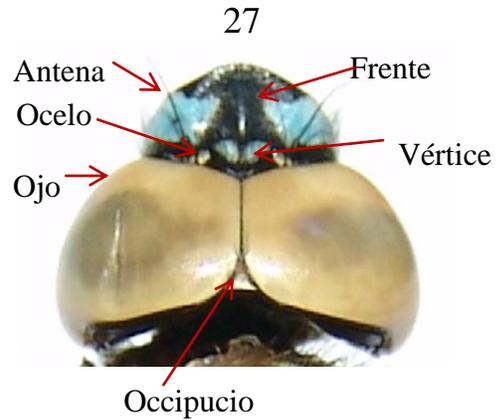
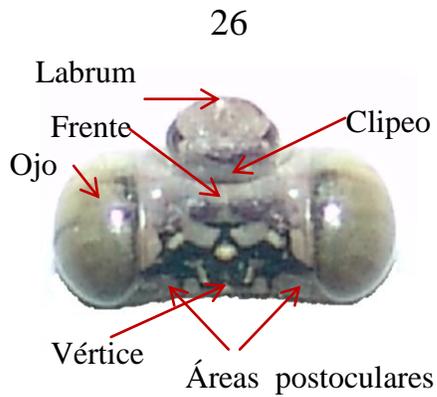
- 53' Ala anterior con los sectores del arc partiendo independientemente (Fig. 170) y con dos hileras de celdas entre MA y Mspl por una distancia de al menos dos celdas (Fig. 172).....*Libellula*.....54
- 54 (53') Alas posteriores sin un área basal distintamente coloreada (Fig. 174), usualmente con algo obscuro o ahumado, especialmente en el ápice (pero algunas veces algo amarilloso); pt café obscuro; macho con abdomen rojo brillante y tórax obscuro prunoso, contrastante entre ambas regiones.....*Libellula herculea*
- 54' Alas posteriores con un área basal coloreada rojiza (Figs. 25, 173), nunca presentan algo obscuro o ahumado en el ápice; pt amarilloso a café-rojizo; macho con abdomen y tórax con color uniforme, no contrastante entre ambas regiones.....55
- 55 (54') Alas posteriores con un tinte rojizo que se extiende hasta pt, área ca, t y st con una mancha pardo-rojiza; generalmente con una vena CuP en el área ca (Fig. 25).....*L. saturata*
- 55' Alas posteriores con un tinte rojizo que se extiende solo al N; área ca sin mancha pardo-rojiza; generalmente dos venas CuP en el área ca (Fig. 173).....*L. croceipennis*
- 56 (52') Pt trapezoidal en ambas alas, los margenes proximal y distal ampliamente divergentes anteriormente (Fig. 176), el margen proximal cercanamente perpendicular a la costa (C) y la vena RA (más oblicuo en *Paltothemis*, Fig. 175); alas posteriores usualmente expandidas basalmente con algunas celdas inusualmente alargadas cerca del margen anterior del ala y el ángulo anal (Figs. 175, 176).....57
- 56' Pt no distintivamente trapezoidal en ambas alas, los margenes proximal y distal paralelos uno respecto al otro (Figs. 178, 179, 180, 181, 182); alas posteriores no expandidas basalmente, con no más de cuatro hileras de celdas entre la venas AA+CuP y el ángulo anal del ala, sin celdas alargadas cerca del margen anterior del ala y el ángulo anal (Fig. 177).....58
- 57 (56) Venas RP₂ y IR₂ marcadamente onduladas (Fig. 175); celdas entre AA+CuP y el margen anal del ala posterior no arregladas en filas regulares paralelas a AA+CuP,

- pero se distinguen columnas perpendiculares al eje longitudinal del ala (Fig. 175).....*Paltothemis lineatipes*
- 57' Venas RP_2 y IR_2 no marcadamente onduladas (Fig. 176); celdas entre AA+CuP y el margen anal del ala posterior arregladas en filas regulares paralelas a AA+CuP y regularmente con manchas cerca de la base del ala.....*Tramea* sp.
- 58 (56') Vena media del aa con un ángulo de menos de 30° en el tobillo (Fig. 178); algunos st de las alas anteriores y posteriores con venas transversales, pero sin venas transversales en los t de ambas alas; tibias oscuras; alas de los machos son anaranjadas ambarinas.....*Perithemis domitia*
- 58' Vena media del aa con un ángulo de más de 30° en el tobillo (Fig. 177); machos sin el color de alas como se menciona arriba.....59
- 59 (58') Vena RP_2 no ondulada (Fig. 177); los machos con las espinas del ángulo exterior del metafémur no muy cortas, gruesas y dirigidas proximalmente.....60
- 59' Vena RP_2 ondulada (Fig. 179) ó, si la ondulación es ligera (Figs. 181, 182), los machos con las espinas del ángulo exterior del metafémur muy cortas, gruesas y dirigidas proximalmente.....61
- 60 (59) Alas con dos venas transversales del puente (vtp) (Fig. 169); machos con abdomen negro con manchas verdes pálidas a los lados de los segmentos basales y el dorso del segmento 7 con una mancha; en las alas posteriores tienen dos celdas entre el ángulo proximal del t y el bisector del aa (Fig. 177).....*Micrathyria didyma*
- 60' Alas con una vena transversal del puente (vtp) (Fig. 180); machos con abdomen rojo intenso y sin manchas; el otro carácter de la dicotomía no es distintivo para la especie.....*Sympetrum illotum*
- 61 (59') Alas anteriores con tres hileras de celdas en el cd; vena RP_2 moderadamente ondulada (Fig. 179); tórax negro en machos y pardo en hembras; frente y vértice morado metálico en machos.....*Dythemis nigrescens*

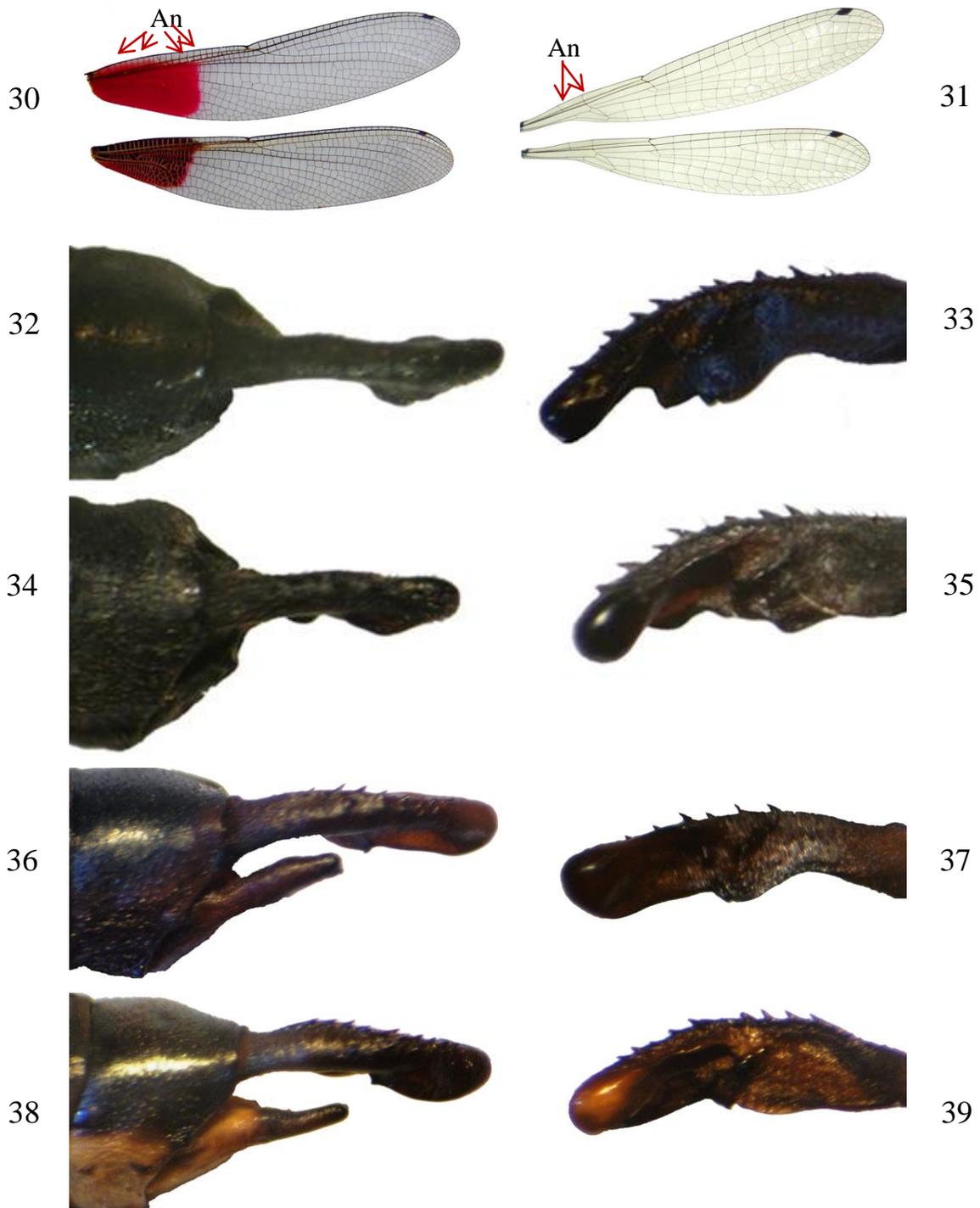
- 61' Alas anteriores con dos hileras de celdas en el cd; vena RP₂ ligeramente ondulada (Figs. 181, 182)); las otras características de la dicotomía son variables.....62
- 62 (61') St del ala anterior con dos celdas (Fig. 181); diente de la uña tarsal tan largo o más que la punta de la uña (Fig. 184); banda pálida del metepisternón dividida en dos a nivel del espiráculo; segmentos abdominales 7-9 marcadamente expandidos lateralmente.....*Macrothemis pseudimitans*
- 62' St del ala anterior con tres celdas (Fig. 182); diente de la uña tarsal mucho más corto que la punta de la uña (Fig. 185); los otros caracteres de la dicotomía son variables.....*Brechmorhoga*.....63
- 63 (62') Ala posterior con 4 filas de celdas en el campo anal (caa) (Fig. 186); el segmento abdominal 7 con 4 manchas bien definidas.....*Brechmorhoga latialata*
- 63' Ala posterior con 3 filas de celdas completas o incompletas en el campo anal (caa) (Figs. 183, 187); el segmento abdominal 7 con menos de 4 manchas.....64
- 64 (63') Alas posteriores con 3 filas de celdas completas en el caa (Fig. 187); macho con los hamules casi rectos y doblados cerca del ápice (Fig. 188).....*B. pertinax*
- 64' Alas posteriores con 3 filas de celdas incompletas o con 2 completas en el caa (Fig. 183); macho con los hamules fuertemente curvos en la mayor parte de su longitud (Figs. 189, 190).....65
- 65 (64') Los machos con hamules curvos a lo largo de su longitud (Fig. 189); alas posteriores a simple vista notoriamente más cortas que la longitud del abdomen.....*B. vivax*
- 65' Los machos con hamules curvos en el último tercio de su longitud, en forma de C (Fig. 190); alas posteriores a simple vista casi iguales a la longitud del abdomen.....*B. tepeaca*



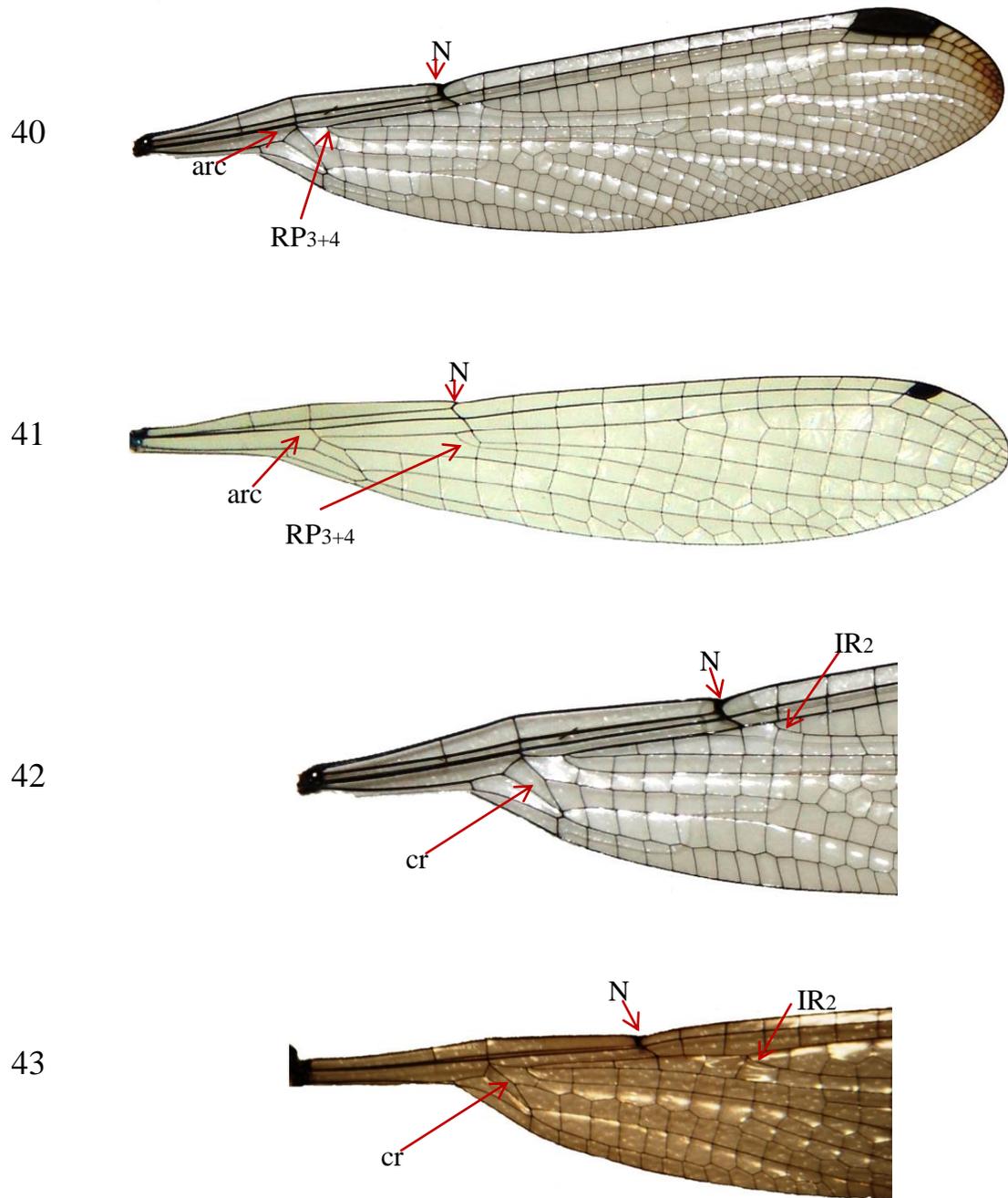
Figuras 24-25. Venación general y áreas especializadas de las alas de odonatos para su identificación, las abreviaturas coinciden con la nomenclatura del Cuadro 2 y 3. 24) Ala anterior y posterior de un Zygoptera (*Enallagma praevarum*), 25) ala anterior y posterior de un Anisoptera (*Libellula saturata*).



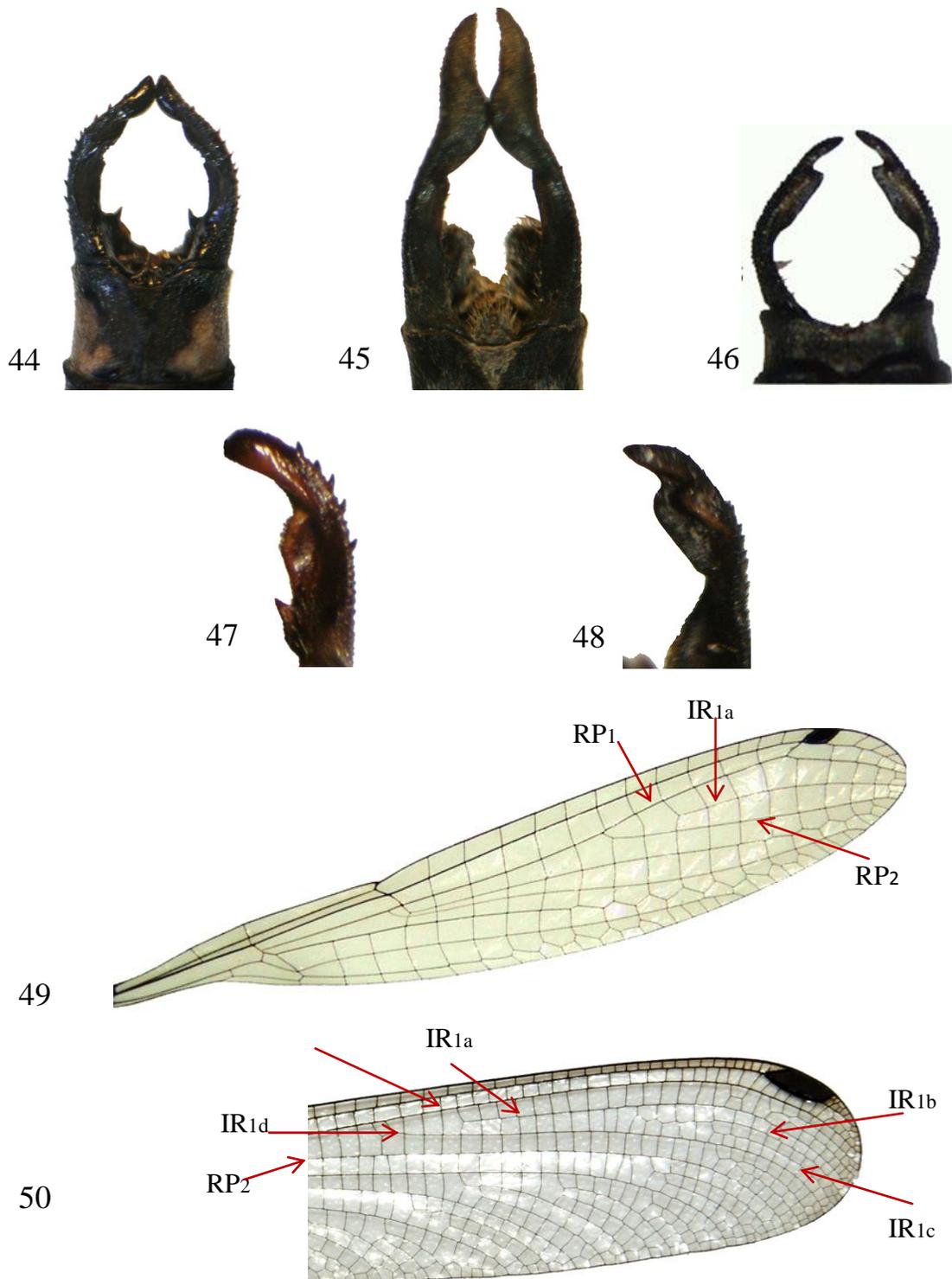
Figuras 26-29. Morfología general de Odonata. 26) Vista dorsal de la cabeza de un zygóptero (*Argia plana*), 27) vista dorsal de la cabeza de un anisóptero (*Rhionaeschna jalapensis*), 28) vista lateral angulada del tórax de un anisóptero (*Anax junius*), 29) vista lateral del abdomen de un anisóptero (*Anax junius*).



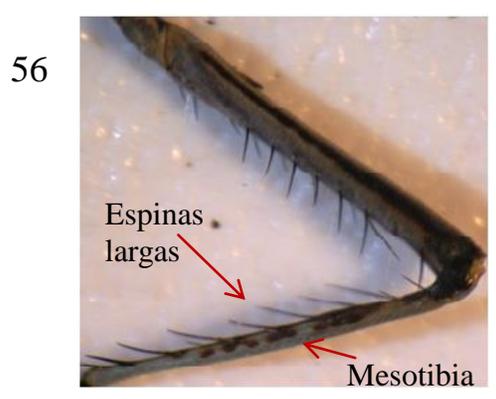
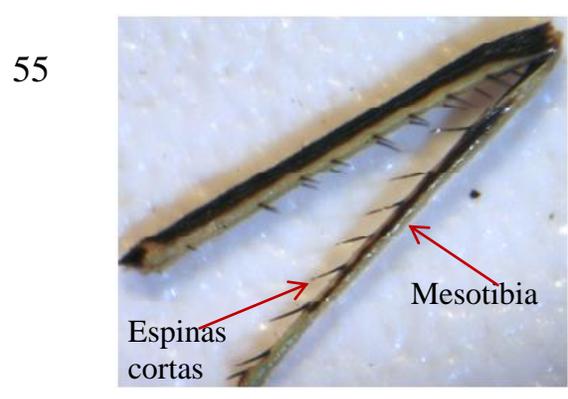
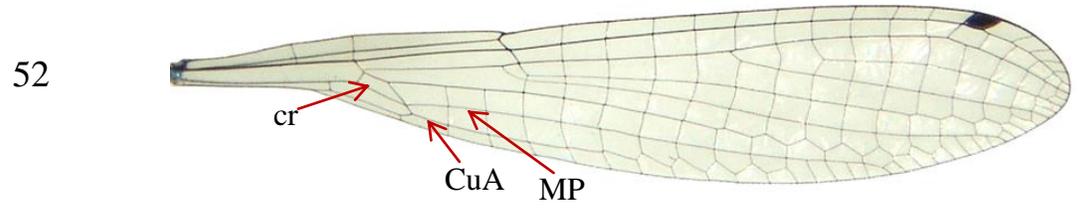
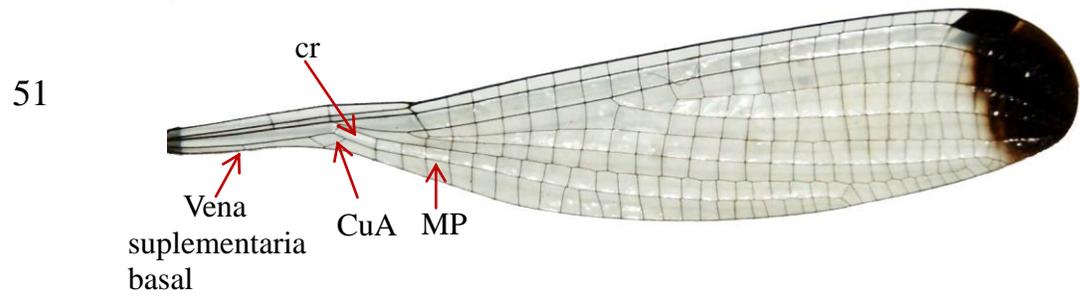
Figuras 30-39. 30-31. Detalles de las venas transversales antenodales (An) en las alas anterior y posterior. 30) *Hetaerina americana*, 31) *Enallagma praevarum*. 32-39. Apéndices abdominales de los machos de *Hetaerina*. 32-33) Vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. infecta*, 34-35) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. capitalis*, 36-37) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. cruentata*, 38-39) vista lateral y vista dorsolateral del apéndice superior derecho de *H. vulnerata*.



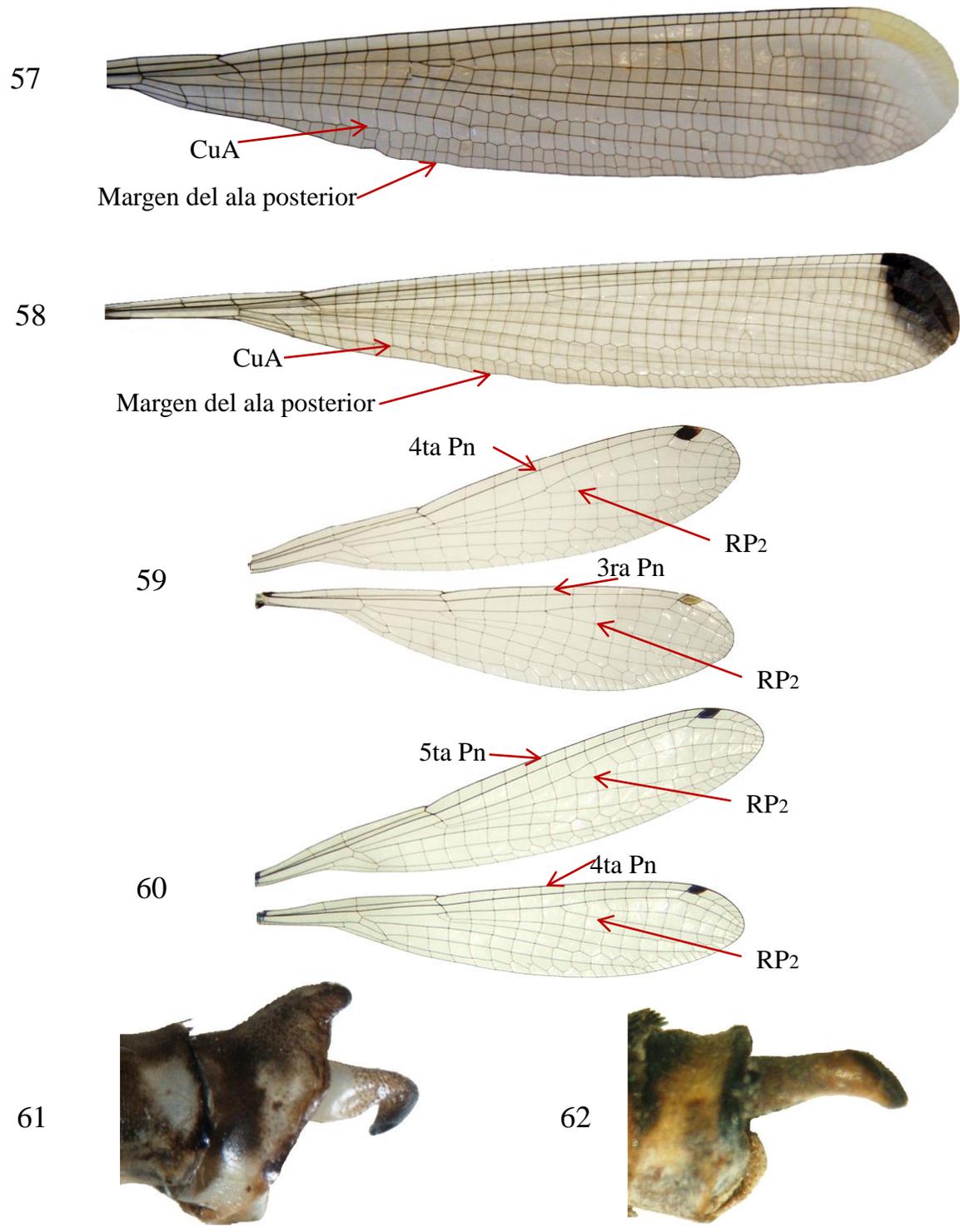
Figuras 40-43. 40-41. Detalles del árculo (arc), el nodo (N) y la vena RP_{3+4} . 40) Ala posterior de *Archilestes grandis*, 41) ala posterior de *Enallagma praevarum*. 42-43, detalles del cuadrángulo (cr) y de la distancia entre el nodo (N) y la vena IR_2 , 42) ala posterior de *A. grandis*, 43) ala posterior de *Lestes alacer*.



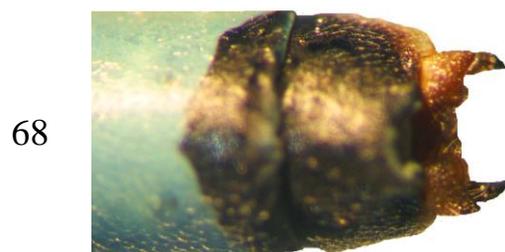
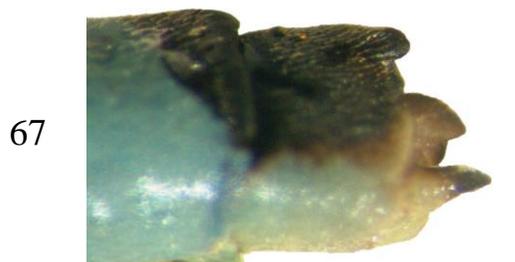
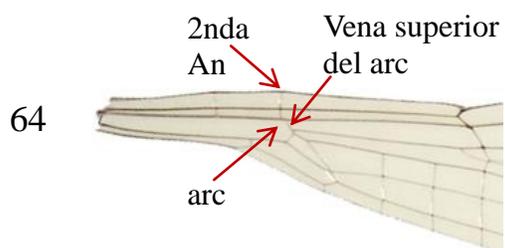
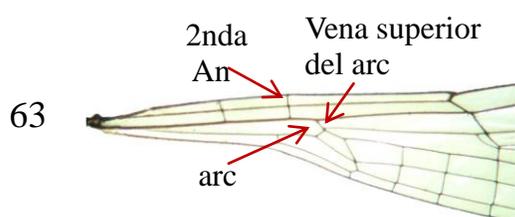
Figuras 44-50. 44-48. Detalles en vista dorsal de los apéndices abdominales superiores de los machos. 44) *Archilestes grandis*, 45) *A. regalis*, 46) *Paraphlebia zoe*, 47) vista dorso-ventral del apéndice abdominal derecho de *Lestes alacer*, 48) vista dorso-ventral del apéndice abdominal derecho de *P. zoe*. 49-50. Detalles de las venas intercalares (IR1) de la ala anterior. 49) *Enallagma praevarum*, 50) *P. zoe* (forma hialina) con la presencia de cuatro venas intercalares (IR1_{a-d}).



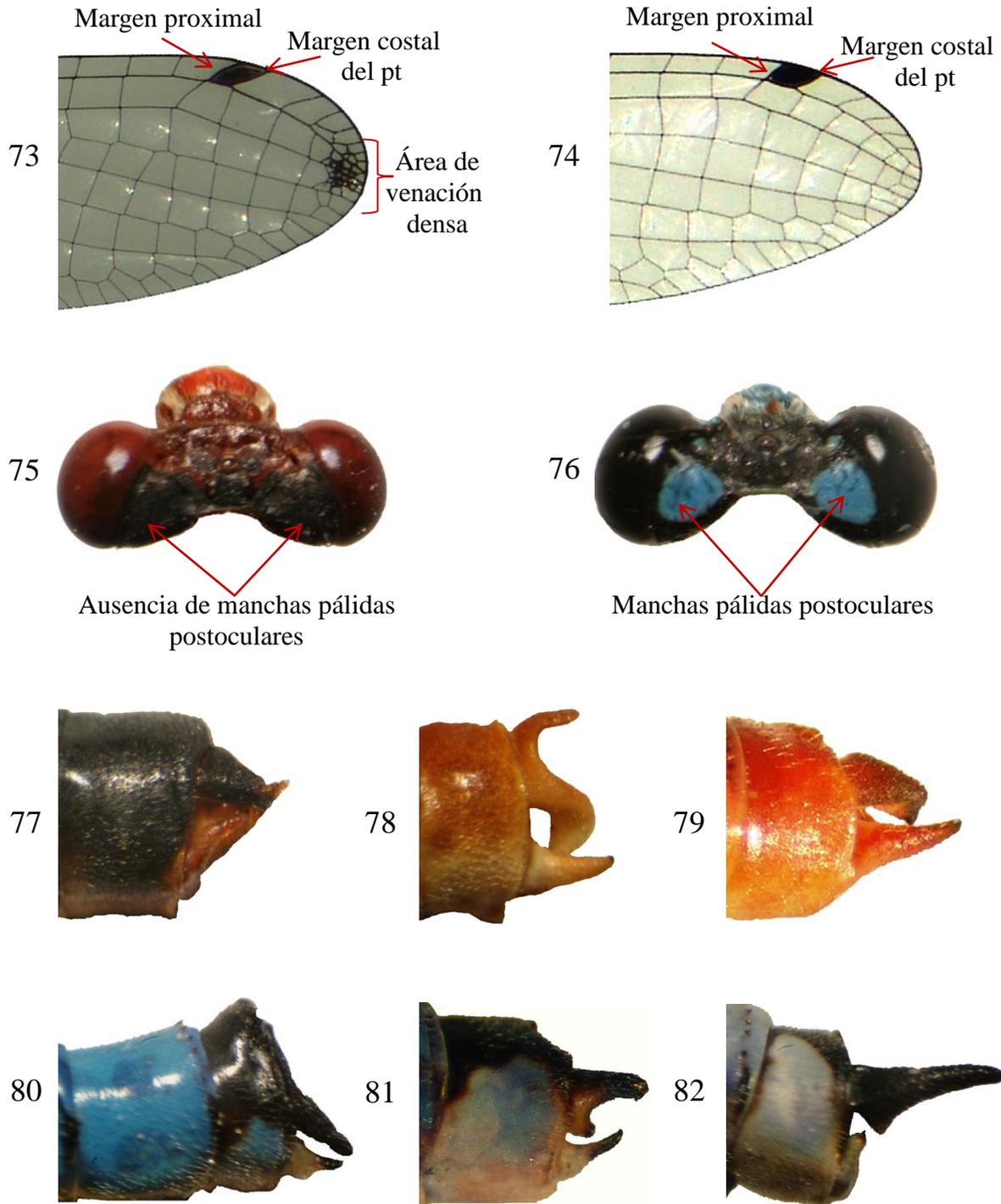
Figuras 51-56. 51-52. Detalles del cuadrángulo (cr), de la vena CuA y otras del ala anterior. 51) *Palaemnema paucicoba*, 52) *Enallagma praevarum*. 53-54. Detalles de los apéndices abdominales de *P. paucicoba*. 53) Vista lateral, 54) vista dorsal oblicua del cerco derecho. 55-56. Detalle de las espinas o cerdas de las mesotibias. 55) *E. praevarum*, 56) *Argia plana*.



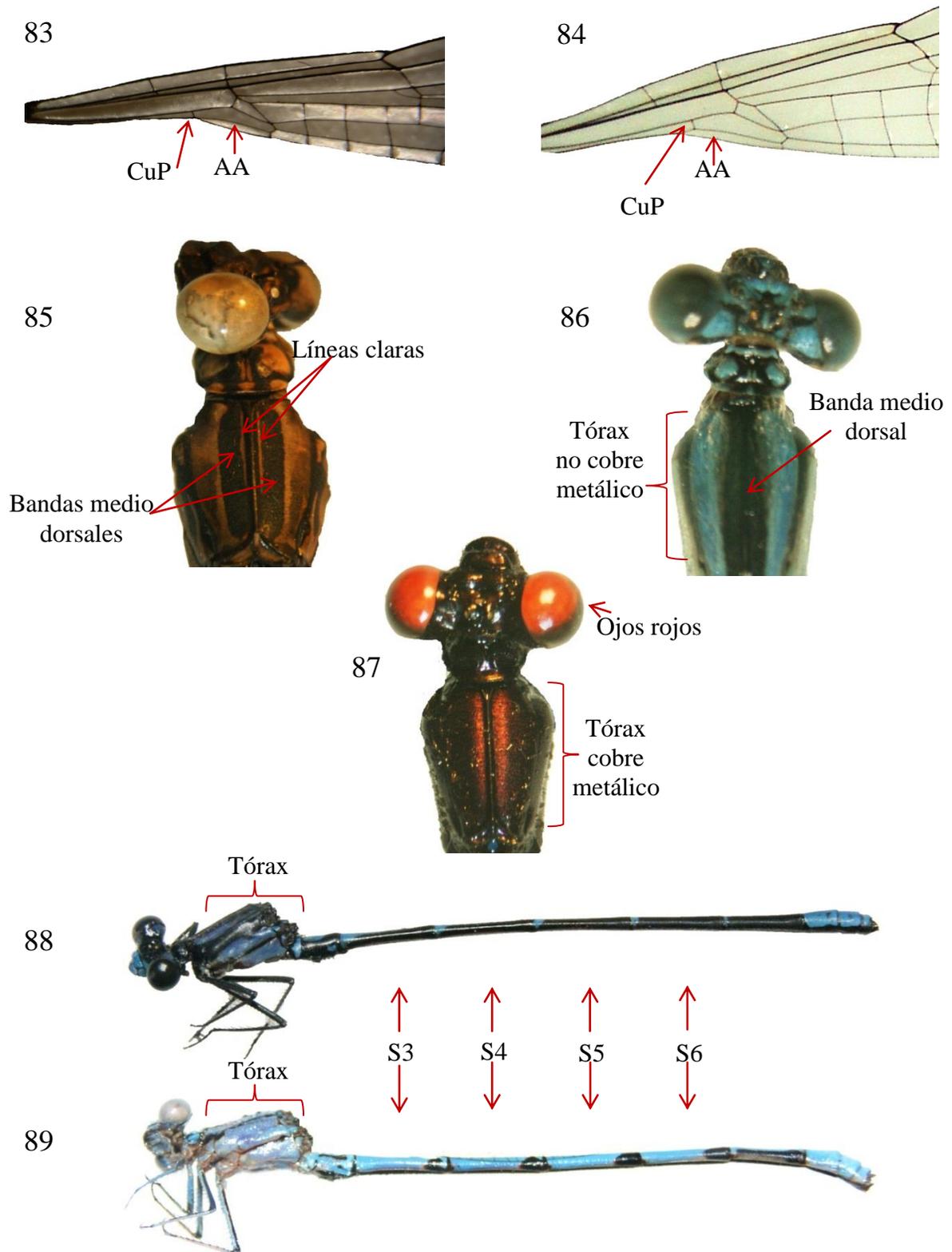
Figuras 57-62. 57-60. Detalles de las alas de la familia Coenagrionidae. 57) Filas de celdas entre CuA y el margen del ala posterior de *Pseudostigma aberrans*, 58) filas de celdas entre CuA y el margen del ala posterior de *Mecistogaster ornata*, 59) vena RP₂ al nivel de las Pn, en las alas anterior y posterior de *Ischnura denticollis*, 60) vena RP₂ al nivel de las Pn, en las alas anterior y posterior de *Enallagma praevarum*. 61-62, vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 61) *P. aberrans*, 62) *M. ornata*.



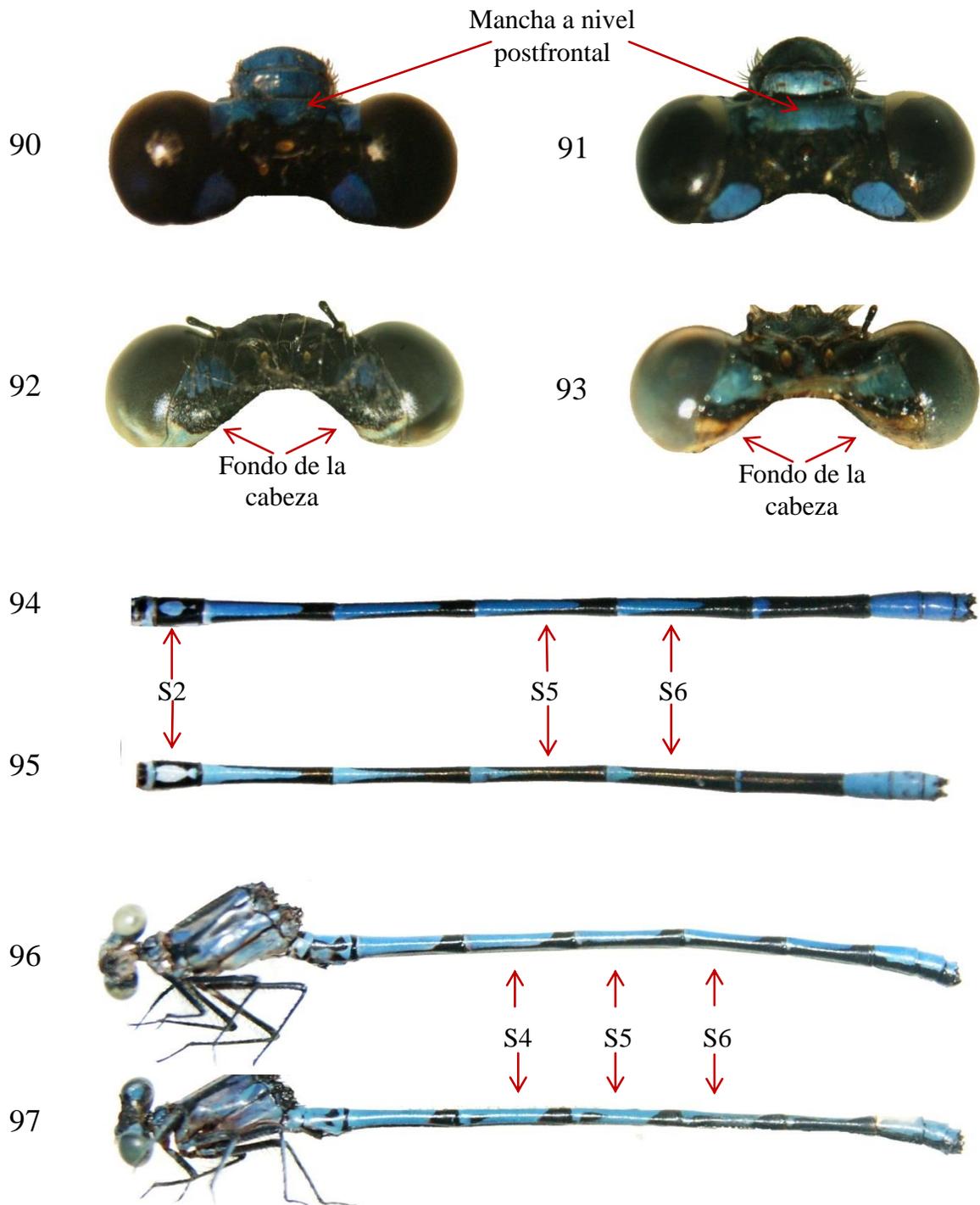
Figuras 63-72. 63-64. Detalles en las alas del origen del arc. 63) *Ischnura capreolus*, 64) *I. denticollis*. 65-72. Vista lateral y dorsal respectiva de los apéndices abdominales de los machos de las especies de *Ischnura*. 65-66) *I. capreolus*, 67-68) *I. ramburii*, 69-70) *I. denticollis*, 71-72) *I. demorsa*.



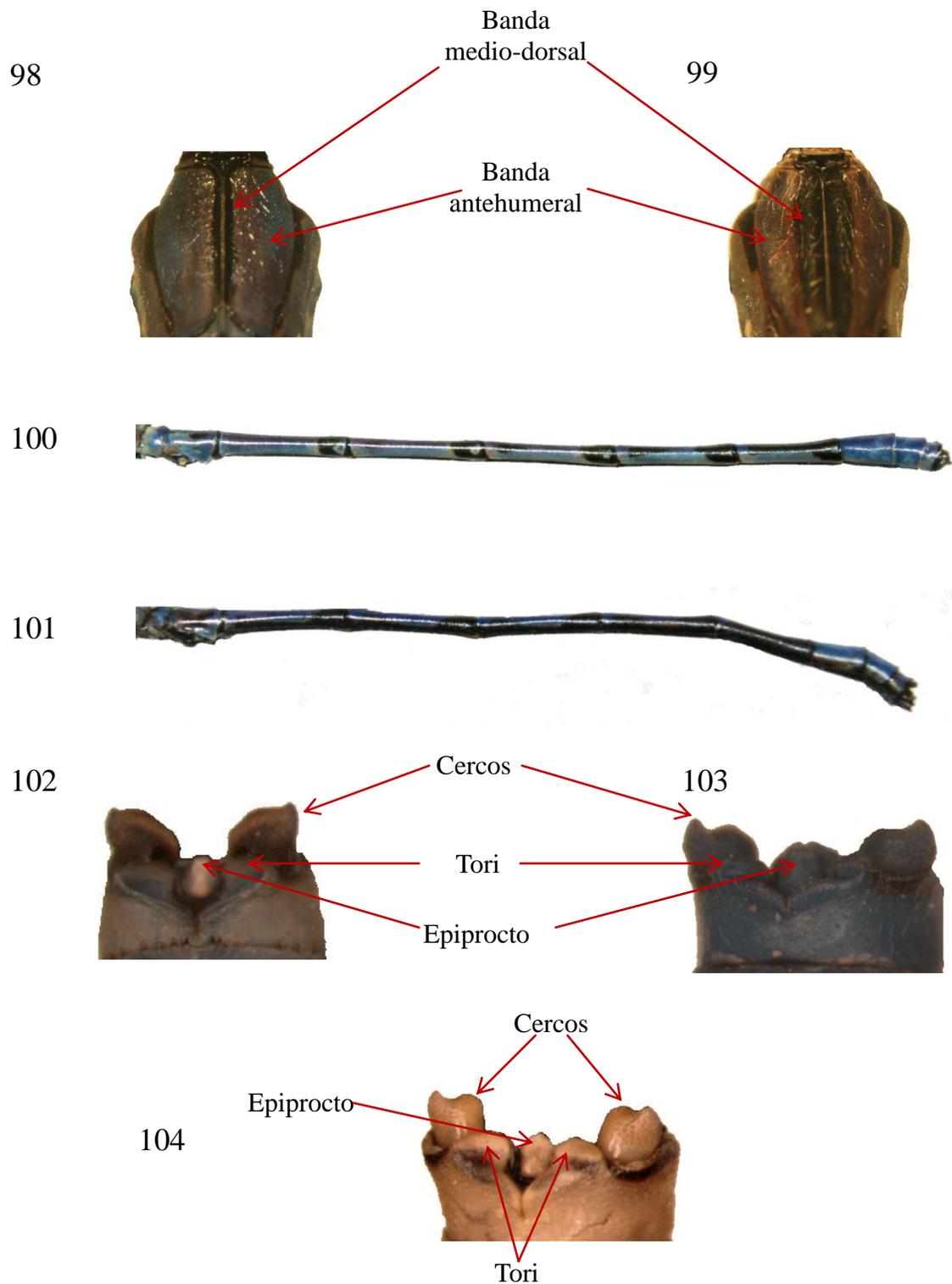
Figuras 73-82. 73-74. Detalles del pterostigma en alas posteriores. 73) *Apanisagrion lais*, 74) *Enallagma praevarum*. 75-76. Detalle de la ausencia y presencia de manchas postoculares en la cabeza. 75) *Telebasis salva*, 76) *Acanthagrion quadratum*. 77-82. Vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 77) *A. lais*, 78) *Hesperagrion heterodoxum*, 79) *T. salva*, 80) *A. quadratum*, 81) *E. praevarum*, 82) *E. semicirculare*.



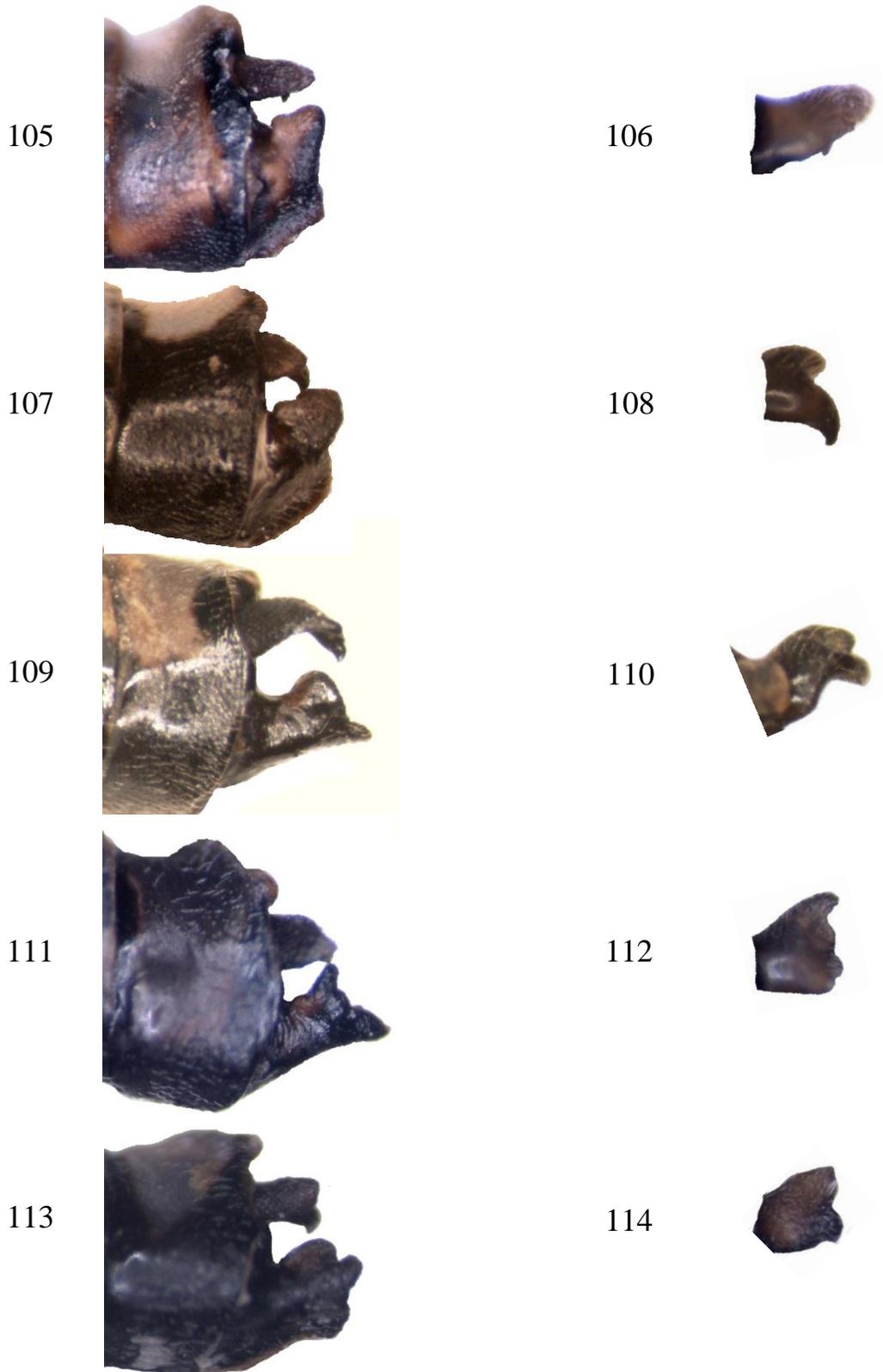
Figuras 83-89. 83-84. Detalle del origen de la vena AA respecto a la CuP. 83) *Acanthagrion quadratum*, 84) *Enallagma praevarum*. 85-87. Detalles en vista dorsal de los ojos y el tórax. 85) *Argia lugens*, 86) *A. anceps*, 87) *A. cuprea*. 88-89. Vista lateral del tórax y los segmentos abdominales de los machos. 88) *A. ulmea*, 89) *A. anceps*.



Figuras 90-97. 90-93. Detalles de las cabezas. 90) *Argia oculata*, 91) *A.* sp. grupo *oculata*, 92) *A. chelata*, 93) *A. anceps*. 94-95. Vista dorsal de los segmentos abdominales. 94) *A. oculata*, 95) *A.* sp. grupo *oculata*. 96-97. Vista lateral del tórax y detalles de los segmentos abdominales. 96) *A. chelata*, 97) *A.* sp. 1 grupo *plana*.



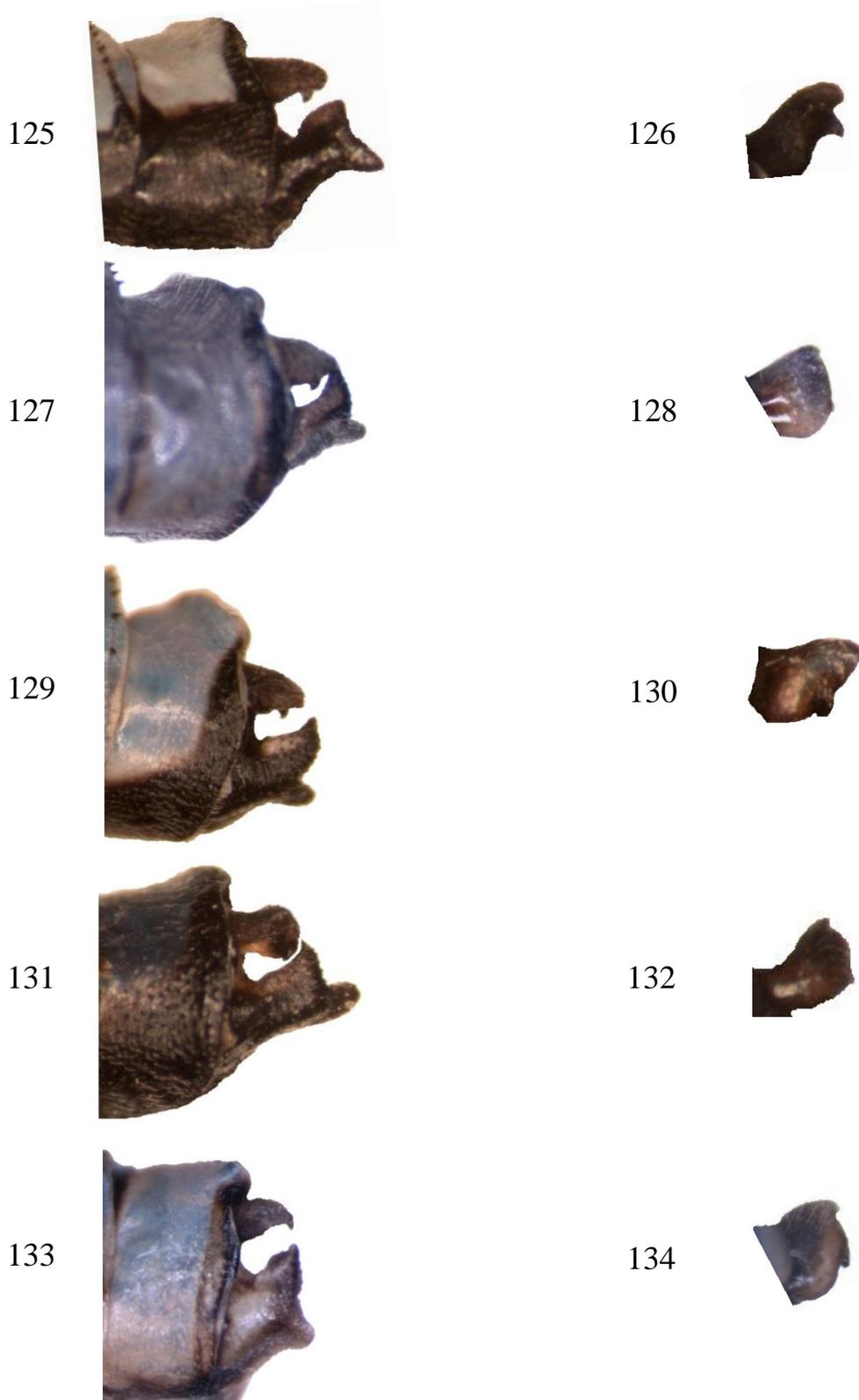
Figuras 98-104. 98-99. Vista dorsal del tórax. 98) *Argia munda*, 99) *A. plana*. 100-101. Vista lateral de los segmentos abdominales de los machos. 100) *A. plana*, 101) *A. sp. 2* grupo *plana*. 102-104. Vista dorsal del último segmento abdominal de los machos. 102) *A. tarascana*, 103) *A. lacrimans*, 104) *A. tonto*.



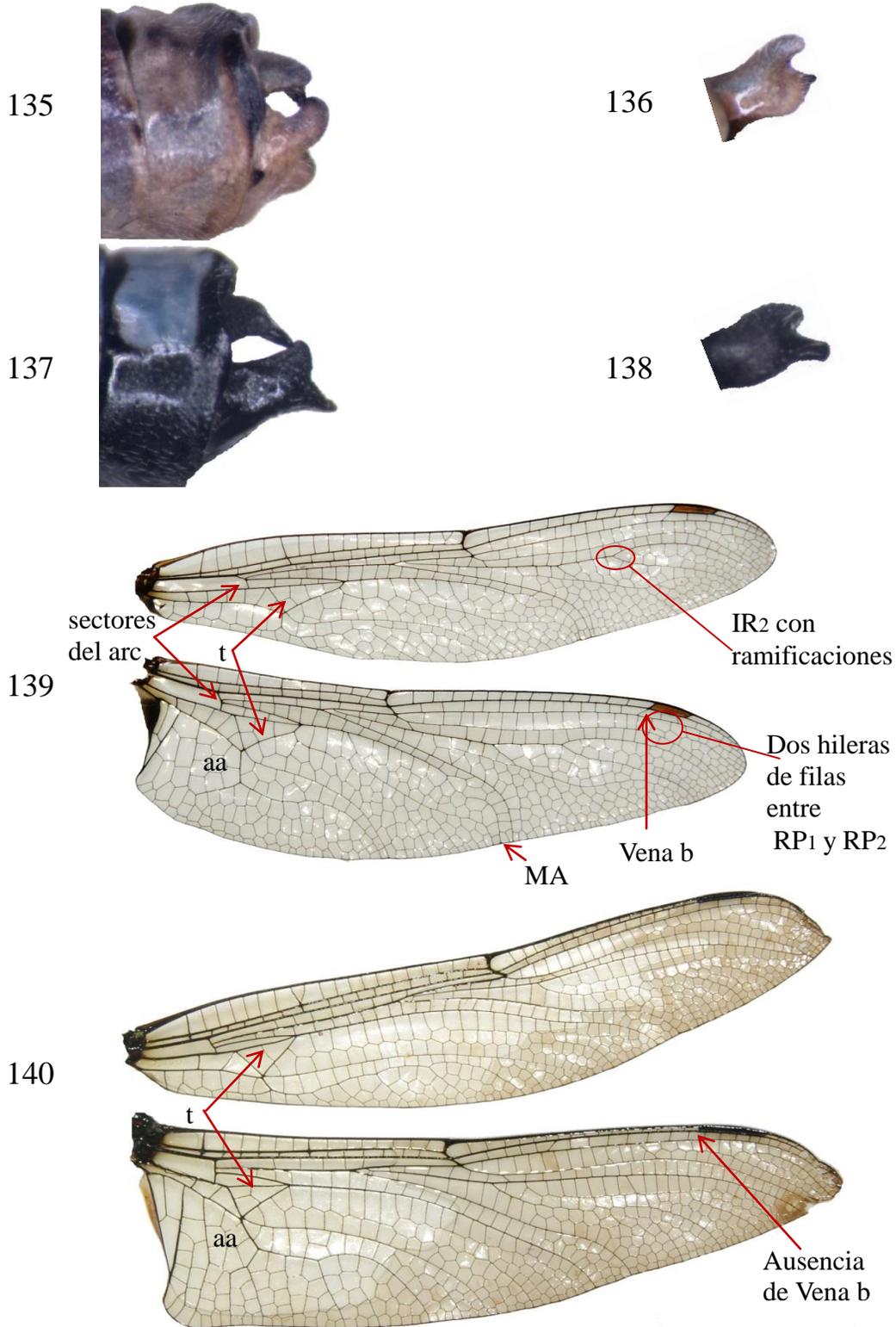
Figuras 105-114. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 105-106) *Argia anceps*, 107-108) *A. chelata*, 109-110) *A. cuprea*, 111-112) *A. extranea*, 113-114) *A. frequentula*.



Figuras 115-124. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 115-116) *Argia fumipennis violacea*, 117-118) *A. lacrimans*, 119-120) *A. lugens*, 121-122) *A. munda*, 123-124) *A. oculata*.



Figuras 125-134. Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 125-126) *Argia* sp. grupo *oculata*, 127-128) *A. plana*, 129-130) *A. sp.1* grupo *plana*, 131-132) *A. sp. 2* grupo *plana*, 133-134) *A. tarascana*.



Figuras 135-140. 135-138, Vista lateral del último segmento abdominal de los machos y vista postero-dorsal del cerco derecho respectivamente. 135-136) *Argia tonto*, 137-138) *A. ulmeca*. 139-140. Detalles de las alas anterior y posterior. 139) *Rhionaeschna psilus*, 140) *Cordulegaster diadema*.

141



142



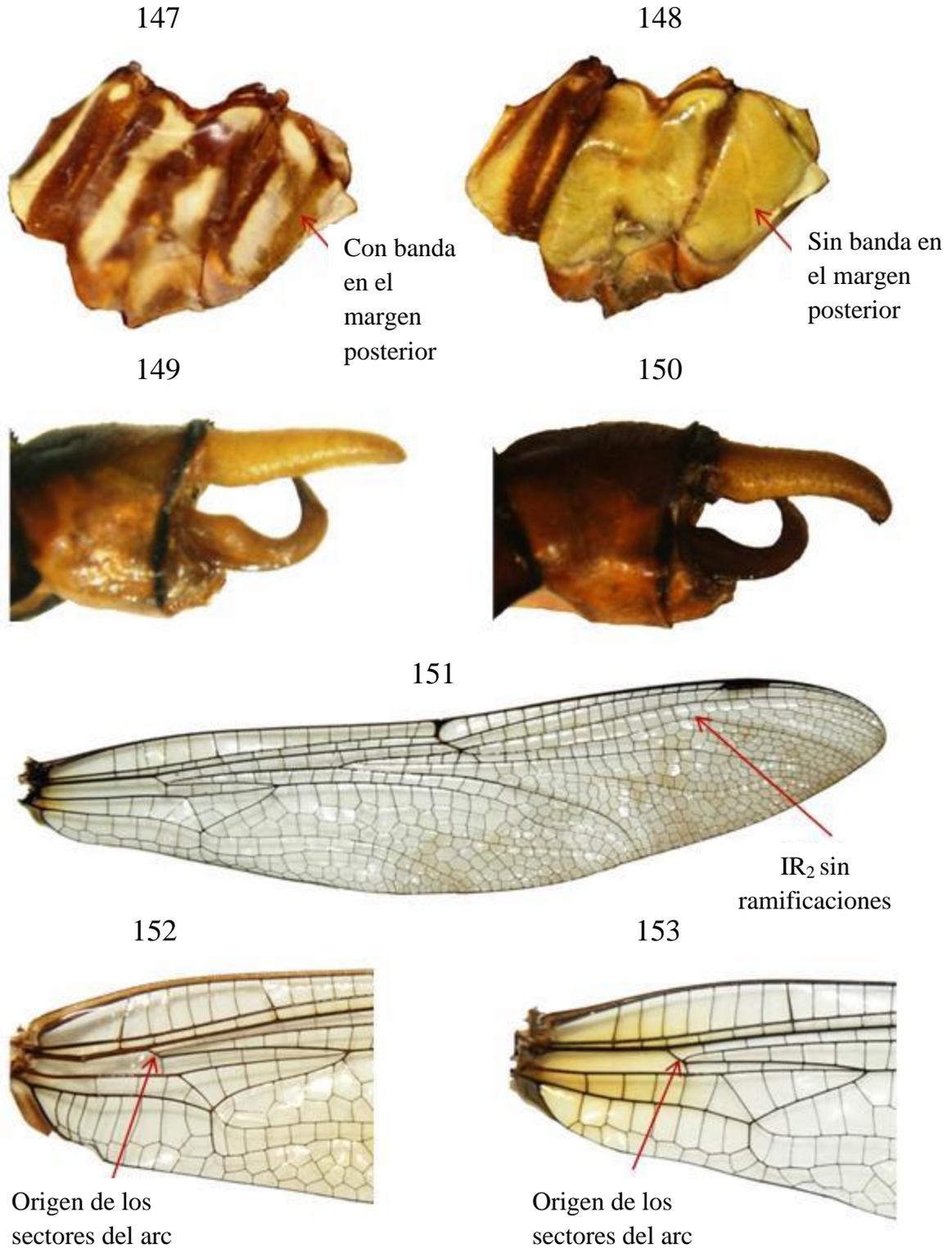
143



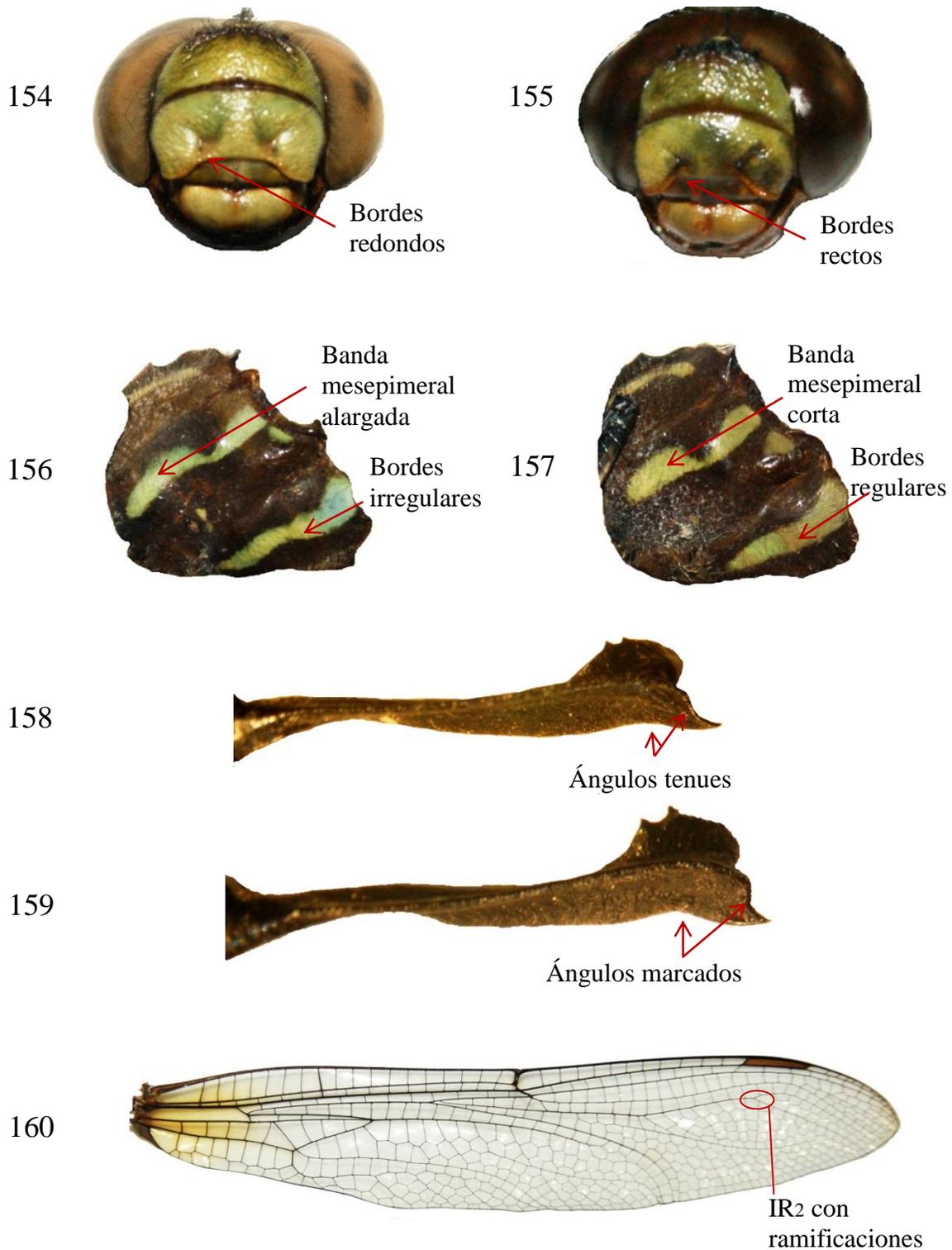
144



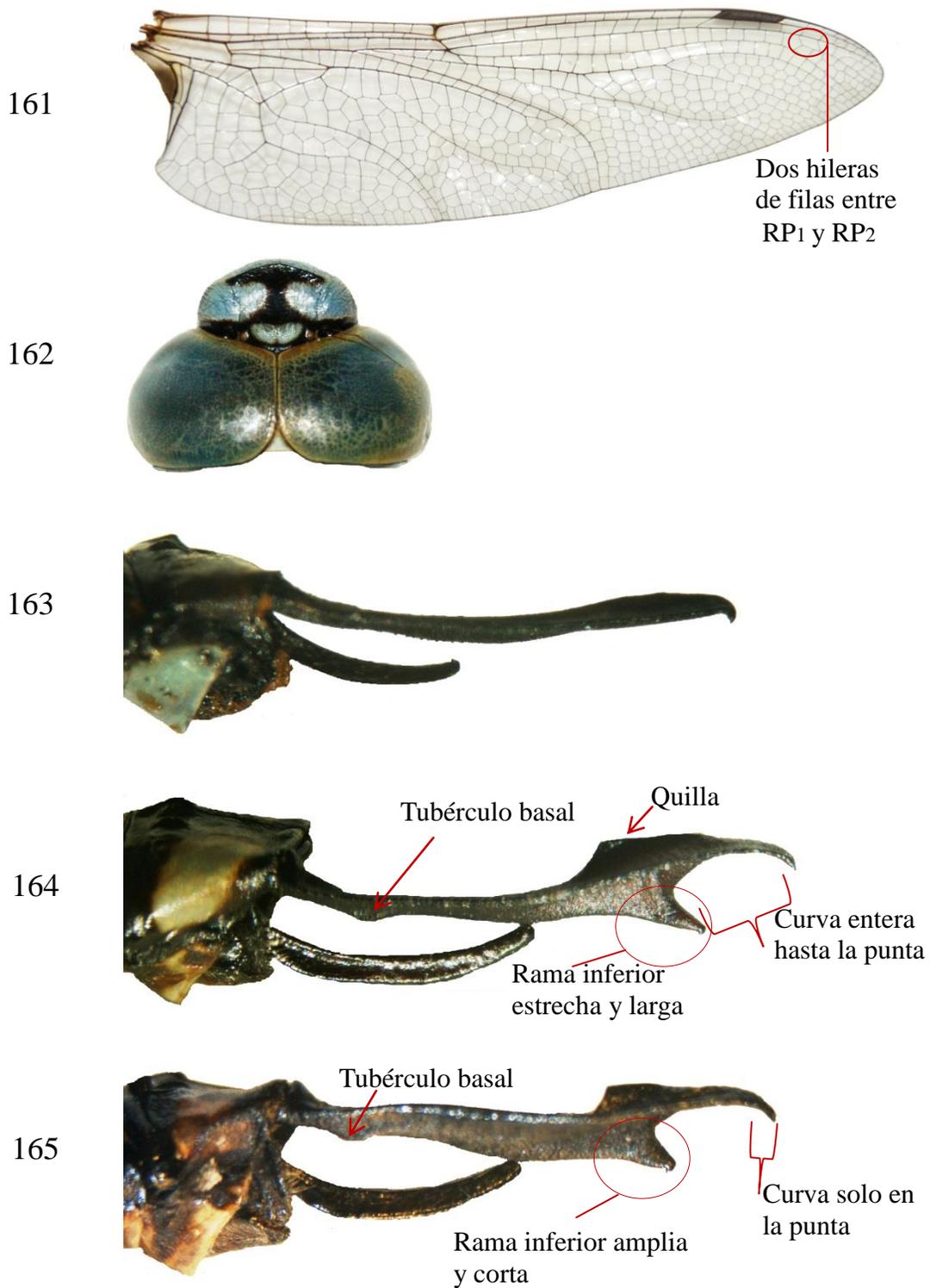
Figuras 141-146. 141-142. Detalles de la ubicación de los ojos. 141) *Erpetogomphus elaps*, 142) *Cordulegaster diadema*. 143-144. Vista lateral de los apéndices y del último segmento abdominal de los machos. 143) *C. diadema*, 144) *Phyllogomphoides suasus*. 145-146. Detalles de las alas anteriores. 145) *P. suasus*, 146) *E. elaps*.



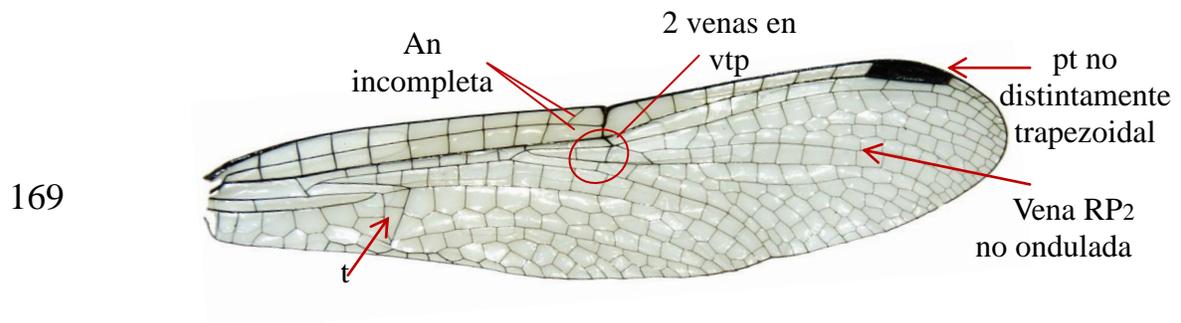
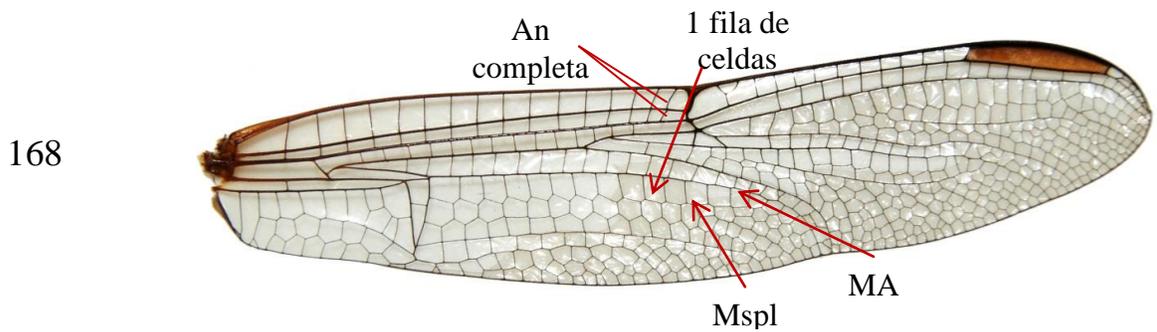
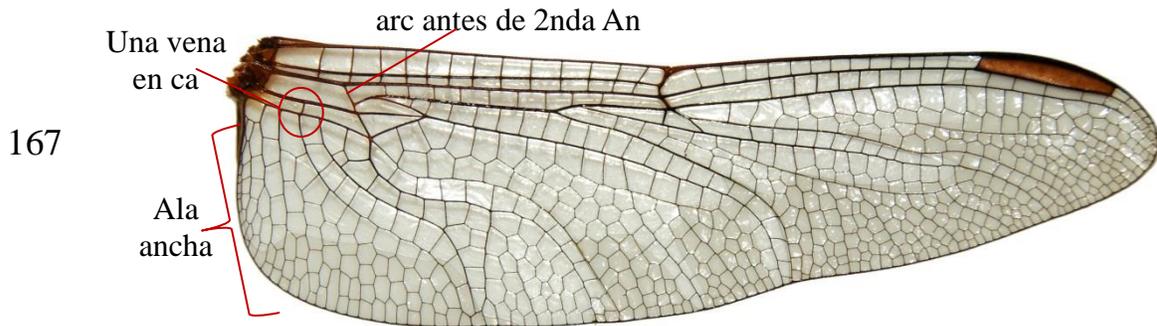
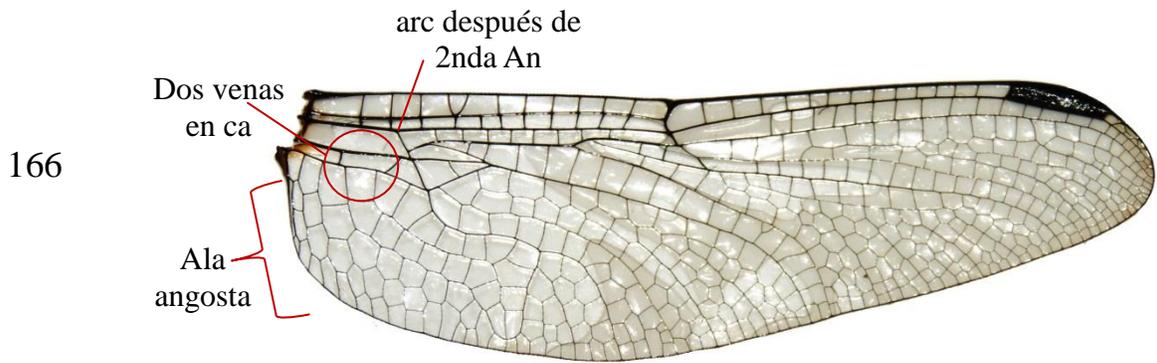
Figuras 147-153. 147-148. Detalles de las bandas laterales del tórax. 147) *Erpetogomphus erici* (foto R. Novelo, 2014), 148) *E. elaps*. 149-150. Vista lateral de los apéndices y del último segmento abdominal de los machos. 149) *E. elaps*, 150) *E. liopeltis*. 151-153. Detalles de las alas anteriores. 151) *Oplonaeschna armata*, 152) *Anax junius*, 153) *Remartinia luteipennis*.



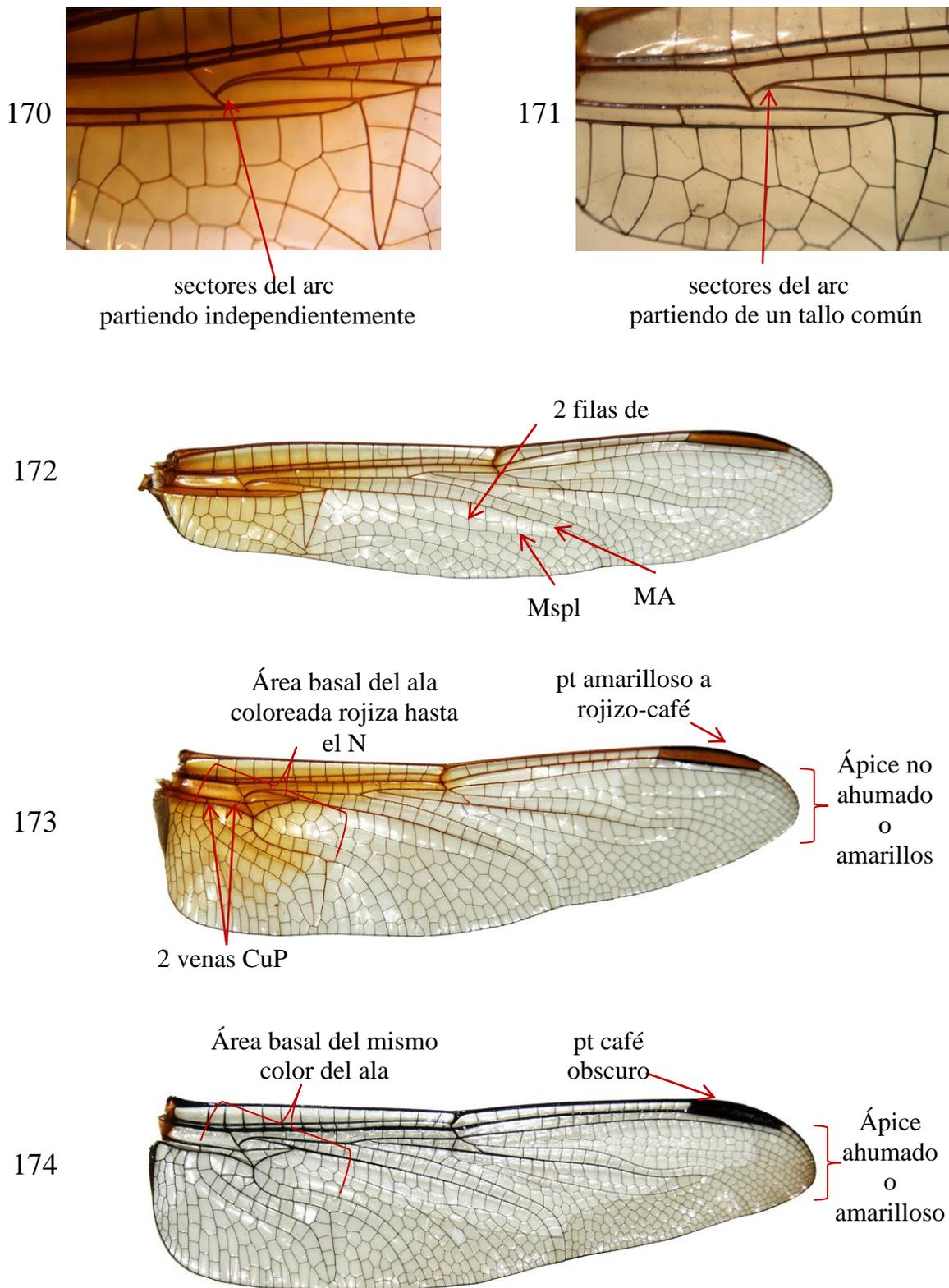
Figuras 154-160. 154-159. Detalles de la parte frontal de la cabeza, vista lateral del tórax y vista lateral de los apéndices abdominales superiores de los machos, respectivamente. 154, 156, 158) *Oplonaeschna armata*, 155, 157, 159) *O. sp. aff. magna*. 160) Detalles de IR2 del ala anterior de *Remartinia luteipennis*.



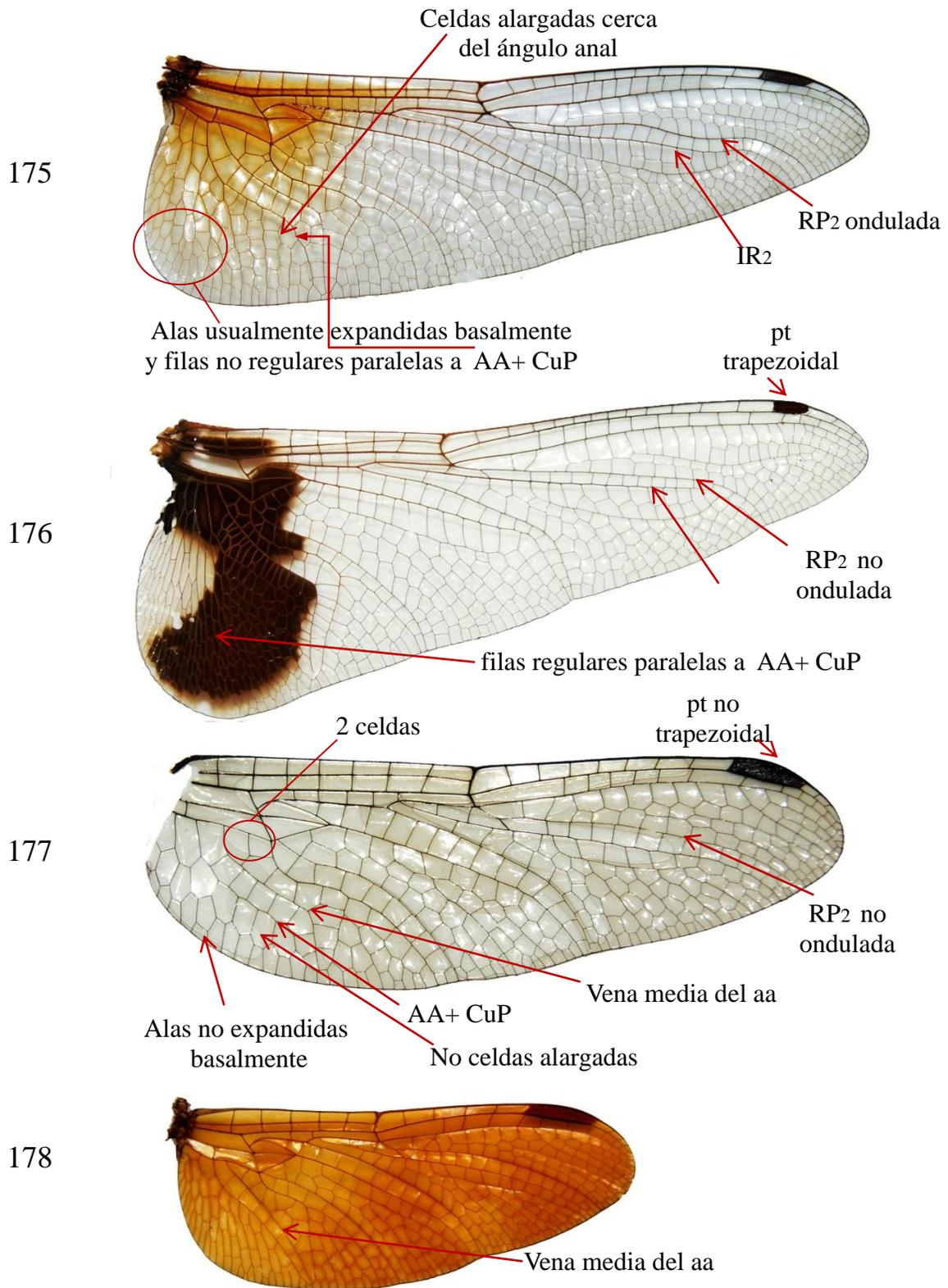
Figuras 161-165. 161-162. *Rhionaeschna multicolor*. 161) Detalles de la ala posterior, 162) mancha frontal. 163-165. Vista lateral de los apéndices abdominales de los machos. 163) *R. psilus*, 164) *R. multicolor*, 165) *R. jalapensis*.



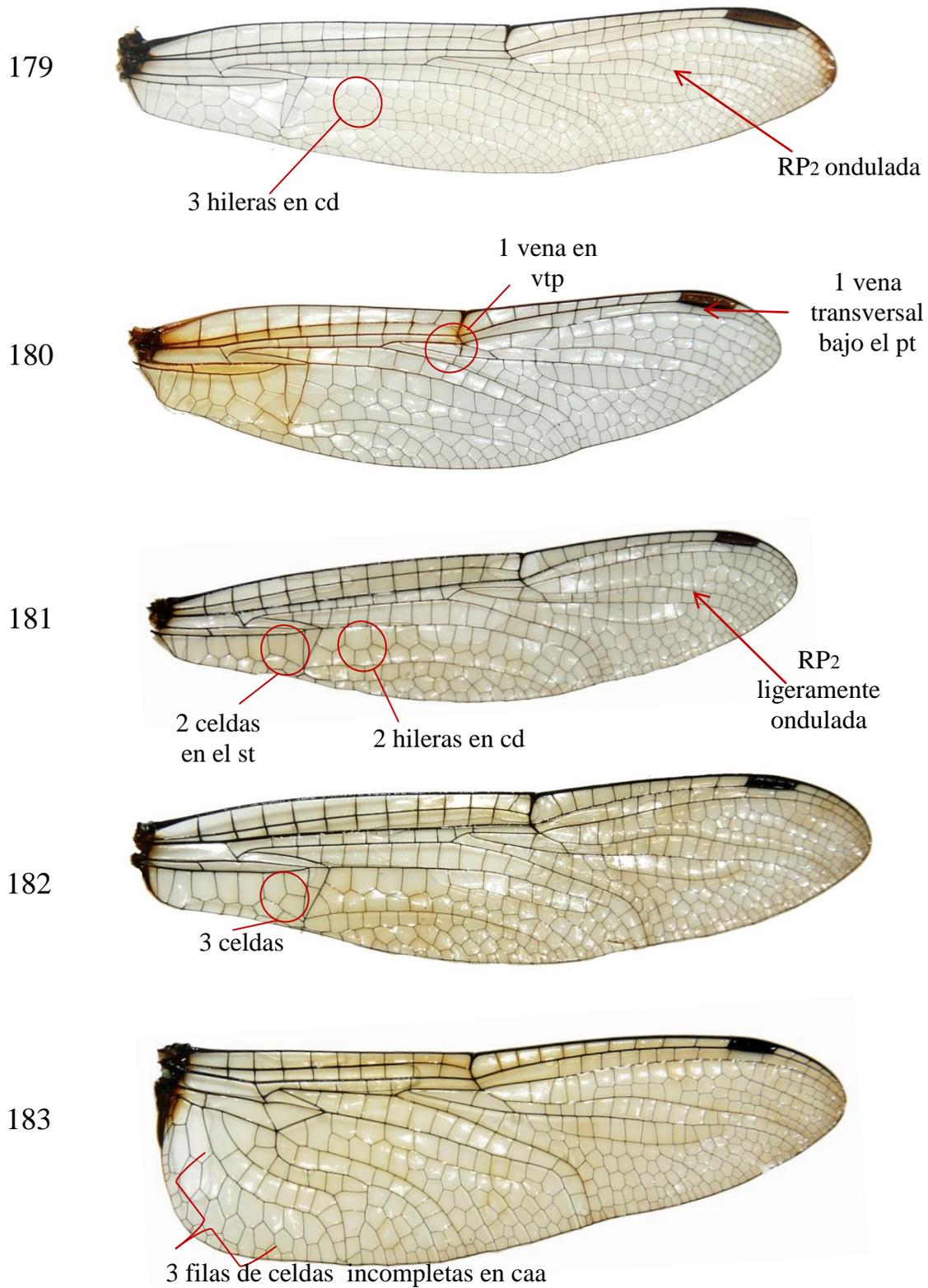
Figuras 166-169. 166-167. Detalles en las alas posteriores. 166) *Cannaphila vibex*, 167) *Orthemis discolor*. 168-169. Detalles en las alas anteriores. 168) *O. discolor*, 169) *C. vibex*.



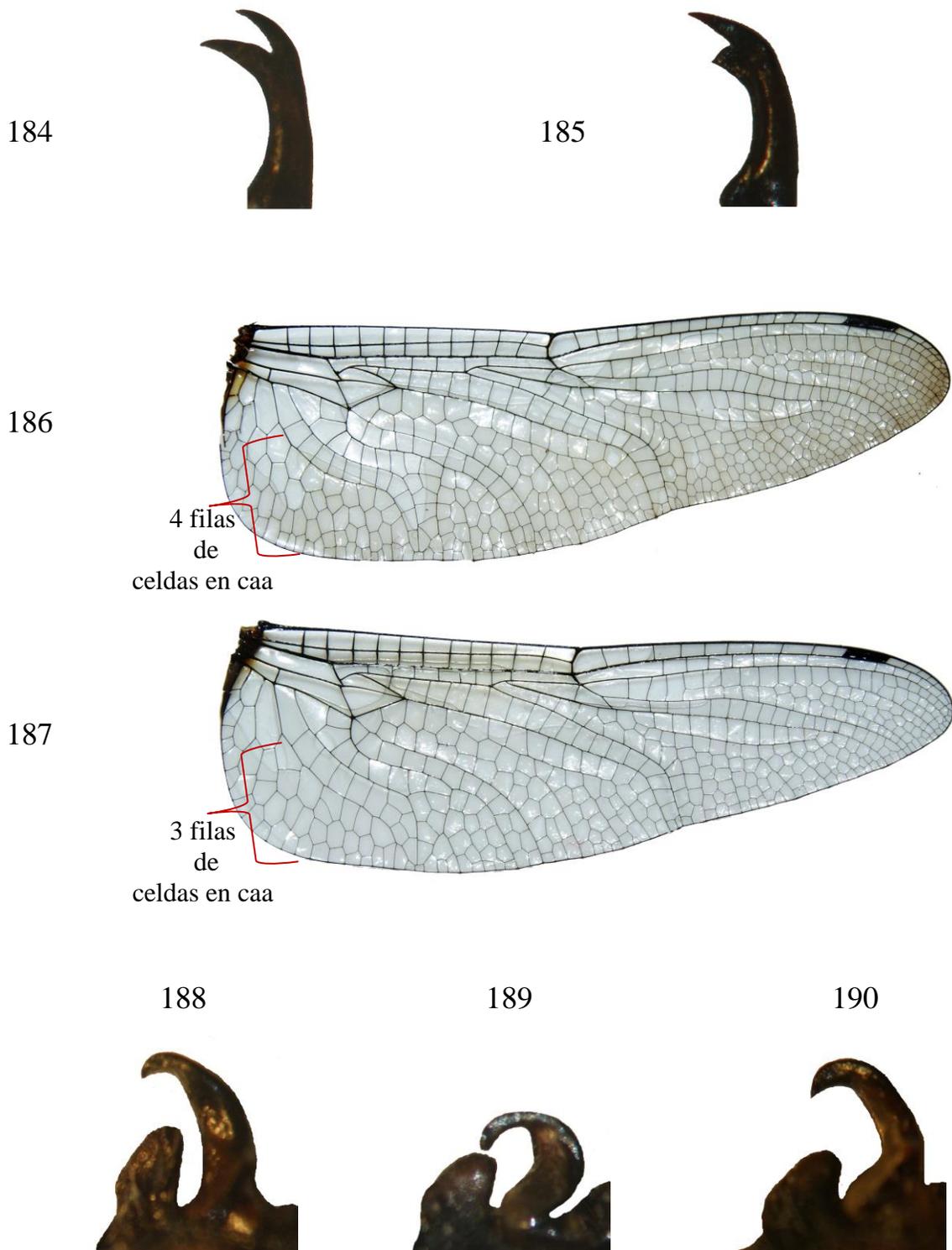
Figuras 170-174. 170-171. Detalles en la parte basal de las alas anteriores. 170) *Libellula croceipennis*, 171) *Orthemis discolor*. 172-173) Detalles en la ala anterior y posterior de *L. croceipennis*. 174) Detalle en el ala posterior de *L. herculea*.



Figuras 175-178. Detalles en las alas posteriores. 175) *Paltothermis lineatipes*, 176) *Tramea* sp., 177) *Micrathyria didyma*, 178) *Perithemis domitia*.



Figuras 179-183. 179-182. Detalles en las alas anteriores. 179) *Dythemis nigrescens*, 180) *Sympetrum illotum*, 181) *Macrothemis pseudimitans*, 182) *Brechmorhoga vivax*. 183) Detalle de la ala posterior de *B. vivax*.



Figuras 184-190. 184-185. Detalles de las uñas. 184) *Macrothemis pseudimitans*, 185) *Brechmorhoga vivax*. 186-187. Detalles de las alas posteriores. 186) *B. latialata*, 187) *B. pertinax*. 188-190. Detalles de los hamules. 188) *B. pertinax*, 189) *B. vivax*, 190) *B. tepeaca*.

7.3. Diversidad alfa (α) para cada localidad de estudio

El modelo de Clench tuvo un buen ajuste por el método de Simplex y Quasi-Newton, resultando coeficientes de determinación (R^2) para los ocho sitios individuales cercanos a uno (Cuadro 5). La riqueza de especies y los porcentajes de completitud de los inventarios según la función de Clench fueron variables, HUA y TEP presentaron inventarios por encima o cerca del 80%; ZAC y CHA tuvieron poco más del 70%; MOL, TEN y TLA apenas sobrepasaron el 60%; y MIS entre 50 y 60% (Cuadro 5). Los estimadores no paramétricos Chao2 y Jack2 sugieren que al menos seis localidades presentaron inventarios por arriba del 70% y solo dos por debajo MIS y ZAC. En general se observa que cada localidad es un caso particular de acuerdo a los resultados (Cuadro 5), lo que implica que cada una tiene que ser analizada de manera individual como se realiza a continuación.

Cuadro 5. Riqueza de especies observada y esperada. Porcentaje de completitud de los inventarios con dos estimadores no paramétricos y la función de Clench. Coeficiente de determinación (R^2) de ajuste del método Simplex y Quasi Newton al modelo de la función de Clench en cada una de las localidades y en la región. *BMMR = bosques mesófilos de montaña de la región, que es la suma de los muestreos en las ocho localidades. El significado de las abreviaciones de las localidades se incluyen en el Cuadro 1.

Localidades	<u>Riqueza de especies observada</u>		<u>Riqueza de especies esperada</u>			<u>Porcentaje de completitud del inventario</u>			R^2
	Total	Solo adultos	Chao 2	Jack 2	Función de Clench a/b	Chao 2	Jack 2	Función de Clench a/b	
MIS	25	24	49	40	45	51	63	56	0.9996
CHA	21	21	22	24	30	95	88	71	0.9930
TEP	20	18	23	25	25	87	80	80	0.9977
TLA	25	23	30	33	42	83	76	60	0.9992
MOL	12	11	14	16	19	86	75	63	0.9988
ZAC	20	20	34	30	28	60	67	72	0.9947
HUA	16	13	15	16	19	94	99	83	0.9950
TEN	10	8	14	14	16	71	71	62	0.9980
*BMMR	60	55	86	92	80	71	66	76	0.9977
	y 7 morfos	y 6 morfos							

7.3.1. Los Naranjos (MIS)

Es una de las localidades, junto con TLA, donde se encontró la mayor riqueza con 25 especies distribuidas en seis familias y 14 géneros, de las cuales 24 fueron colectadas en estado adulto (una de éstas también en larva) y una sólo en estado de larva. La diversidad alfa en época de secas fue de 18 especies y 14 en lluvias (sin contar la larva de *Erpetogomphus liopeltis* que emerge en lluvias) (Cuadro 6).

La familia mejor representada fue Coenagrionidae con 11 especies y Libellulidae con cuatro, mientras que Lestidae y Aeshnidae incluyeron sólo dos especies. El género más común fue *Argia* con seis especies y una morfoespecie distinta, seguido de *Hetaerina* con tres especies; en esta localidad se encontraron dos de los nuevos registros para el estado de Hidalgo: *Mecistogaster ornata* y *Pseudostigma aberrans*; además de una probable nueva especie de *Argia* del grupo *oculata*.

Todas las especies de las familias Aeshnidae y Gomphidae encontradas en este sitio poseen una marcada estacionalidad, pues su desarrollo como adulto sólo es en una época determinada. Las especies con valores más elevados de frecuencia de captura o detección (Fc) fueron: *Argia anceps*, *A. extranea*, *A. oculata* y *A. ulmeca* presentes en todas las colectas con densidad elevada. Las especies con menor Fc fueron *Argia plana*, *Argia* sp. grupo *oculata*, *Erpetogomphus elaps*, *Lestes alacer*, *Pseudostigma aberrans* y *Rhionaeschna multicolor* con apenas un organismo capturado de cada una (Cuadro 6).

A pesar de que esta localidad tuvo la mayor riqueza específica junto con TLA, la completitud del inventario fue inferior al de los demás sitios estudiados, según el modelo de Clench y dos índices no paramétricos (Cuadro 5). De acuerdo con los parámetros de la función de Clench, si se deseará conocer el 95% de la odonatofauna del lugar, sería necesario realizar 63 muestreos más, para incrementar el número de especies un 39%. En esta localidad es muy probable que se pueda llegar a encontrar aproximadamente entre 40 y 50 especies, incluyendo especies raras y turistas, de acuerdo con la información de los muestreos realizados en el periodo de estudio, sin que esto indique que todos los años y épocas sea lo mismo (Halffter y Moreno, 2005).

Las probables causas de los bajos valores de completitud estimados, pueden tener varias explicaciones, por ejemplo: 1) en este sitio se encontró un alto número de especies raras (*sensu* Halffter y Moreno, 2005), lo que concuerda con lo expresado por otros autores (Hubbell y Foster, 1986; Rabinowitz *et al.*, 1986) en el sentido de que la abundancia de especies raras parece ser mayor en los bosques tropicales y transiciones; y 2) la heterogeneidad espacial fue muy marcada en este sitio, pues representa una transición entre bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio en un gradiente altitudinal de cerca de 400 m, lo que posiblemente está asociado a la aparición continua de nuevas especies en el inventario, algunas muy estacionales y otras con refugios temporales de supervivencia (Kalkman *et al.*, 2008).

La alta riqueza de especies en MIS puede deberse a varios factores, entre ellos a la heterogeneidad ya mencionada, una prueba de ello puede ser la presencia de *Mecistogaster ornata* y *Pseudostigma aberrans*. Adicionalmente la presencia de especies que son comunes en otras provincias biogeográficas como *Rhionaeschna multicolor*, que ciertos fenómenos físicos, corrientes de aire y agua, fenómenos demográficos y condiciones orográficas las favorecen (*sensu* Halffter y Moreno, 2005). Por otra parte, la perturbación antrópica es una variable que puede estar interfiriendo en la odonatofauna del sitio, dado que a simple vista era evidente que porciones de bosque convertidos en tierras de cultivo, donde penetra la luz debido al derribo de árboles y se forman claros en los ríos que promueven que las especies de otros lugares pueden tener una expansión por las nuevas condiciones. Sin embargo, es complejo conocer los efectos de las perturbaciones antrópicas, porque existen diferencias en el nivel de la escala (espacio-tiempo) en que ocurren (*sensu* Haila, 2002; Halffter y Moreno, 2005).

Cuadro 6. Especies presentes en Los Naranjos (MIS). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc	
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A	SE-LL	0.0536	
	<i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861	A	SE	0.0030	
Calopterygidae	<i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873	A	LL	0.0060	
	<i>H. cruentata</i> (Rambur, 1842)	A	SE-LL	0.0714	
	<i>H. infecta</i> Calvert, 1901	A	LL	0.0089	
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.0238	
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE-LL	0.3988	
	<i>A. extranea</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.1548	
	<i>A. oculata</i> Hagen in Selys, 1865	A	SE-LL	0.0804	
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE	0.0030	
	<i>A. tarascana</i> Calvert, 1902	A	LL	0.0089	
	<i>A. ulmea</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.1369	
	<i>Argia</i> sp. grupo <i>oculata</i>	A	LL	0.0030	
	<i>Mecistogaster ornata</i> Rambur, 1842	A	SE	0.0060	
	<i>Pseudostigma aberrans</i> Selys, 1860	A	SE	0.0030	
	<i>Telebasis salva</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0089	
	Aeshnidae	<i>Rhionaeschna multicolor</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0030
		<i>R. psilus</i> (Calvert, 1947)	A	SE	0.0089
Gomphidae	<i>Erpetogomphus elaps</i> Selys, 1858	A	LL	0.0238	
	<i>E. liopeltis</i> Garrison, 1994	L	SE	0.0030	
	<i>Phyllogomphoides suasus</i> (Selys, 1859)	A-L	LL	0.0089	
Libellulidae	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE-LL	0.0786	
	<i>L. herculea</i> Karsch, 1889	A	SE	0.0060	
	<i>Macrothemis pseudimitans</i> Calvert, 1898	A	SE	0.0060	
	<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	A	SE	0.0089	

7.3.2. El Infiernillo (CHA)

La diversidad alfa del sitio es de 21 especies, distribuidas en 10 géneros y seis familias, de las cuales todas fueron colectadas en estado adulto y dos de ellas se encontraron en etapa de larva. La diversidad alfa en la época de secas fue de 11 y en la de lluvias de 21 especies (Cuadro 7).

La familia mejor representada fue Coenagrionidae con seis especies y dos morfoespecies; seguida por Libellulidae con seis especies, mientras que las familias menos

representadas fueron Aeshnidae y Platystictidae con una especie; ésta última sólo se encontró en esta localidad. El género más común fue *Argia* con cinco especies y dos morfoespecies, seguido de *Hetaerina* con tres especies; en esta localidad se encontraron tres nuevos registros para el estado de Hidalgo: *Argia frequentula*, *Brechmorhoga tepeaca*, *Palaemnema paulicoba*, además de una nueva especie para la ciencia de *Argia* del grupo *plana*. La familia Platystictidae presentó una estacionalidad marcada a finales de agosto y principios de septiembre, en el caso de *Archilestes regalis* y *Hetaerina capitalis* también se encontraron en ese periodo de tiempo.

Las especies con valores más elevados de frecuencia de captura o detección (Fc) fueron *Argia ulmeca*, *A. cuprea* (con poblaciones en reproducción a finales de marzo), *Hetaerina infecta* y *Archilestes grandis*; mientras que las especies raras, con un espécimen capturado fueron *Argia* sp. 1 grupo *plana*, *A. frequentula*, *Hetaerina capitalis* y *Libellula herculea* (Cuadro 7).

Dicha localidad fue la tercera en mayor riqueza específica, solo por debajo de MIS y TLA. La completitud del inventario de este lugar fue alta, según el modelo de Clench y los dos índices no paramétricos (Cuadro 5); en general se identificaron pocas especies raras (*sensu* Halffter y Moreno, 2005). En este sitio se encontró también una alta heterogeneidad espacial, debido a que constituye la transición entre bosque mesófilo de montaña y bosque tropical perennifolio, en un gradiente de entre 500 y 850 m de altitud. En CHA también se encuentra un linaje diferente, la familia Platystictidae (no encontrado en las demás localidades), la cual en los análisis filogenéticos resulta ser grupo hermano de todos los Zygoptera (excluyendo a los Lestoidea) lo que lo ubica en una posición basal en las hipótesis filogenéticas propuestas para Zygoptera (Bybee *et al.*, 2008; Van Tol, 2009). Si se deseará conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario, según la función de Clench realizar 29 muestreos más, para aumentar el conocimiento un 24%. El balance de las evaluaciones sugiere que probablemente en esta localidad se presenten más de 30 especies de libélulas; de cualquier forma, se observaron varias especies que desarrollan ahí sus ciclos de vida y posiblemente son habitantes estrictos (lo que podría comprobarse con estudios de largo plazo).

Esta localidad se caracteriza por tener una fuente hídrica para la región, siendo un área supervisada y de acceso restringido a las personas. Por lo que se podría mencionar que en este lugar, con pocas especies raras (singletons/doubletons o uniques/duplicates), poca actividad humana, marcada estacionalidad en al menos casi el 50% de las especies y la observación de ciclos reproductivos en la mayoría de las especies (Cuadro 7), linajes poco comunes como *Archilestes regalis* y *Palaemnema paulicoba*, con una nueva especie de *Argia*, puede sugerir que es un sitio que aún no ha sufrido una intensa acción antrópica al menos localmente (es necesario realizar estudios profundos para confirmarlo). La diversidad del lugar puede deberse a la heterogeneidad vista en la transición con bosque tropical adyacente como lo han sugerido González y Novelo (2011) en Veracruz.

Cuadro 7. Especies presentes en El Infiernillo (CHA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL	0.1177
	<i>A. regalis</i> Gloyd, 1944	A	LL	0.0051
Platystictidae	<i>Palaemnema paulicoba</i> Calvert, 1931	A	LL	0.0034
Calopterygidae	<i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873	A	LL	0.0020
	<i>H. cruentata</i> (Rambur, 1842)	A	SE-LL	0.0734
	<i>H. infecta</i> Calvert, 1901	A	SE-LL	0.1365
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.0068
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE-LL	0.0461
	<i>A. cuprea</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.1826
	<i>A. extranea</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.0137
	<i>A. frequentula</i> Calvert, 1907	A	LL	0.0020
	<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.3140
	<i>Argia</i> sp. 1 grupo <i>plana</i>	A	LL	0.0020
	<i>Argia</i> sp. grupo <i>oculata</i>	A	LL	0.0341
Aeshnidae	<i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)	A-L	SE-LL	0.0119
Libellulidae	<i>Brechmorhoga tepeaca</i> Calvert, 1908	A	SE-LL	0.0187
	<i>B. vivax</i> Calvert, 1906	A	LL	0.0034
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE-LL	0.0137
	<i>L. herculea</i> Karsch, 1889	A	LL	0.0020
	<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	A	LL	0.0051
	<i>Paltothemis lineatipes</i> Karsch, 1890	A	LL	0.0068

7.3.3. Chilijapa (TEP)

La diversidad alfa del sitio fue de 20 especies, distribuidas en 15 géneros y siete familias, de las cuales 18 fueron colectadas en su estado adulto, dos especies se encontraron solo en estado de larva y cuatro en ambos estados. La diversidad alfa en época de secas fue de 15 (se encontraron larvas de *Ischnura ramburii* y *Cordulegaster diadema* en esta época pero probablemente emergen en lluvias) y de lluvias 11 especies, de las cuales *Hetaerina capitalis*, *Paraphlebia zoe* y *Argia oculata* fueron exclusivas de la estación lluviosa (Cuadro 8).

La familia más representada fue Coenagrionidae con siete especies y Libellulidae con cinco, mientras que las familias menos representadas fueron Thaumtoneuridae y Cordulegastridae con una especie cada una. El género más común fue *Argia* con cuatro especies, seguido de *Hetaerina* y *Libellula* con dos, en esta localidad los 12 géneros restantes están representados por una especie cada una. Las especies con valores de frecuencia de captura o detección (Fc) más elevados fueron: *Apanisagrion lais*, *Archilestes grandis*, *Argia anceps* y *Hetaerina cruentata*. Por otra parte, las especies en las que sólo se capturó un espécimen fueron: *Dythemis nigrescens*, *Enallagma semicirculare*, *Hetaerina capitalis* y *Lestes alacer* (Cuadro 8).

La riqueza de especies de esta localidad estuvo por debajo de la de TLA, MIS y CHA, y tuvo la misma riqueza que ZAC, el inventario de este lugar fue el segundo con mayor completitud según el modelo de Clench y los dos índices no paramétricos coinciden en que el porcentaje de completitud fue alto (Cuadro 5). Para conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario realizar aún 20 muestreos más según la función de Clench, lo cual aumentaría el conocimiento un 15%, por lo que buscar conocer este porcentaje de las especies es muy poco probable que compense el costo de esfuerzo de colecta y económico. De acuerdo con los resultados es probable que en esta localidad se puedan encontrar menos de 30 especies de libélulas (Cuadro 5).

El sitio es un BMM sin transición con bosque tropical como en MIS y CHA, y se caracteriza por: 1) la presencia de elementos propios bien establecidos, como la especie vulnerable *Paraphlebia zoe* (González y Novelo, 2011; Escoto-Moreno y Márquez, 2013),

además de *Libellula herculea* y *Cannaphila vibex* que se encuentran en áreas abiertas dentro o cercanas a áreas boscosas (Esquivel, 2006); 2) la presencia de especies que son comunes en otros de los sitios analizados: *Archilestes grandis*, *Ischnura ramburii*, *Enallagma semicirculare* y *Sympetrum illotum*, encontradas en potreros inmersos en el bosque y claros con partes pantanosas causados por la tala de árboles y la destrucción del hábitat, lo que sugiere que las condiciones de perturbación antrópica facilitan su establecimiento, aunque todavía no es posible observarlas en ambas épocas; y 3) pocas especies raras (*sensu* Halffter y Moreno, 2005). A nivel local, con los conocimientos obtenidos es complejo aun saber lo que sucede (Haila, 2002), pero es probable que la riqueza de este sitio esté relacionada con la permanencia de elementos propios de BMM y especies oportunistas que llegan a los sitios con perturbación.

Cuadro 8. Especies presentes en Chilijapa (TEP). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL	0.1888
	<i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861	A	SE	0.0026
Calopterygidae	<i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873	A	LL	0.0026
	<i>H. cruentata</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL	0.4592
Thaumatoneuridae	<i>Paraphlebia zoe</i> Selys in Hagen, 1861	A-L	LL	0.0128
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.3291
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE-LL	0.1020
	<i>A. extranea</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.0536
	<i>A. oculata</i> Hagen in Selys, 1865	A	LL	0.0153
	<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.0153
	<i>Enallagma semicirculare</i> Selys, 1876	A	SE	0.0026
	<i>Ischnura ramburii</i> (Selys, 1850)	L	SE	0.0714
Aeshnidae	<i>Remartinia luteipennis</i> (Burmeister, 1839)	A	SE	0.0026
	<i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)	A	SE	0.0485
Cordulegastridae	<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1868	L	SE	0.0051
Libellulidae	<i>Cannaphila vibex</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0051
	<i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899	A	SE	0.0026
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE-LL	0.0536
	<i>L. herculea</i> Karsch, 1889	A-L	SE-LL	0.0102
	<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0306

7.3.4. Camino a Apantlazol, km 4.5 (TLA)

La diversidad alfa de la localidad fue de 25 especies, distribuidas en 15 géneros y siete familias, de las cuales 23 fueron colectadas en su estado adulto, dos como larvas y dos en ambos estados. La diversidad alfa en época de secas fue de 16 y en época de lluvias fue de 13 especies (Cuadro 9).

La familia más representada fue Coenagrionidae con ocho especies y una morfoespecie, después Libellulidae con seis, mientras que Thaumtoneuridae y Gomphidae incluyeron una especie. El género más común fue *Argia* con seis especies y una morfoespecie, seguido de *Archilestes*, *Hetaerina*, *Libellula* y *Rhionaeschna* con dos especies, en esta localidad se encuentran dos primeros registros para el estado: *Argia chelata* y *A. frequentula*, siendo la primera el registro más septentrional conocido en el continente Americano. También en esta localidad se encontró a *Oplonaeschna* sp. aff. *magna* que podría ser una nueva especie.

Las especies con valores más elevados de Fc fueron *Hetaerina cruentata*, *A. ulmeca* y *A. anceps*. Las especies con un solo organismo capturado o detectado y que por lo tanto tuvieron la menor Fc, fueron: *A. frequentula*, *A. plana*, *Anax* sp., *Brechmorhoga latialata*, *Erpetogomphus erici*, *Oplonaeschna* sp. aff. *magna*, *Orthemis discolor*, *Perithemis domitia* y *Rhionaeschna psilus* (Cuadro 9).

TLA fue el sitio con mayor riqueza de especies, la completitud de inventario fue el segundo más bajo de todas las localidades de estudio, de acuerdo a la curva de acumulación generada por la función de Clench (60%) (Cuadro 5), si se deseara conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario realizar 56 muestreos más, para aumentar el inventario de especies 35%. Por otra parte, los estimadores no paramétricos sugieren que la completitud del inventario está entre el 76 y 83%. Con los muestreos realizados en el periodo de estudio es probable que en esta localidad se puedan encontrar entre 30 y 40 especies de libélulas (Cuadro 5).

Esta localidad tiene especies representativas de los BMM, como *Archilestes regalis*, *Brechmorhoga latialata*, *Paraphlebia zoe*, una nueva especie del complejo *Oplonaeschna*,

una especie afín a *Argia plana* y el poco común *Erpetogomphus erici*. También fue posible observar una contribución de especies con influencia neotropical, como *Acanthagrion quadratum* y *Argia chelata*, elementos de amplia distribución en el país, como *Apanisagrion lais*, *Argia anceps*, *Libellula croceipennis* y *Orthemis discolor*. La contribución de especies raras no fue tan alta como en MIS (*sensu* Halffter y Moreno, 2005), por lo que probablemente las estimaciones de los índices no paramétricos fueron más altas. En general este lugar es un vestigio de una historia evolutiva compleja y conserva evidencias de ello (que posteriormente serán constatadas con los análisis de diversidad taxonómica y de biogeografía).

Cuadro 9. Especies presentes en Camino a Apantlazol km 4.5 (TLA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	LL	0.0500
	<i>A. regalis</i> Gloyd, 1944	A	LL	0.0167
Calopterygidae	<i>Hetaerina capitalis</i> Selys, 1873	L	SE	0.0500
	<i>H. cruentata</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL	0.2833
Thaumatonneuridae	<i>Paraphlebia zoe</i> Selys in Hagen, 1861	A	SE-LL	0.0333
Coenagrionidae	<i>Acanthagrion quadratum</i> Selys, 1876	A	SE-LL	0.0250
	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.0500
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE-LL	0.1000
	<i>A. chelata</i> Calvert, 1902	A	SE	0.0250
	<i>A. frequentula</i> Calvert, 1907	A	LL	0.0083
	<i>A. oculata</i> Hagen in Selys, 1865	A	SE	0.0417
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	LL	0.0083
	<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	SE	0.1083
	<i>Argia. sp. 2 grupo plana</i>	A	SE	0.0333
	Aeshnidae	<i>Anax</i> sp.	A	LL
<i>Oplonaeschna</i> sp. aff. <i>magna</i>		A	LL	0.0083
<i>Rhionaeschna psilus</i> (Calvert, 1947)		A	SE-LL	0.0167
<i>R. jalapensis</i> (Williamson, 1908)		A	SE	0.0083
Gomphidae	<i>Erpetogomphus erici</i> Novelo, 1999	L	SE	0.0083
Libellulidae	<i>Brechmorhoga latialata</i> González, 1999	A	SE	0.0083
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE	0.0167
	<i>L. herculea</i> Karsch, 1889	A	SE	0.0417
	<i>Orthemis discolor</i> (Burmeister, 1839)	A	SE	0.0083
	<i>Perithemis domitia</i> (Drury, 1773)	A	SE	0.0083
	<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)	A	LL	0.0333

7.3.5. Acuatitlán (MOL)

La diversidad alfa de la localidad fue de 12 especies, distribuidas en siete géneros y cinco familias, de las cuales 11 fueron colectadas en su estado adulto, una en estado de larva y cuatro en ambos estados. La diversidad alfa en época de secas fue de seis (sin contar que se encontró una larva de *Ischnura demorsa* y que probablemente emergería ya en época de lluvias), mientras que en lluvias la diversidad fue de siete (Cuadro 10).

La familia más representada fue Coenagrionidae con cinco especies y Calopterygidae con tres, mientras que Lestidae y Aeshnidae incluyeron una especie cada una. Los géneros más comunes fueron *Argia* y *Hetaerina* con tres especies cada uno, seguido de *Brechmorhoga* con dos especies, este último género también tuvo un nuevo registro para el estado de Hidalgo: *B. tepeaca* y se encontró también la probable nueva especie para la ciencia *Oplonaeschna* sp. aff. *magna*. Las Fc más elevadas fueron para *Argia ulmeca*, *Hetaerina cruentata* y *Archilestes grandis*. Las especies que tuvieron menor Fc fueron *Argia anceps*, *Hetaerina infecta* e *Ischnura demorsa* (Cuadro 10).

La completitud del inventario de MOL estuvo por debajo del 70% de acuerdo a la función de Clench, mientras que los estimadores no paramétricos indican una mayor completitud (Cuadro 5). Si se deseará conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario realizar 47 o 48 muestreos más para aumentar el conocimiento un 37%. Para este sitio no se estiman más de 20 especies tomando en cuenta cualquier estimación (Cuadro 5).

La localidad es un BMM sin transición con bosque tropical, presenta pocas especies raras (*sensu* Halfpter y Moreno, 2005), algunas especies muy propias, como *Brechmorhoga latialata* y la probable especie nueva de *Oplonaeschna*, especies comunes, como *Apanisagrion lais*, *Archilestes grandis* y *Argia plana*. Se observa perturbación antrópica con potreros y zonas deforestadas inmersas en el bosque e inclusive grandes poblaciones de anfibios en comparación con lo observado en el resto de las localidades que no se sabe a qué se deba, pero puede influir en la diversidad de libélulas del lugar, debido a que forman parte de la dieta de dicho grupo de vertebrados. Parece que la perturbación de este lugar ha influido con un decremento en la diversidad de odonatos localmente de una forma contraria

a lo observado en MIS, ya que los resultados no siempre son en el mismo sentido y a nivel puntual es complejo determinarlo (Haila, 2002).

Cuadro 10. Especies presentes en Acuatitlán (MOL). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	LL	0.1207
Calopterygidae	<i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842)	A-L	SE-LL	0.1379
	<i>H. infecta</i> Calvert, 1901	A	SE	0.0172
Coenagrionidae	<i>H. vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853	A-L	SE-LL	0.0690
	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	LL	0.0862
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	LL	0.0172
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE	0.0345
	<i>A. ulmea</i> Calvert, 1902	A	SE	0.3103
	<i>Ischnura demorsa</i> (Hagen, 1861)	L	SE	0.0172
Aeshnidae	<i>Oplonaeschna</i> sp. aff. <i>magna</i>	A-L	LL	0.0690
Libellulidae	<i>Brechmorhoga latialata</i> González, 1999	A	SE	0.0862
	<i>B. tepeaca</i> Calvert, 1908	A	LL	0.0345

7.3.6. Tizapán (ZAC)

La diversidad alfa fue de 20 especies, distribuidas en 13 géneros y siete familias, todas fueron colectadas en su estado adulto, tres especies se encontraron tanto en adulto como en larva. La diversidad alfa en época de secas fue de 16 y en lluvias fue de 13 especies (Cuadro 11).

Las familias mejor representadas fueron Coenagrionidae con nueve especies y Libellulidae con seis, mientras que las familias menos representadas fueron Aeshnidae con tres y Calopterygidae con dos especies. El género más común fue *Argia* con cuatro especies e *Ischnura* con tres especies, también *Hetaerina* y *Libellula* tuvieron dos especies y los nueve géneros restantes una especie cada uno. Las especies con valores más elevados de frecuencia de captura o detección (Fc) fueron *Ischnura denticollis*, *Argia plana*, *Enallagma*

praevarum y *Sympetrum illotum*; las que fueron detectadas con un espécimen capturado fueron *Argia fumipennis violacea*, *A. ulmeca*, *Anax* sp. y *Micrathyria didyma* (Cuadro 11).

Este sitio fue superado en riqueza por TLA, MIS y CHA, el inventario de completitud fue de más del 70% con base en el análisis de Clench (Cuadro 5), si se desea conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario realizar 31 muestreos más para aumentar el conocimiento un 23%. Los índices no paramétricos sugieren en este caso inventarios menos completos, lo que probablemente se debe a que se encontraron una cantidad considerable de especies raras que influyen en el cálculo de los estimadores. En esta localidad las estimaciones indican que es probable encontrar no más de 35 especies según los muestreos realizados en el periodo de estudio (Cuadro 5).

Esta localidad de BMM fue la única del área de estudio que presentó un cuerpo de agua léntico, la lista de especies encontradas en este lugar y las frecuencias de captura (Cuadro 11), refleja claramente varias cosas: 1) el hábitat léntico favorece las condiciones de especies que se encuentran más en vegetación de zonas litorales (Campbell y Novelo, 2007), por lo que ésta localidad contribuye con odonatos de hábitos ecológicos distintos a los encontrados en los otros sitios, 2) se aprecia una gran cantidad de especies que pueden ser encontradas en el Altiplano Mexicano (Novelo *et al.*, 2002; Escoto-Moreno *et al.*, 2009), por lo que es probable que exista una continuidad o influencia de la cercanía con zonas más secas, como la Barranca de Metztitlán, y 3) se observan varias especies raras (*sensu* Halfpeter y Moreno, 2005). El sitio tiene un establecimiento cercano de poblaciones que utilizan el agua con varios fines domésticos o para ganado y se observa un deterioro en la cobertura del bosque, lo cual puede favorecer la expansión de otras especies (Parker y Reichard, 1998).

Cuadro 11. Especies presentes en Tizapán (ZAC). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Calopterygidae	<i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842)	A	LL	0.0288
	<i>H. vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853	A	SE-LL	0.0089
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.0133
	<i>Argia anceps</i> Garrison, 1996	A	SE	0.0044
	<i>A. fumipennis violacea</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0022
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.3126
	<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	LL	0.0022
	<i>Enallagma praevarum</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.2506
	<i>Ischnura capreolus</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0044
	<i>I. denticollis</i> (Burmeister, 1839)	A-L	SE-LL	0.4435
	<i>I. demorsa</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.0370
	Aeshnidae	<i>Anax</i> sp.	A	LL
<i>Remartinia luteipennis</i> (Burmeister, 1839)		A-L	SE-LL	0.0177
<i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908)		A	SE-LL	0.0998
Libellulidae	<i>Dythemis nigrescens</i> Calvert, 1899	A	SE	0.0067
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE	0.0200
	<i>L. saturata</i> Uhler, 1857	A	SE	0.0333
	<i>Micrathyria didyma</i> (Selys in Sagra, 1857)	A	SE	0.0022
	<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)	A-L	SE-LL	0.1042
	<i>Tramea</i> sp.	A	LL	0.0044

7.3.7. Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA)

La diversidad alfa fue de 16 especies, distribuidas en 10 géneros y seis familias, de las cuales 13 especies fueron colectadas en su estado adulto, tres especies como larvas y cuatro en ambos estados. La diversidad alfa en época de secas fue de siete y en lluvias fue de 12 especies, sin contar dos especies representadas por estados inmaduros que se encontraron en los muestreos complementarios en época de secas, pero que tienen su época de vuelo a partir de la época de lluvias: *Cordulegaster diadema* y *Oplonaeschna armata* quienes vuelan desde mayo hasta principios de noviembre, de acuerdo con información obtenida en el sur de Estados Unidos (Dunkle, 2000; Needham *et al.*, 2000; Paulson, 2009) (Cuadro 12).

La familia mejor representada fue Coenagrionidae con siete especies, después Aeshnidae, Calopterygidae y Lestidae con dos, mientras que Cordulegastridae y Libellulidae presentaron solo una especie. El género más común fue *Argia* con seis especies, seguido de *Hetaerina* con dos especies, y los otros ocho géneros aportan una sola especie cada uno. En esta localidad se encuentran tres primeros registros para el estado de Veracruz: *Argia plana*, *A. munda* y *A. tonto*, siendo estas dos últimas también primeros registros para el estado de Hidalgo, ya que esta localidad se ubica en los límites de ambos estados. Las especies con valores más elevados de Fc fueron *Hetaerina vulnerata*, *Argia tonto* y *A. lacrimans* (Cuadro 12).

La riqueza de este sitio sólo es superior a la de MOL y TEN, la completitud del inventario fue muy elevada por arriba del 80% de acuerdo con el análisis de Clench, para conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario efectuar entre 12 y 13 muestreos más con el mismo esfuerzo de colecta. Los estimadores no paramétricos sugieren una completitud mayor al 90%, en esta localidad parece que es posible encontrar menos de 20 especies (Cuadro 5). A pesar de la baja riqueza en la localidad, los resultados de las estimaciones denotan inventarios muy completos.

La baja riqueza de este lugar en comparación con los BMM característicos de TLA y TEP, y los de transición con ambientes más tropicales (MIS y CHA), se debe a que a pesar de presentar una transición de BMM, está es con bosque de *Pinus* y *Quercus*, por lo que a diferencia de los gradientes a menor altitud, como en MIS y CHA, aquí fue a mayor altitud llegando casi a los 2,000 m, la baja riqueza coincide con la tendencia de que los odonatos en abundancia y diversidad disminuyen con el incremento de la altitud (Corbet, 1999). Algo importante de la localidad es la aportación de especies del género *Argia* que tienden a encontrarse en zonas de montaña pero de características menos tropicales, como *A. munda*, *A. tonto* e inclusive *A. lacrimans*, las cuales no se encontraron en los bosques de menor altitud. También se observan especies con amplia distribución en el Altiplano Mexicano, como *Argia plana*, *Apanisagrion lais* y *Hesperagrion heterodoxum*.

Por otra parte, hay especies que en época de lluvias al parecer tienen una gran capacidad de adaptación a nuevas condiciones generadas por la perturbación antrópica y

que les son favorables, como *Archilestes grandis*, es común encontrarlas perchando en restos de hierbas sobrantes del pastoreo de ganado ovino donde hay claros de luz formados por la tala. Otro caso es *Sympetrum illotum* que aprovecha las zonas de luz y sitios de acumulación de agua (pozas poco profundas) generadas por la actividad humana para realizar rituales reproductivos.

Cuadro 12. Especies presentes en Camino Carpinteros-La Selva, km 2 (HUA). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Lestidae	<i>Archilestes grandis</i> (Rambur, 1842)	A-L	LL	0.0485
	<i>Lestes alacer</i> Hagen, 1861	A	LL	0.0027
Calopterygidae	<i>Hetaerina cruentata</i> (Rambur, 1842)	L	SE	0.0189
	<i>H. vulnerata</i> Hagen in Selys, 1853	A-L	SE-LL	0.3801
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	LL	0.0054
	<i>Argia lacrimans</i> (Hagen, 1861)	A-L	LL	0.0970
	<i>A. lugens</i> (Hagen, 1861)	A	SE-LL	0.0485
	<i>A. munda</i> Calvert, 1902	A	SE	0.0054
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.0701
	<i>A. tonto</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.1914
	<i>A. ulmea</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.0108
	<i>Hesperagrion heterodoxum</i> (Selys, 1868)	A-L	SE-LL	0.0323
Aeshnidae	<i>Oplonaeschna armata</i> (Hagen, 1861)	L	SE	0.0027
	<i>Rhionaeschna jalapensis</i> (Williamson, 1908)	A	LL	0.0135
Cordulegastridae	<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1868	L	SE	0.0054
Libellulidae	<i>Sympetrum illotum</i> (Hagen, 1861)	A	LL	0.0674

7.3.8. Camino El Gosco-La Viejita (TEN)

La diversidad alfa fue de 10 especies, distribuidas en ocho géneros y cinco familias. Ocho especies fueron colectadas en su estado adulto, dos especies sólo como larvas y dos en ambos estados. La diversidad alfa para la estación de secas fue de seis y para lluvias fue de cuatro especies, sin contar un inmaduro de *Cordulegaster diadema* que se encontró en los muestreos complementarios en época de secas, pero que tienen su época de vuelo a

partir de la época de lluvias y una morfoespecie de *Ischnura* sp. también en estado de larva (Cuadro 13).

La familia más representada fue Coenagrionidae con cinco especies y Libellulidae con dos. El género más común fue *Argia* con tres especies, el resto de los géneros cada uno incluye solo una especie. En esta localidad se encuentran también a *Oplonaeschna* sp. aff. *magna* y *Cordulegaster diadema*. Las especies con valores más elevados de Fc fueron *Argia plana*, *Paraphlebia zoe* y *A. extranea*. Las especies con sólo un organismo capturado y que por lo tanto tuvieron la menor Fc, fueron la larva de *Ischnura* sp. y *Oplonaeschna* sp. aff. *magna*, el resto presentaron frecuencias de captura similares (Cuadro 13).

Esta localidad fue la que obtuvo la menor riqueza de los ocho sitios de estudio, la completitud del inventario apenas supera el 60% con la pendiente de la curva aún no estable (Cuadro 5), para llegar a conocer el 95% de la odonatofauna del lugar sería necesario realizar 57 muestras más, cada una con el mismo esfuerzo de muestreo realizado en este estudio para aumentar el conocimiento un 33%. Los índices no paramétricos sugieren inventarios por encima del 70%. Es probable que pueda encontrarse poco más de 15 especies en este lugar, por lo que la riqueza de este sitio se puede considerar baja respecto a los otros sitios analizados (Cuadro 5).

La baja riqueza de especies encontrada y estimada en este lugar coincide con un estudio de coleópteros de la familia Cerambycidae (Gutiérrez-Trejo *et al.*, 2014). Es conocido que ambos grupos (libélulas y cerambícidos) tienden a tener una mayor diversidad en sitios con condiciones más tropicales, este BMM se desarrolla a una altitud de más de 1,800 m, en condiciones ambientales diferentes que las tropicales, la temperatura fue menor de 18°C en los días de colecta; en general para este sitio los datos de INEGI (2000) documentan una temperatura media anual de 12 a 14°C. Por otra parte, en un estudio de BMM del país se sugiere que los BMM de Tenango de Doria, Hidalgo, si pertenecen a la misma región del resto de los sitios de este estudio, pero a nivel subregión es el único bosque que presenta características distintas en la fisiografía (CONABIO, 2010). En general las especies identificadas pueden ser elementos propios de BMM, como la especie nueva de *Oplonaeschna* y *Paraphlebia zoe*, el caso de *Brechmorhoga pertinax*

documentada en ríos rocosos en bosques donde penetra la luz y *Cordulegaster diadema* reportada en arroyos en bosques de montaña (Paulson, 2009), y el resto son especies que en la literatura han sido documentadas también en distintos tipos de vegetación.

Cuadro 13. Especies presentes en la localidad Camino El Gosco-La Viejita (TEN). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica. La letra A señala la presencia de la especie en estado adulto, L señala la presencia en estado de larva y la combinación de ambas letras indica la presencia del estado adulto y de la larva. Las letras SE, indican presencia de la especie en sequía, LL indica la presencia en tiempo de lluvias y la combinación de ambas indica la presencia en las dos épocas. Fc es la frecuencia de captura de cada una de las especies.

Familia	Especie	Estado	Época	Fc
Thaumatoneuridae	<i>Paraphlebia zoe</i> Selys in Hagen, 1861	A-L	LL	0.4459
Coenagrionidae	<i>Apanisagrion lais</i> (Brauer in Selys, 1876)	A	SE-LL	0.0191
	<i>A. extranea</i> (Hagen, 1861)	A-L	LL	0.1146
	<i>A. plana</i> Calvert, 1902	A	SE-LL	0.6115
	<i>A. ulmeca</i> Calvert, 1902	A	SE	0.0127
	<i>Ischnura</i> sp.	L	SE	0.0064
Aeshnidae	<i>Oplonaeschna</i> sp. aff. <i>magna</i>	A	SE	0.0064
Cordulegastridae	<i>Cordulegaster diadema</i> Selys, 1868	L	SE	0.0318
Libellulidae	<i>Brechmorhoga pertinax</i> (Hagen, 1861)	A	SE	0.0764
	<i>Libellula croceipennis</i> Selys, 1868	A	SE	0.0764

7.3.9. Diversidad alfa de los BMMR (inventario como conjunto los ocho sitios)

La diversidad alfa regional obtenida de los muestreos sistematizados de los adultos es de 55 especies y 6 morfoespecies, lo cual equivale a una completitud del inventario de 76% según la función de Clench. De acuerdo con Jiménez y Hortal (2003), a partir de proporciones superiores al 70% se espera que la estimación de la riqueza de especies alcance una asíntota. Sin embargo, desde un punto de vista matemático aún no se alcanza la estabilidad asíntótica a/b de la curva de acumulación ya que la pendiente fue de 0.15 (Fig. 191), por lo que si se deseara conocer el 95% de la odonatofauna de la región sería necesario realizar 120 muestreos más para aumentar el conocimiento tan solo un 11.25%, lo que significaría que podría encontrarse poco más de 80 especies, pero difícilmente superaría las 90.

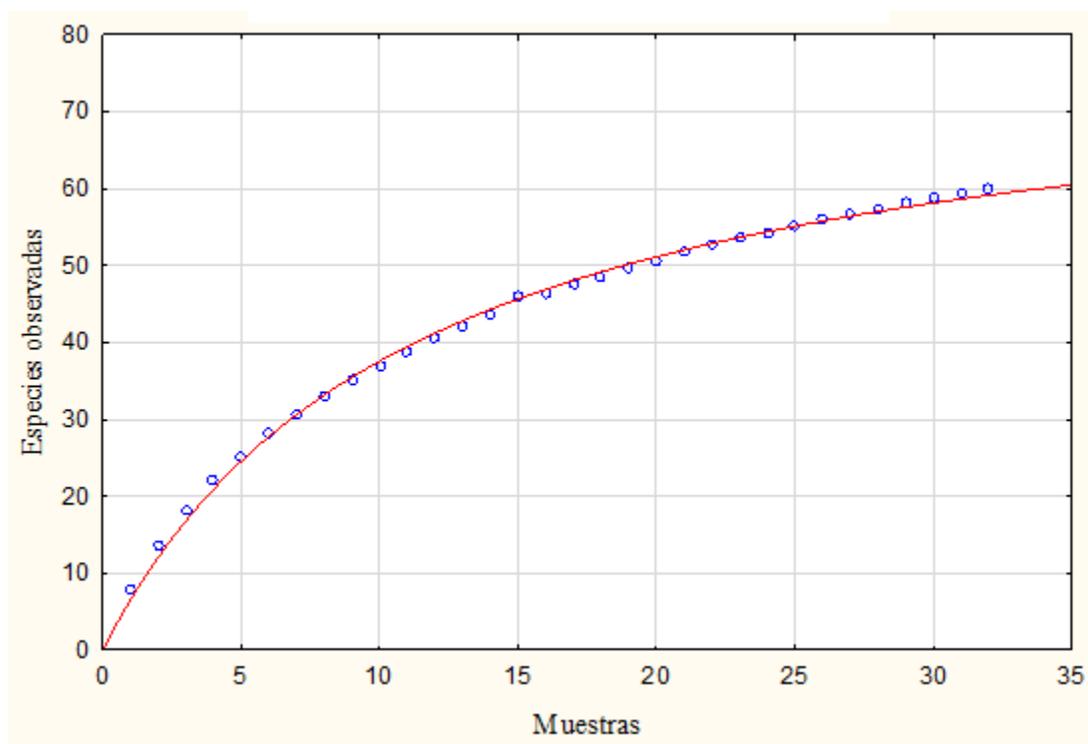


Figura 191. Curva de acumulación de las especies del inventario de Odonata a nivel regional, que incluye los 8 sitios de estudio de los BMMR.

Por otra parte, el estimador Chao2 indica una completitud de 71% y Jack2 del 66% (Cuadro 5), lo cual debe ser tomado con mesura debido a que este tipo de estimadores no paramétricos presentan regularmente un funcionamiento poco fiable en diversas

situaciones: 1) tienen algoritmos que emplean proporciones de especies raras (especies que sólo cuentan con uno o dos individuos en todo el inventario singletons/doubletons y especies que aparecen en una o dos muestras uniques/duplicates, independientemente del número de individuos que presenten cada una de ellas), por lo que cuantas más especies raras hay, mayor será el número de especies que quedan por aparecer en el inventario (Jiménez y Hortal, 2003), condición que fue observada en este análisis a nivel regional con una cantidad elevada de estas especies raras “uniques”.

2) Estos estimadores asumen que la probabilidad de captura de las especies, aunque puede diferir entre ellas, debe mantenerse constante a lo largo de todo el estudio (Burnham y Overton, 1979). Jiménez y Hortal (2003) señalan que los trabajos de inventarios de larga duración y/o de un área extensa y heterogénea, por la propia dinámica temporal y espacial de las especies, rara vez cumplen con este supuesto, lo cual se observó en el presente estudio a nivel regional con una probabilidad de captura de las especies que no se mantiene constante (se puede deber a que es una área extensa y con alto grado de heterogeneidad o simplemente a que hay especies más detectables en los adultos de este grupo de estudio, o a que en varios casos se han encontrado especies de odonatos muy estacionales). En general los estimadores no paramétricos son menos estrictos en sentido estadístico ya que no se ajustan a un modelo determinado y en muchos casos son poco precisos (Chiarucci *et al.*, 2003; Petersen *et al.*, 2003; Petersen y Meier, 2003) y en el caso de la ecuación de Clench se pudo ajustar satisfactoriamente a un procedimiento de regresión no lineal basado en procedimientos geométricos, para minimizar la pérdida de la función (algoritmo Simplex and Quasi-Newton) por lo que tiene una mayor fiabilidad en el estudio regional.

Es importante considerar lo que Adler y Lauenroth (2003) mencionan acerca de que el tamaño y la composición de un inventario de una región determinada varía con el tiempo, debido a que los intervalos de distribución de las especies puede ampliarse o reducirse en función del ambiente, la fenología de las mismas en determinadas condiciones en un tiempo definido pueden emerger o ser detectables y en otras no. También los individuos errantes (vagrants) son una fuente importante de sesgo en los inventarios, debido a que no pueden ser considerados habitantes estrictos del área de estudio, pero son elementos importantes de la biodiversidad y de la resiliencia de los ecosistemas frente a las variaciones en las

condiciones ambientales (Dennis, 2001). Por lo que un inventario real no llega a completarse nunca y sólo es una aproximación en el espacio-tiempo.

En México no hay estudios sistematizados de odonatos de BMM, pero González y Novelo (2011) mencionan la presencia de 66 especies para dicho ecosistema en el estado de Veracruz, lo cual representa casi el 30% del total estatal y casi el 19% del total nacional. Estos datos son muy cercanos a las 60 especies y siete morfoespecies (Cuadro 4), encontradas en los muestreos de adultos y de larvas en los BMMR, que representan el 52% del total estatal reportadas para Hidalgo y 19% del total nacional (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a). Lo anterior sugiere que el BMM es el ecosistema que contiene la más alta riqueza de especies de odonatos por unidad de área a nivel nacional, ya que la superficie en México es de entre 0.84-7% del territorio nacional (Cruz *et al.*, 2012; Gual y Rendón, 2014); dicha condición se mantiene en el estado de Hidalgo, ya que el BMM es el tipo de vegetación que ocupa la menor superficie de la entidad con solo 1.04%, seguido de los bosques tropicales con 3.10% según información de la SARH (1992, citados por Flores-Villela y Gerez, 1994). A pesar de que está bien documentado que en general los bosques tropicales son los ambientes que albergan la mayor riqueza de especies (Kalkman *et al.*, 2008), por unidad de superficie el BMM posee mayor riqueza, ya que los bosques tropicales de la entidad tendrían que tener más de 180 especies para superar al BMM, condición no observada en ninguna región de México.

Al considerar la riqueza de odonatos adultos y de larvas de los BMMR (60 especies y 7 morfoespecies), se tiene un 83.7% de completitud del inventario de la región con una área de 3,351 ha (CONABIO,2010), esto toma relevancia si se compara con otro estudio sistematizado en el estado de Aguascalientes realizado por la misma persona y con el mismo método de colecta, pero con cuatro veces mayor esfuerzo de colecta en una superficie 558,900 ha, que dio como resultado el conocimiento de 58 especies, las cuales representan un 87.8% de completitud del inventario según la función de Clench (Escoto-Moreno *et al.*, 2009), por lo que siendo la completitud similar en áreas de distintas dimensiones, se puede ver que los BMMR superan en riqueza de especies al estado de Aguascalientes que incluye elementos del Altiplano Mexicano y de la Sierra Madre Occidental.

Existen otros estudios regionales que no tienen información sobre el esfuerzo de colecta y completitud de los inventarios, lo que impide hacer comparaciones precisas, pero al menos proporcionan una idea muy general de la situación de esta región de estudio respecto a otros lugares con condiciones distintas. Por ejemplo, se puede decir que cualquier sitio conocido de Norteamérica (región que va desde el norte de México hasta Canadá) incluyendo sitios estudiados como la Reserva de la Biosfera de La Michilía, Durango, con 31 especies en un área de 45,000 ha (González y Novelo, 1991), lugares como Trans Pecos, al oeste del río Pecos en Texas, donde se registran alrededor de 40 especies y el hotspot de libélulas más grande de Norteamérica, Cuatro Ciénegas, Coahuila con 61 especies (Ortega-Salas y González, 2013) se encuentran por debajo de la riqueza de los BMMR. Asimismo, dicha región supera en riqueza de especies a los bosques tropicales caducifolios como los de la Sierra de San Javier, Sonora, con 52 especies en un área de 79,400 ha (González *et al.*, 2009) y la Sierra de Huautla, Morelos, con 57 especies (González *et al.*, 2008), un bosque tropical perennifolio con parches de BMM en la Hidroeléctrica de Patla y río Tecpatlán, Puebla (51) (Cuevas, 2007), así el bosque tropical perennifolio en Sian Ka'an, Quintana Roo, 47 especies (Novelo, 1988); los BMMR se aproximan en riqueza a sitios como Calakmul, Campeche con 71 especies (González y Montiel, 2000), y son superados ligeramente por sitios como la estación de biología de Chamela, Jalisco con 78 especies (González *et al.*, 2004).

Por lo anterior, los únicos sitios en México que se conocen y superan marcadamente la diversidad de especies de libélulas de los BMMR, son los denominados hotspots en bosques tropicales como Los Tuxtlas, Veracruz con 139 especies en 155,000 ha (González, 1997 y datos no publicados; Esquivel, 2012), la Huasteca Potosina, San Luis Potosí 126 especies (González *et al.*, 2011) y la Sierra de Coalcomán, Michoacán 116 especies (Novelo y Gómez-Anaya, 2009). Otros hotspots neotropicales conocidos con elevada riqueza de especies en Centroamérica y Sudamérica son: Taboga con 99 especies en 12,100 ha (Machado, 2001) y la Estación Biológica La Selva con 89 especies en 1,600 ha en Costa Rica (Esquivel, 2012), el área protegida *Monumento Natural* Barro Colorado, Panamá con 90 especies en 1,564 ha (May, 1979; Esquivel, 2012), Parque Nacional Iguazú, Argentina con 106 especies en 55,000 ha (Jurzitza, 1981), en Perú la región de Pakitza con 117 e Iquitos 123 sin datos de extensión (Louton *et al.*, 1996 y Paulson, 2006 citados por

González *et al.*, 2011) y el hotspot neotropical de mayor magnitud la Reserva Nacional de Tambopata en Perú con 186 especies en 150,000 ha (Kalkman *et al.*, 2008).

En general, la región de estudio tiene una riqueza significativa de odonatos que supera a la mayoría de los ecosistemas conocidos, con excepción de algunos bosques tropicales perennifolios, como los comentados en el párrafo anterior, aspecto que puede ser explicado debido a que las libélulas son un grupo antiguo dentro de la filogenia de los hexápodos y sus primeros ancestros volaron en los periodos Carbonífero y Pérmico (Westfall y May, 1996; Grimaldi y Engel, 2005) cuando en la mayor parte del planeta existían condiciones tropicales y los bosques pantanosos eran dominados por helechos arborescentes y lycopodios, por lo que siendo un grupo que hace varios millones de años alcanzó su esplendor, ahora es uno de los linajes más antiguos sobrevivientes de insectos voladores, y existe la hipótesis de que los descendientes (odonatos actuales) tienden a tener mayor diversidad en los lugares que actualmente conservan las condiciones más parecidas a los lugares donde sus ancestros tuvieron alguna vez su mayor éxito biológico (Hutchins, 1969).

Existen varios factores que influyen en la alta riqueza de esta zona de estudio, de acuerdo al enfoque ecológico se puede mencionar: 1) en los BMMR existe una alta disponibilidad de hábitats dulceacuícolas porque presentan niveles elevados de precipitación debido a que esta región se ubica en la SMO y tiene una interacción con los sistemas atmosféricos más importantes de la región como el cinturón subtropical de alta presión, los vientos alisios, los frentes fríos en invierno y las tormentas tropicales en verano (Ruiz *et al.*, 2004) y porque escurre agua de las montañas o emerge de filtraciones de las mismas, lo cual en conjunto ocasiona humedad persistente y favorable para la continuidad de los ciclos de vida de estos organismos (Oppel, 2005; Orr, 2006). Aunado a esto, las condiciones de temperatura no son muy altas, pero sí presentan una estabilidad entre los 18 y 20°C en las medias anuales (Gual y Rendón, 2014), condición que se puede deber a que los ocho sitios de estudio, a pesar de ser montaña, no superan los 2,000 m de altura y la latitud está entre los 20 y 21° N (la abundancia y diversidad de libélulas disminuye con el incremento de la latitud y altitud; Corbet, 1999), Por lo que la disponibilidad de cuerpos

agua y temperaturas de esta región son idóneos o mínimos indispensables para el desarrollo y/o supervivencia de muchas especies.

2) Los BMMR, como en general los bosques tropicales de montaña, tienen una geomorfología compleja creando gradientes topográficos, lo que produce una gran heterogeneidad de hábitats con distintas características ecológicas como microclimas, zonas de redistribución de la radiación solar (efectos de sombra y exposición en el paisaje), variedad en la disponibilidad de agua (lóticos como ríos, riachuelos y escurrimientos y lénticos como pozas de agua acumuladas en las partes menos accidentadas), disponibilidad de nutrientes (Huggett, 1995), que en conjunto proveen una elevada variedad de refugios regionales a especies con nichos específicos que les proporciona estabilidad a corto y largo plazo para su supervivencia (Oppel, 2005; Kalkman *et al.*, 2008).

3) Los BMMR presentan una distribución natural discontinua de tipo archipiélago (CONABIO, 2010), lo que contribuye a tener varios fragmentos como islas y entre ellas áreas complejas de interacción con límites difusos con otros tipos de bosques que ocasiona áreas de transición únicas que favorecen la endemidad de especies como: *Archilestes regalis*, *Brechmorhoga latialata*, *Erpetogomphus erici*, *E. liopeltis*, *Palaemnema paulicoba* (encontradas en esta región y en algunos otros bosques de Veracruz) y las probables nuevas especies de los géneros *Argia* y *Oplonaeschna*.

Existen otros factores, como la modificación antropogénica (deforestación de los bosques, alteración en la calidad del agua de los medios dulceacuícolas, cambio de los regímenes de estaciones y la fragmentación de los BMMR), lo cual requiere estudios profundos para ver si existen casos en los que estén incidiendo en la riqueza regional. Por ejemplo, la perturbación antrópica parece tener efectos complejos como pérdida de especies nativas (García, 2002) y al mismo tiempo expansión de especies oportunistas de regiones próximas o hasta especies invasoras exóticas que se ven favorecidas por las nuevas condiciones del lugar y su plasticidad propia (Parker y Reichard, 1998; Parker *et al.*, 1999; García, 2002).

En la región de estudio se reconoce la existencia de cambios, de acuerdo a recolectas realizadas en la sierra norte de Hidalgo a mediados de los 80s (Novelo y Peña,

1991), donde registran especies que no fueron encontradas en el presente estudio 30 años después, como *Palaemnema paulitoyaca* Calvert, 1907 y la subespecie *Ischnura posita atezca* Novelo y Peña, 1989. Otro antecedente similar es la presencia del relicto *Amphipteryx agrioides* Selys, 1853 en esta región a principios de los 90s (González, 2010) y no observada ahora.

Otras especies que fueron señaladas por Novelo y Peña (1991) en varias localidades o con poblaciones mayores, son *Heteragrion tricellulare* Calvert, 1901 y *Mecistogaster modesta* Selys, 1860, ahora no se recolectan en este estudio y en muestreos adicionales se encuentran dos individuos de la primera especie y uno de la segunda, en el caso de *Erpetogomphus erici* y *E. liopeltis* un organismo de cada uno. También se descubren nuevas especies de *Argia* con poblaciones de pocos individuos que se reproducen al parecer en hábitats muy especializados como escurrideros. Otro cambio es que hay especies que no habían sido detectadas, que se puede deber a que el esfuerzo de colecta fue insuficiente, que los muestreos no fueron muy sistematizados, o han ido cambiando las especies sus distribuciones por factores del ambiente o antropogénicos.

7.4. Diversidad taxonómica

La riqueza de taxones del orden Odonata en el estado de Hidalgo es alta (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a) con respecto a la lista taxonómica nacional de especies (Paulson y González, 1994 [actualizado 2014]). A pesar de que Hidalgo representa un poco más del 1.0% de la superficie de México, contiene el 100% de los subórdenes y superfamilias, el 80% de las familias, 56.1% de los géneros y 36.3% de las especies presentes en el país (Cuadro 14).

Los BMMR, incluyendo los registros históricos, están representados por el 100% de los subórdenes y superfamilias, el 73.3% de las familias, 41.5% de los géneros y 20.3% del total de especies conocidas para México (Cuadro 14), esto es evidencia de la importancia de este bioma no solo por tener una alta riqueza de especies, sino porque al mismo tiempo alberga una alta diversidad taxonómica de los odonatos en México. Por otra parte, comparando a otra escala, los BMMR contienen el 100% de los subórdenes y superfamilias, 91.7% de las familias, 73.9% de los géneros y 55.8% de la riqueza taxonómica conocida para Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a), lo que acentúa la contribución de los BMMR en todos los niveles taxonómicos a nivel entidad (Cuadro 14).

El análisis de la riqueza en distintos niveles taxonómicos en cada localidad desde un punto de vista cualitativo, muestra patrones distintos que se mencionan a continuación: 1) localidades que presentan una riqueza taxonómica elevada en todos los niveles taxonómicos considerados TLA, TEP y MIS, 2) localidades que presentan una riqueza taxonómica baja en todos los niveles taxonómicos MOL, TEN. 3) Una localidad (CHA) que presenta riqueza taxonómica no uniforme, con valores de riqueza intermedios en todos los niveles taxonómicos excepto en la categoría de género, donde es baja. 4) Una localidad (HUA) que presenta riqueza no uniforme, con riqueza intermedia en niveles supragenéricos y baja en el nivel de género y especie, y 5) Una localidad (ZAC) con riqueza taxonómica no uniforme, con riqueza baja en niveles taxonómicos supragenéricos y riqueza intermedia a nivel de género y especie (Cuadro 14). En general, TLA tiene la mayor representatividad en cada nivel taxonómico, seguido de TEP y MIS. En contraste, los sitios que presentan la menor representatividad son TEN y MOL.

Cuadro 14. Número de taxones del orden Odonata en cada una de las localidades estudiadas, en los BMMR, en el estado de Hidalgo y en México. *BMMR incluye la suma de los registros de las especies de las ocho localidades de estudio y registros históricos publicados en estos u otros BMM del noreste del estado de Hidalgo.

Localidades	Subórdenes	Superfamilias	Familias	Géneros	Especies
MIS	2	6	6	14	25
CHA	2	6	6	10	21
TEP	2	6	7	15	20
TLA	2	6	7	15	25
MOL	2	5	5	7	12
ZAC	2	4	4	13	20
HUA	2	6	6	10	16
TEN	2	5	5	8	10
*BMMR	2	8	11	34	72
Hidalgo	2	8	12	46	129
México	2	8	15	82	356

7.4.1. Promedio de la distintividad taxonómica (Δ^+) y varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) en las ocho localidades y en los BMMR

Las ocho localidades individuales y los BMMR presentaron valores de distintividad taxonómica (Δ^+) dentro del intervalo de confianza del 95%, con respecto a la lista de odonatos del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a), lo cual significa que el conjunto de muestras obtenidas para la región y para las localidades estadísticamente son consideradas representativas o no significativamente diferentes de la estructura taxonómica de la lista completa de la entidad (Fig. 192). En el caso de la varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) las ocho localidades individuales y los BMMR están dentro del intervalo de confianza del 95%, por lo que las muestras estadísticamente no tienen una sobre-representación o baja-representación de taxones significativa y tienen uniformidad en la distribución de las categorías taxonómicas respecto a la lista de odonatos del estado de Hidalgo (Fig. 193).

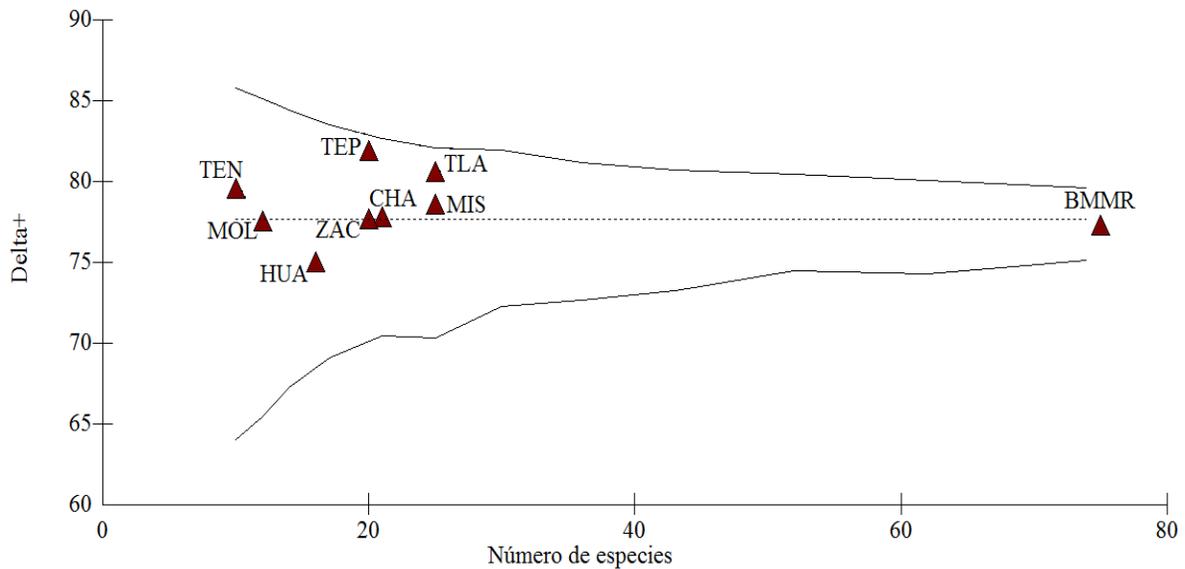


Figura 192. Promedio de distintividad taxonómica (Δ^+) en cada una de las localidades y en los BMMR, las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1). La línea punteada muestra el promedio de Δ^+ de la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a) y las líneas continuas muestran los intervalos de confianza de 95%.

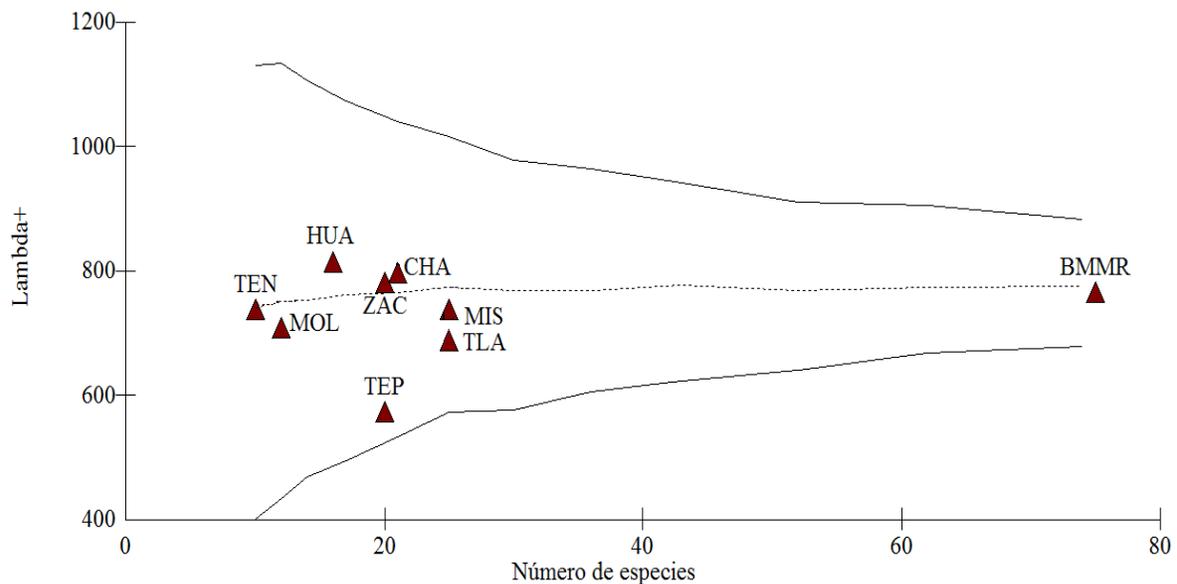


Figura 193. Varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) en cada una de las localidades y en los BMMR, las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1). La línea punteada muestra el promedio de la Λ^+ de la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a) y las líneas continuas muestran los intervalos de confianza de 95%.

Cuadro 15. Promedio de la distintividad taxonómica (Δ^+) y varianza de la distintividad taxonómica (Λ^+) en los BMMR y en cada localidad de estudio, con respecto a la lista de especies del estado de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a).

	HIDALGO	MIS	CHA	TEP	TLA	MOL	ZAC	HUA	TEN	BMMR
Δ^+	77.7	78.6	77.8	81.9	80.6	77.6	77.7	75	79.6	77.3
Λ^+	774	738	797	573	689	709	782	815	738	766

Por lo tanto, los BMMR contribuyen con un número importante de especies de muy diversos linajes de odonatos, se puede decir que poseen amplia diversidad filogenética en la lista de especies conocida para el estado de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a) y a nivel país (Cuadro 14), lo cual puede ser explicado en parte por los factores ecológicos ya expuestos en la parte de diversidad alfa regional, pero en gran medida también a factores de tipo histórico, debido a que muchas de las características de las comunidades que existen en una región dependen de los linajes que la historia evolutiva permite que existan en ese espacio (Morrone, 2001, 2013; Halffter y Moreno, 2005). Si la diversidad es el resultado de alternativas de caos y secuencias de causa y efecto que ocurren independientemente en el espacio y en el tiempo en muchos taxones (Brooks y Wiley, 1988; Halffter y Moreno, 2005), en áreas como los BMMR con complejas historias evolutivas, no debe extrañar que con odonatos, siendo un grupo antiguo, exista tanta diversidad taxonómica.

En el análisis individual, las localidades que tuvieron los valores más cercanos al promedio de la Δ^+ de Hidalgo, fueron ZAC 77.7, CHA 77.8 y MOL con 77.6, por lo tanto son las localidades más parecidas a la estructura taxonómica que representa la lista estatal. Los sitios con los valores más altos de Δ^+ fueron TEP 81.9 y TLA 80.6, lo cual refleja una alta diversidad taxonómica. La localidad HUA tiene el valor más bajo de Δ^+ con 75 (Fig. 192, Cuadro 15).

El promedio de Λ^+ de la lista de Hidalgo fue de 774, en el caso de TEP su Λ^+ es de 573, debajo del promedio, lo que indica una alta equidad en la estructura de la composición taxonómica del grupo en el sitio. CHA, ZAC y HUA presentan la Λ^+ por arriba del promedio, por lo que tienen la más baja equidad en la estructura de la composición taxonómica de Odonata en comparación al resto de las localidades (Fig. 193, Cuadro 15).

Al conocer los valores de Δ^+ y Λ^+ en los ocho sitios de estudio es posible encontrar dos variantes de localidades contrastantes desde el punto de vista de su estructura taxonómica, ambas a nivel suborden y superfamilia son idénticas y a partir de familia se observan las diferencias: 1) TEP presenta el valor más alto de Δ^+ que denota una baja relación entre sus especies en comparación al resto de las localidades (Moreno *et al.*, 2009) y su Λ^+ es la más baja, lo que significa un alto nivel de equidad entre los taxones (Warwick y Light, 2002), representado por 20 especies, 15 géneros y siete familias, con la distribución de la estructura taxonómica que se muestra en la figura 194.

2) HUA presenta el valor más bajo de Δ^+ respecto al resto de las localidades, lo que significa una alta relación entre sus especies, esto es asociado según Moreno *et al.* (2009) a que las especies tienen mayor relación a niveles taxonómicos bajos, por ejemplo varias especies pertenecen al mismo género o a la misma familia. La Λ^+ es la más alta de las localidades y significa un bajo nivel de equidad en estructura taxonómica la cual es representada por 16 especies, 10 géneros y seis familias (Fig. 195).

El conocer la representatividad de la riqueza en varios niveles taxonómicos más allá del nivel de especie en los sitios de estudio, permitió tener otra perspectiva de la diversidad de las localidades; por ejemplo, si sólo tomara en cuenta la riqueza de especies por sitio (ver última columna del cuadro 14), para estudios de conservación no se detectaría la importancia de TEP, y se podría sobrestimar la importancia de MIS. Complementar distintos puntos de vista, como la riqueza en varios niveles taxonómicos individualmente, aunado al conocimiento de la Δ^+ y de la Λ^+ de los mismos sitios de estudio respecto a la estructura taxonómica de la lista de una región o entidad, puede ser una característica usada como auxiliar en la toma de decisiones en el campo de la conservación y en los estudios de impacto ambiental, detectando cambios en la estructura taxonómica de comunidades y

ensamblajes que son imperceptibles con los valores de riqueza específica (Desrochers y Anand, 2004; Heino *et al.*, 2003, 2005b; Campbell y Novelo, 2007; Moreno *et al.*, 2009).

La localidad TLA es representativa bajo los tres enfoques, presentan la mayor riqueza taxonómica a través de los cinco niveles, una sobresaliente Δ^+ y una Λ^+ que tiende más a la equidad en su composición taxonómica respecto a la lista estatal, seguido de TEP, después se puede ver que MIS tiene una riqueza taxonómica alta y una Δ^+ ligeramente por arriba del promedio; mientras que TEN tiene una riqueza taxonómica baja, pero un Δ^+ por arriba del promedio de las demás y ambas localidades tienen la misma Λ^+ . CHA presenta una representación intermedia en todos los rubros. Los sitios ZAC, MOL y HUA presentan los valores más bajos en general.

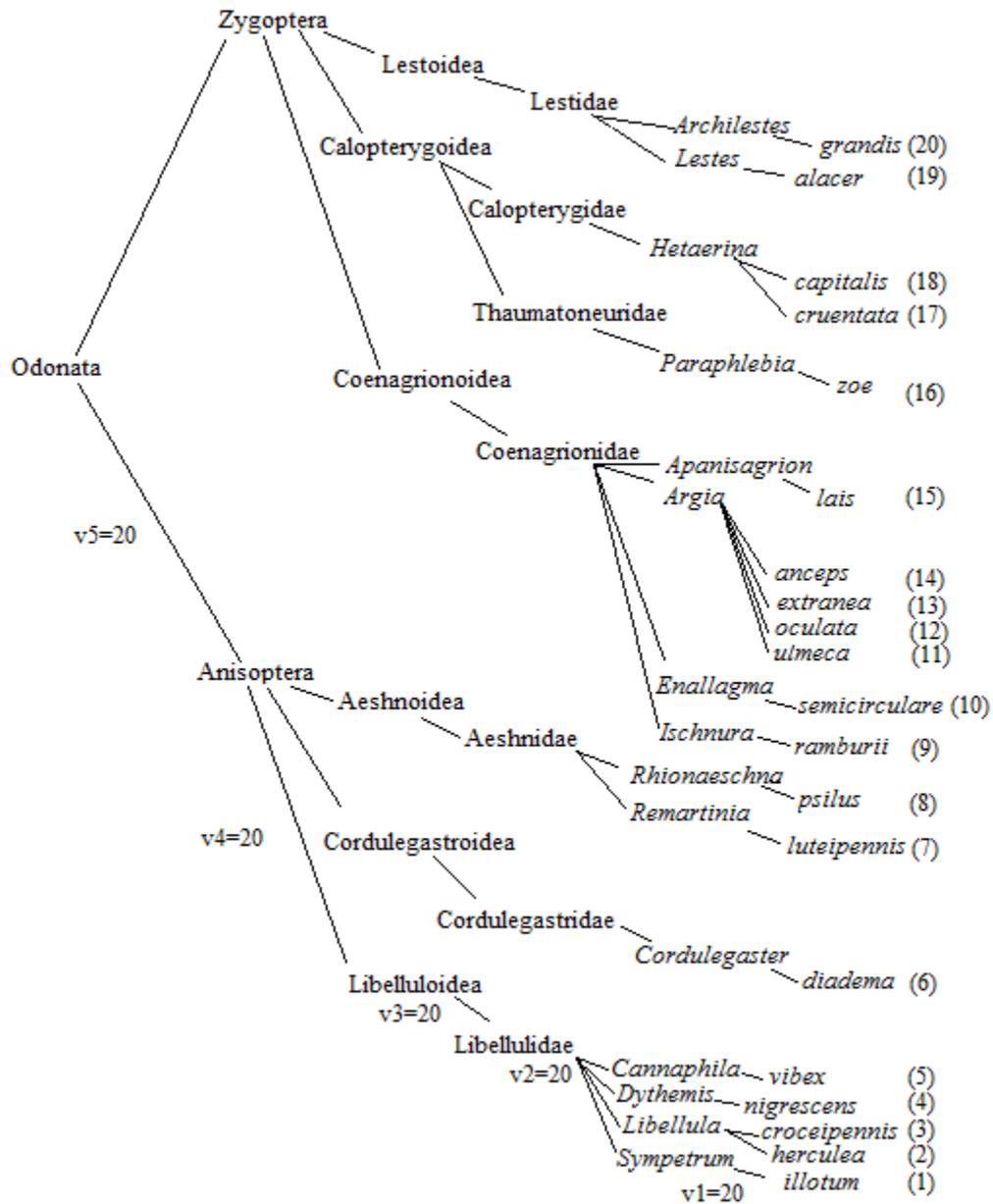


Figura 194. Ejemplo del cálculo de distintividad taxonómica (Δ^+) y su varianza (Λ^+) en la localidad de Chilijapa, Tepehuacán de Guerrero (TEP) de acuerdo a la estructura taxonómica del sitio (ver Cuadro 15). Los odonatos representantes del árbol taxonómico son divididos en cinco niveles taxonómicos. El peso entre pares de especies elegidas aleatoriamente es calculado, por ejemplo, como $\omega_{1,20} = \omega_{20,1} = v1 + v2 + v3 + v4 + v5 = 20 + 20 + 20 + 20 + 20 = 100$.

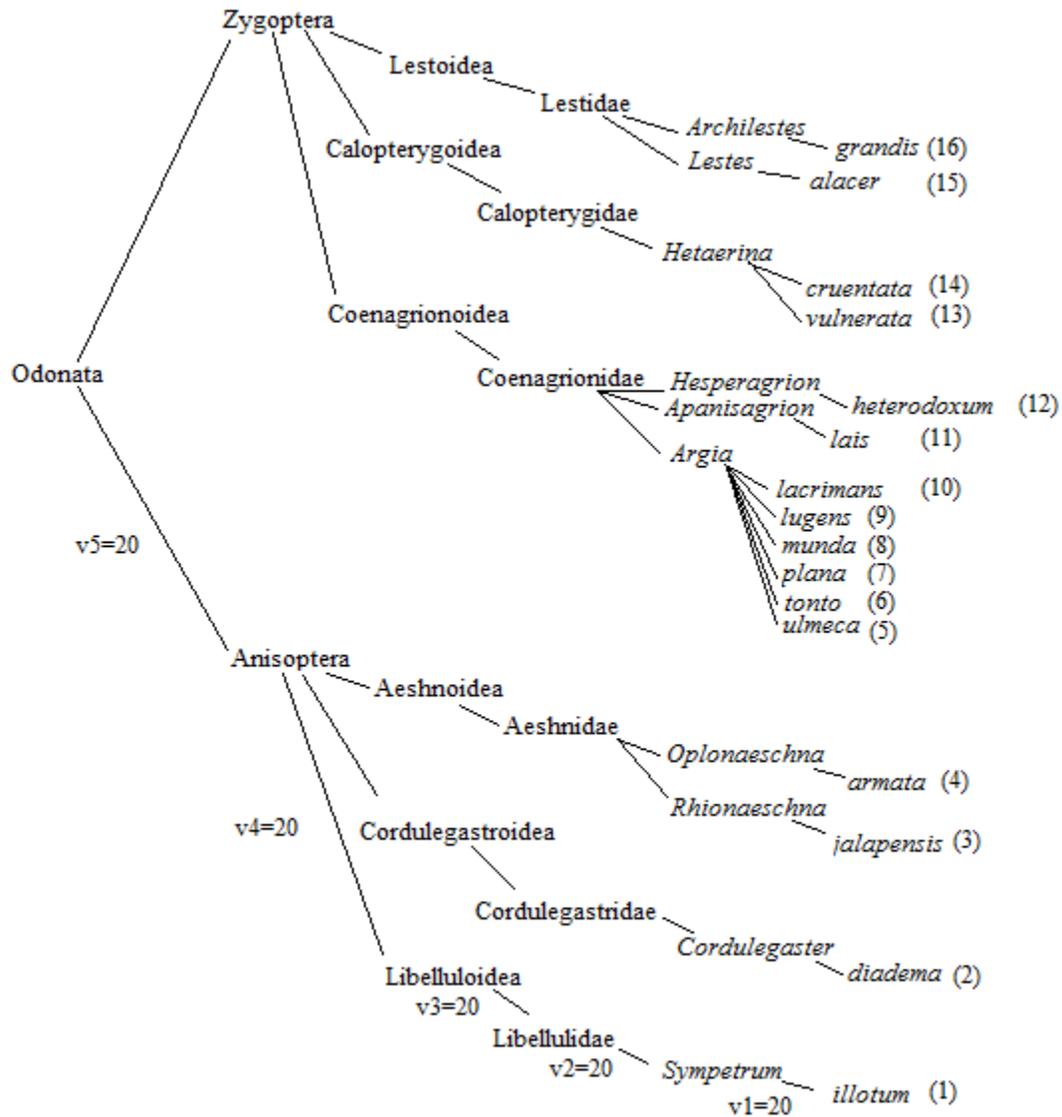


Figura 195. Ejemplo del cálculo de distintividad taxonómica (Δ^+) y su varianza (Δ^+) en la localidad Camino Carpinteros-La Selva km 2, Huayacocotla, Veracruz (HUA) de acuerdo a la estructura taxonómica del sitio (ver Cuadro 15). Los odonatos representantes del árbol taxonómico son divididos en cinco niveles taxonómicos. El peso entre pares de especies elegidas aleatoriamente es calculado, por ejemplo, como $\omega_{1,16} = \omega_{16,1} = v_1 + v_2 + v_3 + v_4 + v_5 = 20 + 20 + 20 + 20 + 20 = 100$.

7.5. Diversidad beta (β) espacial entre las localidades

Los resultados indican que las localidades tienden a ser diferentes en cuanto a su composición de especies. La disimilitud ($1-I_s$), muestra que de las 28 posibles relaciones de composición entre pares de localidades de la región, 22 tienen una disimilitud entre el 53 y 82.4%, y que sólo en seis casos presentan una disimilitud entre el 41.5 y 49% (Cuadro 16). El análisis de complementariedad sugiere que de las 28 combinaciones entre pares de localidades, 26 tienen una disimilitud entre el 60 y 90%, y sólo en dos casos se tiene una disimilitud ligeramente por debajo del 60% (Cuadro 17).

Cuadro 16. Matriz con los valores de disimilitud ($1-I_s$) entre los sitios, siendo 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas y 0 cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies. Las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).

	MIS	CHA	TEP	TLA	MOL	ZAC	HUA	TEN
MIS								
CHA	0.423							
TEP	0.429	0.488						
TLA	0.490	0.455	0.415					
MOL	0.600	0.563	0.656	0.530				
ZAC	0.728	0.757	0.579	0.582	0.613			
HUA	0.730	0.824	0.678	0.667	0.584	0.637		
TEN	0.688	0.725	0.616	0.613	0.579	0.715	0.715	

Cuadro 17. Matriz con los valores de complementariedad entre los sitios, siendo 1 cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas y 0 cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies. En la parte superior los valores se expresan en número de especies compartidas entre los sitios. Las abreviaciones son las mismas que corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).

	MIS	CHA	TEP	TLA	MOL	ZAC	HUA	TEN
MIS	24	13	12	12	7	6	5	5
CHA	0.594	21	10	12	7	5	3	4
TEP	0.600	0.655	18	12	5	8	5	5
TLA	0.657	0.625	0.586	23	8	9	6	6
MOL	0.750	0.720	0.792	0.693	11	6	5	4
ZAC	0.842	0.861	0.733	0.735	0.760	20	6	4
HUA	0.844	0.900	0.807	0.800	0.737	0.778	13	3
TEN	0.814	0.839	0.762	0.759	0.734	0.834	0.834	8

Los valores altos de diversidad beta en las localidades de los BMMR, coinciden con un estudio de odonatos realizado en ocho sitios con gradiente altitudinal en las montañas de la sierra de Coalcomán, Michoacán, en la vertiente del Pacífico, donde se obtienen valores del componente beta altos en la contribución a nivel paisaje (Novelo y Gómez-Anaya, 2009), por lo que se puede decir que ambas vertientes, la del Pacífico y la del Golfo con estudios de Odonata poseen una diversidad beta elevada, lo cual apoya la hipótesis de que México es un país beta diverso (Arita, 1997; Arita y Rodríguez, 2001; Rodríguez *et al.*, 2003; Halffter y Moreno, 2005; Novelo y Gómez-Anaya, 2009).

La diversidad beta es el enlace entre la diversidad local y regional (Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs, 2004), algunos autores comentan que se asocia a factores como la distancia entre sitios de muestreo y la heterogeneidad ambiental (Halffter y Moreno, 2005), el presente estudio sugiere que sí existe una relación con dichos factores, pero tal parece que ambos influyen en diferente medida según sean los escenarios. Se detectó en varios casos que conforme va aumentando la distancia entre las localidades (Cuadro 18, aproximación entre la distancia de las localidades de estudio en mínima distancia), existe una tendencia a incrementar los valores de complementariedad (Cuadro 17); pero si los lugares comparados tienen una heterogeneidad ambiental (transiciones con otros ambientes, gradientes altitudinales diferentes y cuerpos dulceacuícolas con distintas características) esto tiene un mayor peso que las distancias mismas entre sitios. Lo anterior ha sido observado en un gradiente altitudinal en la sierra de Coalcomán, Michoacán (Novelo y Gómez-Anaya, 2009). Otro aspecto no menos importante es que si se comparan sitios que se ubican en lugares con factores históricos distintos (por ejemplo lugares que estén cerca de una transición entre provincias biogeográficas) la tasa de recambio se incrementa (Arita, 1993, 1997).

Existen otros elementos poco entendidos que pueden influir en el recambio de especies entre sitios, como son el grado de conectividad por la distribución natural discontinua del BMM y la fragmentación por la influencia de las actividades antropogénicas (Haila, 2002; CONABIO, 2010), por lo que es necesario realizar en un futuro investigaciones de los efectos de la fragmentación, así como conocer el panorama y la ecología del paisaje actual de estos lugares para tener análisis más precisos.

Las localidades que tuvieron la más alta complementariedad como tendencia general respecto a todos los sitios son HUA, ZAC (Cuadro 17). La localidad de HUA con una disimilitud que oscila entre el 73.7 y 90% respecto a las otras localidades, es un lugar con un BMM con transición con bosque de *Pinus* y *Quercus* a una altitud entre 1,876-2,000 m (ningún otro lugar presenta ese nivel altitudinal y ni ese tipo de transición), tiene varias especies características de la provincia del Altiplano Mexicano probablemente por su cercanía a ella (*sensu* Morrone y Márquez, 2003). El caso de ZAC tiene una disimilitud que fluctúa entre 73.3 y 86.1% respecto a las siete localidades, es el único lugar que tuvo un hábitat de tipo léntico y es el que se encuentra más cercano a la provincia Altiplano Mexicano, con una gran parte de sus especies distribuidas principalmente en dicha provincia biogeográfica, lo cual seguramente influye para que MOL a 17.78 km con un BMM característico tenga una complementariedad de 76%.

Cuadro 18. Distancias en línea recta entre las localidades de estudio expresado en kilómetros (km), obtenidas con ESRI (1992-2000). Las abreviaciones son las mismas que corresponden al Cuadro 1.

	MIS	CHA	TEP	TLA	MOL	ZAC	HUA	TEN
MIS	0							
CHA	15.24	0						
TEP	27.96	15.91	0					
TLA	52.07	38.01	24.77	0				
MOL	56.78	47.73	32.06	26.85	0			
ZAC	74.36	64.97	49.13	37.98	17.78	0		
HUA	86.08	76.53	60.65	47.16	29.30	11.72	0	
TEN	125.34	115.18	99.27	83.14	68.76	50.79	39.46	0

Los pares de localidades que presentan las biotas con mayor complementariedad en la región son HUA y CHA con 90% (una distancia entre ambas de 76.53 km) y ZAC con CHA 86.1% (una distancia de 64.97 km), aquí en ambos casos se presentan nuevamente las localidades de HUA y ZAC, seguramente por los factores comentados en el párrafo anterior que los hacen tener una diferencia grande de su odonatofauna y esto en suma a que se compara con CHA, que es un BMM con transición a bosque tropical perennifolio a una altitud entre 500-850 m, lo que produce contrastes evidentes de diferencias entre sus biotas.

La localidad que presenta un patrón general de menor disimilitud cuando se comparó con las demás localidades es TLA, porque difiere entre un 58.6 y 80% según los índices de 1-Is y complementariedad (Cuadros 16 y 17). Algunas probables explicaciones que influyen en los resultados de TLA pueden ser: a) que es un sitio intermedio en distancias, ya que la más alejada es TEN a menos de 84 km (Cuadro 18), b) es un BMM sin transiciones por lo que tiende a compartir algunas especies con TEP, MOL y TEN, y c) tiene hasta 12 especies compartidas con sitios que cuentan con BMM y transición con bosque tropical perennifolio, como MIS y CHA, a pesar de que son sitios a menor altitud y que están a una distancia de 52.07 y 38.01 km respectivamente de TLA. Algo que puede influir en lo anterior es que TLA, según imágenes de Google (2015), aparentemente posee una mayor conectividad de fragmentos en la parte noroeste, pero habría que evaluarlo para encontrar un soporte a este argumento.

Los pares de localidades que presentan las biotas con menor complementariedad en la región son TLA y TEP con 58.6%, con una distancia entre ambas localidades de 24.77 km, siendo para TLA la localidad más próxima (Cuadro 18), ambos sitios son BMM sin transiciones, la altitud es similar en ambas y son localidades que no tienen compartidas muchas especies con el Altiplano Mexicano. Otros casos de baja complementariedad son CHA y MIS con 59.4% con una distancia de 15.24 km (las más cercanas en la parte norte), los dos lugares son BMM con transición a bosque tropical, con altitud por debajo de los 1,000 m. También destaca TEP y MIS con una disimilaridad de 60%, con una distancia entre ambas de 27.96 km, y aunque el primero es un BMM sin transiciones, la complementariedad no fue tan alta como en las localidades del sur.

Al hacer una comparación de las matrices de acuerdo con los dos índices se obtiene un patrón o grupo de cuatro localidades (MIS, CHA, TEP y TLA), que tienden a contar con una menor disimilitud entre ellas respecto a las demás, resulta que son las que se ubican más al norte de la región de estudio y por medio de Arc View (ESRI, 1992-2000) se encuentra que la distancia que existe entre ellas es baja desde el punto de vista de mínimas distancias (Cuadro 18). El grupo de las cuatro localidades más al sureste (MOL, HUA, ZAC y TEN), presentan valores más altos de disimilitud entre ellas, a pesar de que en muchos casos las distancias no son tan grandes y este fenómeno se ve de MOL hacia el sur.

7.5.1. Diversidad beta temporal en cada localidad y en los BMMR

La diversidad beta temporal fue obtenida por el análisis de complementariedad, con el enfoque de variación de las especies en época de sequía y de lluvias a través del conjunto de muestras de adultos en las ocho localidades y para la región. El análisis indicó que de las ocho localidades, se encontró que cuatro de ellas tienen una disimilitud en composición de especies en época de sequía y de lluvias entre el 60 y 82%, y otras cuatro tienen una disimilitud entre el 48 y 56% (Cuadro 19). Esto indica que también existe un recambio considerable de especies en la mayoría de las localidades individuales entre época de secas y de lluvias, lo cual sugiere que las especies se organizan en tiempo y en el espacio en ensamblajes (*sensu* Halffter y Moreno, 2005).

Cuadro 19. Número de especies en cada localidad y en los BMMR en época de sequía, lluvias y en ambas (tomando en cuenta los muestreos de adultos). Valores de disimilitud de beta temporal mediante complementariedad, siendo 1 cuando las especies en ambas épocas son completamente distintas y 0 cuando son idénticas en composición de especies. Las abreviaciones corresponden a las localidades de este trabajo (ver Cuadro 1).

Localidades	Riqueza de especies	Número de especies presentes en época de					β temporal valores de disimilitud
		Sequía (Total)	Sequía (Exclusivas)	Lluvias (Total)	Lluvias (Exclusivas)	Ambas épocas	
MIS	24	18	10	14	6	8	0.670
CHA	21	11	0	21	10	11	0.480
TEP	18	15	7	11	3	8	0.560
TLA	23	16	10	13	7	6	0.740
MOL	11	6	4	7	5	2	0.820
ZAC	20	16	7	13	4	9	0.550
HUA	13	7	1	12	6	6	0.540
TEN	8	6	4	4	2	2	0.750
BMMR	55 y 6 morfos	47	18	43	14	29	0.530

La más alta disimilitud entre la odonatofauna en época de sequía y lluvias se da en las localidades en donde el tipo de vegetación es el bosque mesófilo de montaña típico,

como MOL 82%, TEN 75% y TLA 74%; mientras que los valores más bajos de disimilitud fueron en las localidades con transiciones entre tipos de vegetación, como CHA 48% y HUA 54%, y para la única localidad de estudio de naturaleza léntica ZAC 55% (Cuadro 19).

Un patrón general de las localidades es que todas, en mayor o menor medida, presentan un conglomerado de especies constantes a lo largo de las dos épocas. Otro patrón encontrado es que en todas las localidades, con excepción de CHA y HUA (lugares con transición con otros tipos de bosques y altitudes), presentan una constancia en cuanto la riqueza de especies, igual o un poco inferior en la época de lluvias, por lo que los cambios mayores de la beta temporal en los sitios de BMM van más en función de la sustitución de las especies y no tanto en incremento o decremento en la riqueza de especies en cada época (Cuadro 19). En el caso de CHA, siendo una localidad de BMM con transición a bosque tropical perennifolio a menor altitud (entre 500-850 m), se observa un importante incremento de especies en época de lluvias y a la vez se mantiene la presencia de todas las especies de la época de sequía, siendo la localidad con menor disimilitud (Cuadro 19). HUA es otra localidad de transición con bosque de *Pinus* y *Quercus* con la mayor altitud entre 1,876-2,000 m, en donde se observa un moderado incremento de especies.

La estabilidad en el número y especies presentes en un lugar determinado puede ser diferentes a través del tiempo (Halffter y Moreno, 2005), tal consideración se puede apreciar en los BMMR en época de sequía y de lluvias con una disimilitud de 53% (Cuadro 19). En el caso de los muestreos de odonatos adultos en los BMMR, 29 especies se presentan en las dos épocas y conforman 47% del total. En época de lluvias se contaron 43 especies, de las cuales se detectó un componente de 14 exclusivas que representan el 23%, mientras que en época de sequía se encontraron 47 especies, con un componente exclusivo de 18 que constituyen el 30% (Cuadros 4 y 19).

El reemplazo de especies en estado adulto entre diferentes épocas en un mismo lugar o a nivel regional, puede ser explicado por varias causas: 1) el ciclo de vida de cada especie, hay una clasificación que se basa en el estado en el que la larva tiene su último invierno y el grado de sincronización de la emergencia, por lo que hay especies tipificadas

por ser de primavera (ciclo de vida tipo 1), de verano (ciclo de vida tipo 2) y obligatoriamente univoltinas (ciclo de vida tipo 3). Hay que tomar en cuenta aspectos como la diapausa en los odonatos (en algunos casos es opcional o facultativa ocurriendo en algún tiempo), la cual tiene un gran impacto en el patrón de desarrollo larval (etapa donde se da el mayor crecimiento llegando de 8 a 18 estadios, siendo el promedio 12), que dependiendo de su duración las especies pueden ser multivoltinas, voltinas o semivoltinas (Corbet y Brooks, 2008). Un ejemplo de lo anterior incluye a *Argia anceps*, *Paltothemis lineatipes* y *Pseudoleon superbus*, que fueron encontradas en arroyos de Zimapán, Hidalgo, en el que se detectan que son multivoltinas y sus ciclos de vida pueden ser tipificados como de especies de verano, *P. lineatipes* y *P. superbus* presentaron un periodo reproductivo largo y un desarrollo asincrónico de las poblaciones de larvas que provoca un solapamiento de generaciones (Novelo *et al.*, 2002).

2) Los cambios en el clima influyen en muchas variables como temperatura, luz, disponibilidad de recursos, entre otras, esto a su vez determina los mecanismos de respuesta de las especies que están correlacionados con la curva de emergencia de los odonatos y cuando se observan como adultos en las localidades, también se tiene que considerar que los cuerpos lóticos fluyen y algunas especies pueden emerger en otros sitios distintos en donde llevaron a cabo su vida de larva (Corbet, 1999).

Finalmente, conociendo lo anterior y al considerar que Halffer y Moreno (2005) han encontrado, en términos de estabilidad del ensamble, que existen comunidades con baja diversidad beta temporal, con pocos cambios si no hay variaciones en el medio físico, y comunidades con alta diversidad beta temporal porque cambian fácilmente, debido a que su composición está fuertemente afectada por procesos estocásticos. En el caso de los odonatos son un grupo que la mayor parte de su ciclo de vida se lleva a cabo en el agua y que las especies de diversos linajes tienen alta sensibilidad a cambios que aparentemente a otros grupos los afecta en menor grado (Corbet, 1999), como la modificación del movimiento del agua y su velocidad en ríos, el porcentaje de oxígeno disuelto, pH, temperaturas del agua, conductividad, profundidad, tipo de sedimentos entre otros, lo que favorece que existan grupos de especies que por sus ciclos de vida y su respuesta a la regulación estacional tengan una dinámica diferente (Corbet y Brooks, 2008; Gómez-

Anaya, 2008), a pesar de que los BMM son reconocidos por tener una estabilidad ambiental por estar inmersos entre la nubosidad por tiempo prolongado, tener precipitaciones altas y rangos de temperaturas sin grandes fluctuaciones (Gual y Rendón, 2014); por lo tanto, se pueden observar especies que se encuentran en ambas épocas en estado adulto, pero también un componente de especies exclusivas de alguna época (Novelo y Gómez-Anaya, 2009), lo cual se traduce en valores altos de beta temporal.

Una consideración importante es que aparte de los factores ecológicos mencionados, las especies encontradas en los BMMR, de acuerdo a los estudios biogeográficos de este estudio incluyen una mezcla de especies, unas son de amplia distribución en el continente Americano, otras tienen afinidad biogeográfica Neártica o Neotropical, algunas son exclusivas de la Zona de Transición Mexicana (ZTM) (Halffter, 1976; Halffter *et al.*, 2008); otras más son de distribución restringida a determinadas provincias bióticas (Morrone, 2001, 2006), lo cual se traduce en ciclos e historias de vida con fenologías diferentes que se ensamblan en estos lugares con diferente sincronía.

7.6. Análisis de los patrones de distribución por el método Panbiogeográfico

En el presente estudio, son identificadas 60 especies para los BMMR. De éstas, por primera vez al compilar los registros se conoce que seis especies (10%) son de distribución amplia en el continente Americano, ya que se ubican en provincias Neárticas más allá del norte de México (*sensu* Dice, 1943), en todos los componentes y provincias mexicanas de acuerdo a la regionalización biogeográfica del país sugerida por Morrone y Márquez (2003) (Fig. 196), y también se encuentran ampliamente distribuidas en la región Neotropical en la mayor parte de Sudamérica (Cuadro 20, Fig. 197).

También son identificadas por primera vez nueve especies (15%) que tienen distribución amplia en México, en cuatro de los cinco componentes bióticos, con excepción del Antillano (Fig. 196) y la mayoría con presencia en Centroamérica o hasta Sudamérica, además de registros al norte del país y sur de Estados Unidos de América. Por lo que, del total de las especies recolectadas en los BMMR, al menos 25% se encuentran en todo el país excepto, en algunos casos, en la Península de Yucatán (Cuadro 20, Fig. 198).

Se realizaron 45 trazos individuales sobre mapas con la propuesta de Morrone y Márquez (2003), de los cuales se ilustran tres de los más representativos como ejemplo de cada trazo generalizado (se incluye también tres trazos para cada sub-patrón encontrado), en el caso de los trazos generalizados soportados por dos trazos individuales se representan ambos, se incluyen líneas discontinuas hacia el norte o sur de México que indican hacia donde continua el trazo, sin señalar alguna orientación del mismo (Figs. 199, 201, 203, 205, 207, 209, 211, 213, 215, 217, 219). El análisis de estos trazos individuales permitió definir ocho trazos generalizados, de los cuales el quinto presenta tres sub-patrones y el sexto dos. Un sub-patrón es considerado en este estudio aquel que parcialmente forma parte de un trazo generalizado, sin coincidir en su totalidad, y no adecuándose completamente, por lo cual no adquiere aún la identidad de un trazo generalizado independiente de acuerdo con los datos disponibles, ya que no se cuenta con la información completa de los trazos individuales a una escala mayor que permita identificarlos con mayor fineza (Asiain *et al.*, 2015).

El primer trazo generalizado está integrado por la combinación de tres componentes bióticos: Neártico Continental, Neártico Californiano y Mexicano de Montaña (NCO-NCA- MMO), éste se sustenta por los trazos individuales de dos especies (Fig. 200). El segundo trazo generalizado lo conforman los tres componentes bióticos: Neártico Continental, Mexicano de Montaña y Mesoamericano (NCO-MMO-MES) y está soportado también por los trazos individuales de dos especies (Fig. 202).

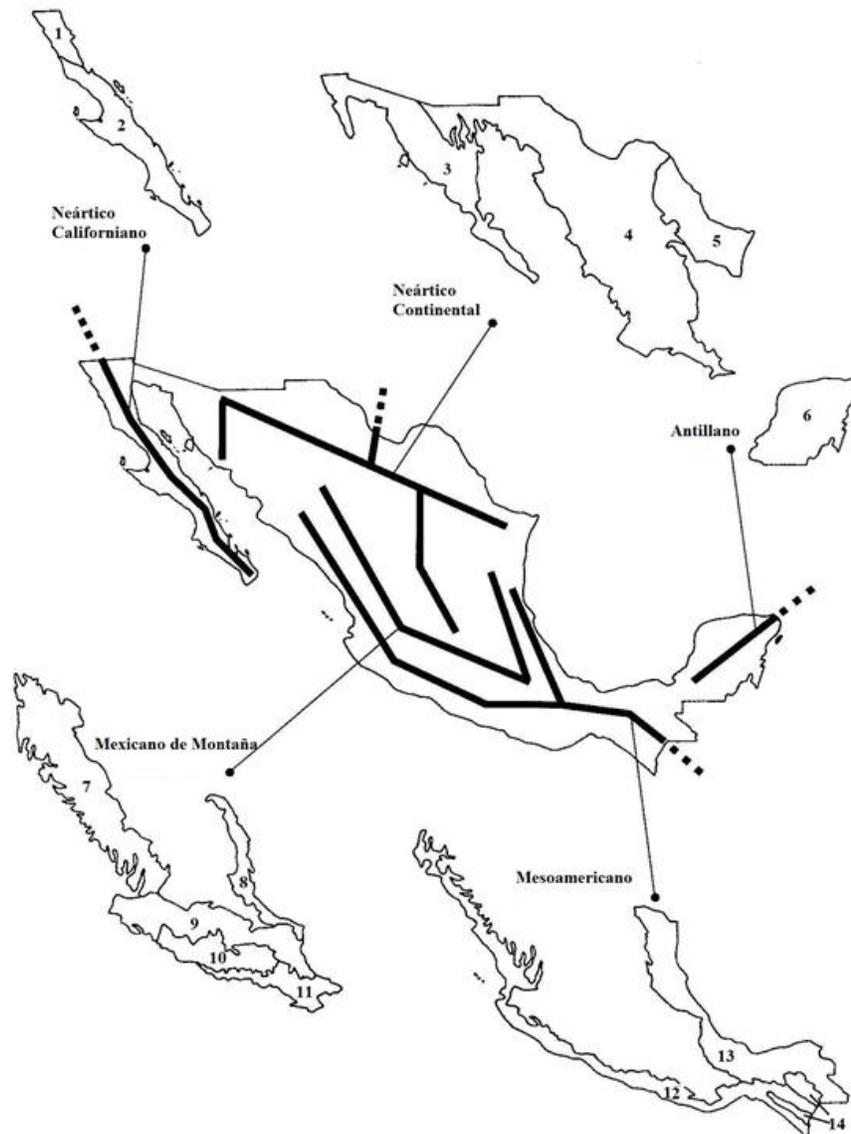
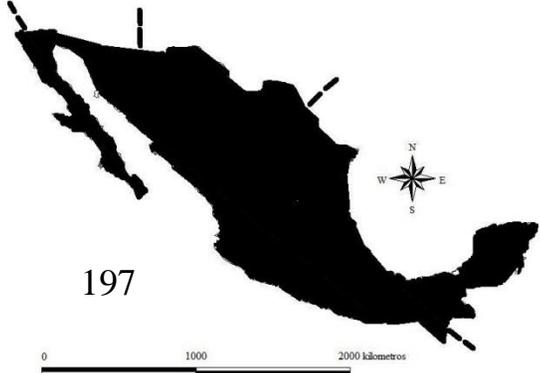
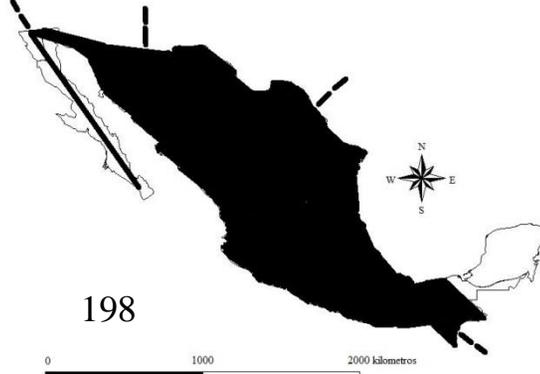


Figura 196. Componentes bióticos y trazos generalizados principales de la biota mexicana. NCA. Neártico Californiano; NCO. Neártico Continental; ANT. Antillano; MMO. Mexicano de Montaña; MES. Mesoamericano. Las provincias que los integran. 1. California; 2. Baja California; 3. Sonora; 4. Altiplano Mexicano; 5. Tamaulipas; 6. Península de Yucatán; 7. Sierra Madre Occidental; 8. Sierra Madre Oriental; 9. Eje Volcánico Transmexicano; 10. Cuenca del Balsas; 11. Sierra Madre del Sur; 12. Costa del Pacífico Mexicano; 13. Golfo de México; 14. Chiapas. (tomado de Morrone y Márquez, 2003).

Cuadro 20. Especies de la región consideradas de distribución amplia en el continente Americano y en México.

Distribución amplia	Especies	Representación geográfica
<p style="text-align: center;">1</p> <p>En provincias Neárticas más allá del norte de México, en todos los componentes mexicanos y ampliamente distribuido en la región Neotropical hasta Sudamérica</p>	<p><i>Archilestes grandis</i> <i>Ischnura ramburii</i> <i>Micrathyria didyma</i> <i>Orthemis discolor</i> <i>Rhionaeschna psilus</i> <i>Telebasis salva</i></p>	
<p style="text-align: center;">2</p> <p>En provincias Néarticas más allá del norte de México, en todos los componentes mexicanos con excepción del componente Antillano y la mayoría con presencia en Centroamérica o hasta Sudamérica</p> <p>(NCO-NCA-MMO-MES)</p>	<p><i>Enallagma praevarum</i> <i>Ischnura denticollis</i> <i>Libellula croceipennis</i> <i>Argia lugens</i> <i>Dythemis nigrescens</i> <i>Macrothemis pseudimitans</i> <i>Remartinia luteipennis</i> <i>Sympetrum illotum</i> <i>Paltothemis lineatipes</i></p>	

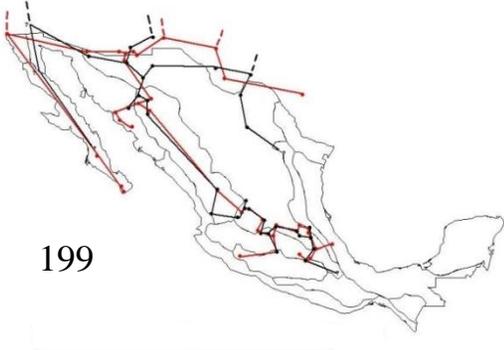
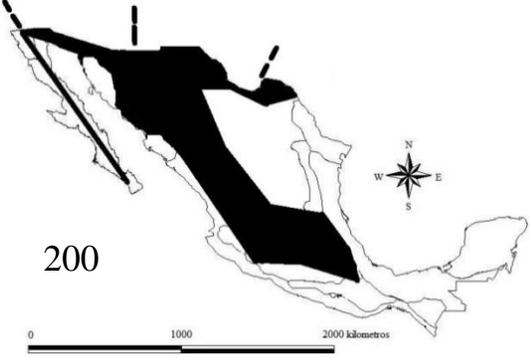
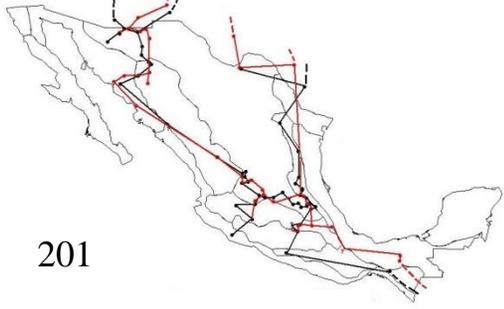
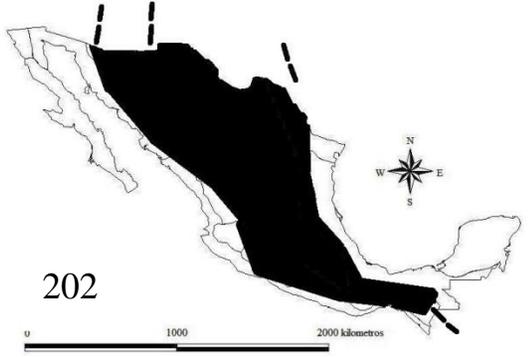
El tercer trazo generalizado se conforma por el componente Mexicano de Montaña, el Antillano y el Mesoamericano (MMO-ANT-MES), y está soportado por cinco trazos individuales (Fig. 204, Cuadro 21). Los resultados anteriores señalan que al menos un 15% de especies de la región se encuentran inmersas en tres componentes bióticos.

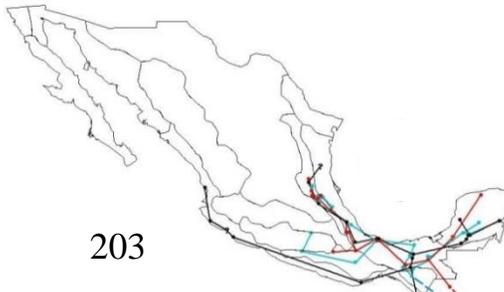
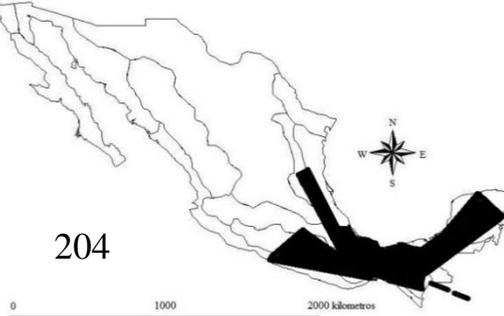
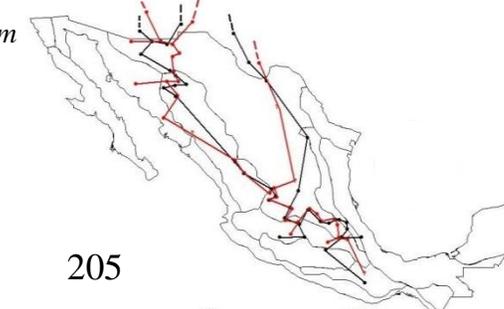
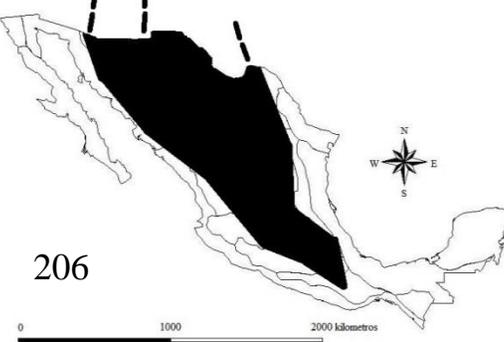
El cuarto trazo generalizado incluye al componente Neártico Continental y al Mexicano de Montaña (NCO-MMO), soportado por los trazos individuales de dos especies (Fig. 206). El quinto trazo generalizado corresponde al componente Mexicano de Montaña y al Mesoamericano (MMO-MES), sustentado por la distribución congruente de 16 especies, las cuales además se catalogan en tres sub-patrones (Figs. 208, 210, 212). Estos dos últimos trazos generalizados sugieren que 30% de las especies de la región se ubican en al menos dos componentes bióticos.

Lo anterior revela que, además de las 15 especies (25%) de distribución amplia en México y en gran parte del continente Americano, existe un conjunto de 27 especies (45%) que se encuentran en dos o tres componentes bióticos mexicanos, lo que indica que 70% de las libélulas conocidas en la región tienen áreas de distribución extensas, que comprenden una superficie considerable de México, la cual incluye siempre al componente Mexicano de Montaña y al menos un componente más.

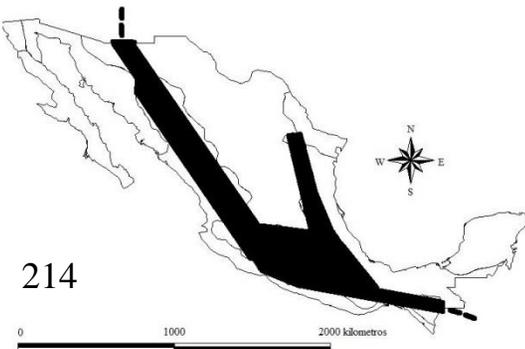
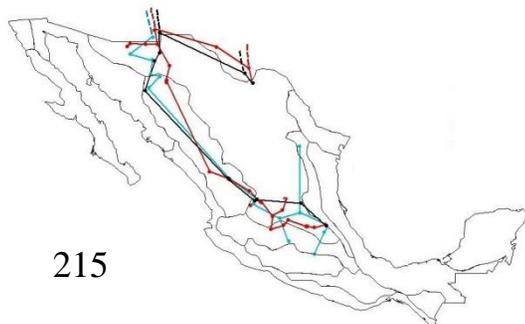
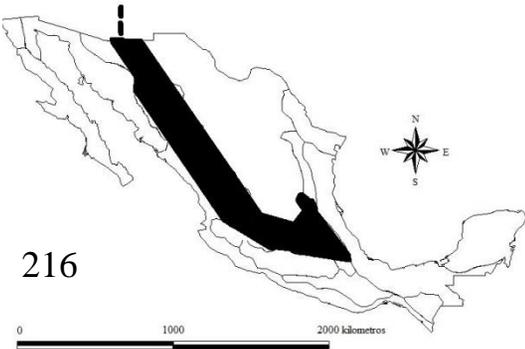
En menor proporción se encuentran especies con distribución restringida en algún componente o provincia biótica (*sensu* Morrone, 2001, 2006). Por ejemplo, en el presente estudio el sexto trazo generalizado, que corresponde al componente Mexicano de Montaña (MMO), se sustenta en los trazos individuales de 12 especies incluidas en dos sub-patrones (Figs. 214, 216); mientras que los trazos generalizados más restringidos a un área, fueron el séptimo, que está conformado por la parte norte y centro de la provincia Sierra Madre Oriental (SMO), con algunos registros en la provincia del Golfo de México (GOL), el cual se sustenta con dos trazos individuales (Fig. 218), y el octavo, que es exclusivo de la parte sur de la SMO y algunos registros en la transición con el GOL, que es soportado por cuatro trazos individuales (Fig. 220). Este conjunto de 18 especies representa el 30% de todas las libélulas analizadas, con distribución restringida al componente Mexicano de Montaña (Cuadro 21).

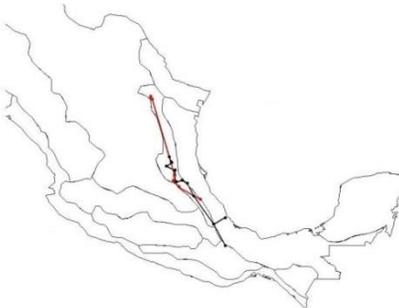
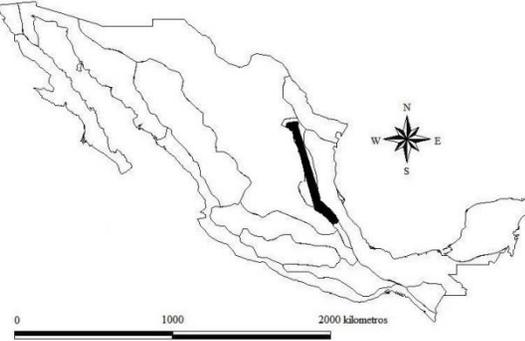
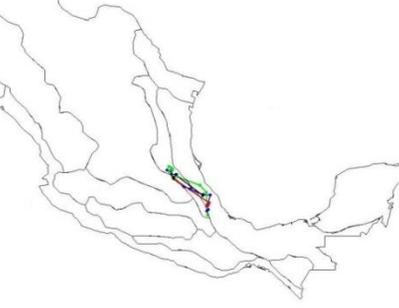
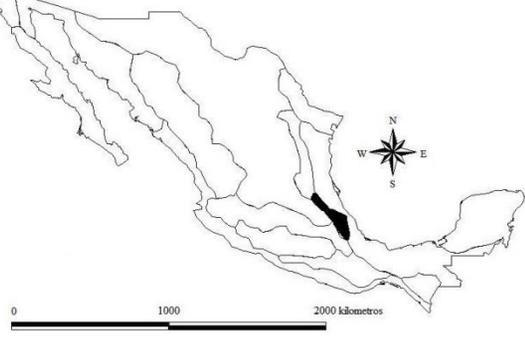
Cuadro 21. Trazos generalizados detectados con la congruencia de los trazos individuales de las especies de libélulas, el mapa base es la propuesta de Morrone y Márquez (2003). Los colores que se encuentran al lado de las especies corresponden a los trazos individuales representativos y las líneas punteadas de los trazos indican que la distribución es continua. Cada mapa incluye su número de figura.

Incluye los siguientes componentes	Especies	Trazos individuales representativos	Trazos generalizados
1	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Libellula saturata</i> • <i>Rhionaeschna multicolor</i> 	 <p>199</p>	 <p>200</p>
2	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Argia plana</i> • <i>Lestes alacer</i> 	 <p>201</p>	 <p>202</p>

Incluye los siguientes componentes	Especies	Trazos individuales representativos	Trazos generalizados
<p>3</p> <p>Mexicano de Montaña</p> <p>Antillano</p> <p>Mesoamericano</p> <p>(MMO-ANT-MES)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Ischnura capreolus</i> • <i>Libellula herculea</i> • <i>Argia frequentula</i> <i>Acanthagrion quadratum</i> <i>Perithemis domitia</i> 	<p>203</p> 	<p>204</p> 
<p>4</p> <p>Neártico Continental</p> <p>Mexicano de Montaña</p> <p>(NCO-MMO)</p>	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Hesperagrion heterodoxum</i> • <i>Ischnura demorsa</i> 	<p>205</p> 	<p>206</p> 

Incluye los siguientes componentes	Especies	Trazos individuales representativos	Trazos generalizados
5			
Mexicano de Montaña	sub-patrón 1		
Mesoamericano (MMO-MES)	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Argia chelata</i> • <i>Cannaphila vibex</i> • <i>Hetaerina infecta</i> <i>Pseudostigma aberrans</i> 	<p>207</p>	<p>208</p>
	sub-patrón 2		
	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Brechmorhoga vivax</i> • <i>Hetaerina capitalis</i> • <i>Phyllogomphoides suasus</i> <i>Hetaerina cruentata</i> <i>Mecistogaster ornata</i> 	<p>209</p>	<p>210</p>
	sub-patrón 3		
	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Argia ulmea</i> • <i>Brechmorhoga pertinax</i> • <i>Rhionaeschna jalapensis</i> <i>Argia anceps</i> <i>Argia cuprea</i> <i>Argia extranea</i> <i>Argia oculata</i> 	<p>211</p>	<p>212</p>

Incluye los siguientes componentes	Especies	Algunos trazos individuales representativos	Trazos generalizados
6	Mexicano de Montaña (MMO)	<p data-bbox="483 311 630 344">sub-patrón 1</p> <ul data-bbox="483 349 777 641" style="list-style-type: none"> • <i>Argia lacrimans</i> • <i>Brechmorhoga tepeaca</i> • <i>Oplonaeschna armata</i> <i>Apanisagrion lais</i> <i>Argia tarascana</i> <i>Cordulegaster diadema</i> <i>Enallagma semicirculare</i> <i>Erpetogomphus elaps</i> <i>Hetaerina vulnerata</i> <p data-bbox="850 560 913 592">213</p> 	<p data-bbox="1354 560 1417 592">214</p>  <p data-bbox="1354 625 1732 649">0 1000 2000 kilómetros</p>
		<p data-bbox="483 787 630 820">sub-patrón 2</p> <ul data-bbox="483 824 808 917" style="list-style-type: none"> • <i>Argia munda</i> • <i>Argia fumipennis violacea</i> • <i>Argia tonto</i> <p data-bbox="850 998 913 1031">215</p> 	<p data-bbox="1354 998 1417 1031">216</p>  <p data-bbox="1354 1079 1732 1104">0 1000 2000 kilómetros</p>

Incluye las siguientes provincias	Especies	Trazos individuales representativos	Trazos generalizados
<p data-bbox="367 316 388 349">7</p> <p data-bbox="210 381 577 552">Sierra Madre Oriental con algunos registros en la transición con el Golfo de México (SMO norte-centro)</p>	<ul data-bbox="588 389 913 649" style="list-style-type: none"> • <i>Palaemnema paulicoba</i> • <i>Erpetogomphus liopeltis</i> (faltan registros de esta especie en la parte sur de la SMO, pero es muy probable que sea por falta de muestreos) 	 <p data-bbox="997 714 1060 755">217</p>	 <p data-bbox="1459 714 1522 755">218</p>
<p data-bbox="367 787 388 820">8</p> <p data-bbox="210 852 577 1055">Sureste de México (sur de la Sierra Madre Oriental, con algunos registros en la transición con el Golfo de México) (SMO parte sur)</p>	<ul data-bbox="588 860 913 1047" style="list-style-type: none"> • <i>Archilestes regalis</i> • <i>Brechmorhoga latialata</i> • <i>Erpetogomphus erici</i> • <i>Paraphlebia zoe</i> 	 <p data-bbox="997 1161 1060 1201">219</p>	 <p data-bbox="1459 1161 1522 1201">220</p>

Al analizar los componentes bióticos de una forma individual, el componente Mexicano de Montaña fue el más representativo, dado que el área de estudio se encuentra inmersa en éste y las 60 especies están presentes en dicho componente; 38 de éstas se encuentran además en el componente Mesoamericano, seguido por 21 especies en el Neártico Continental, 17 en el Neártico Californiano y 11 en el Antillano (Cuadros 20 y 21).

La representación general de las especies en los BMMR es la siguiente: el mejor representado es el quinto trazo generalizado (MMO-MES) con 16 especies (27%, incluidas en tres sub-patrones), seguido del sexto trazo (MMO) con 12 especies (20%, incluidas en dos sub-patrones), después se encuentra el conjunto de especies de distribución amplia en México (incluye cuatro componentes NCO-NCA-**MMO**-MES, Cuadro 20) con nueve especies (15%), a este conjunto le sigue otro de distribución amplia en el continente Americano con seis especies (10%), seguido del trazo generalizado tres (MMO-ANT-MES) con cinco especies (9%) y el octavo trazo generalizado (SMO_{sur}) con cuatro especies (7%). Los trazos generalizados primero, segundo, cuarto y séptimo, sólo incluyen dos especies cada uno (Fig. 221).

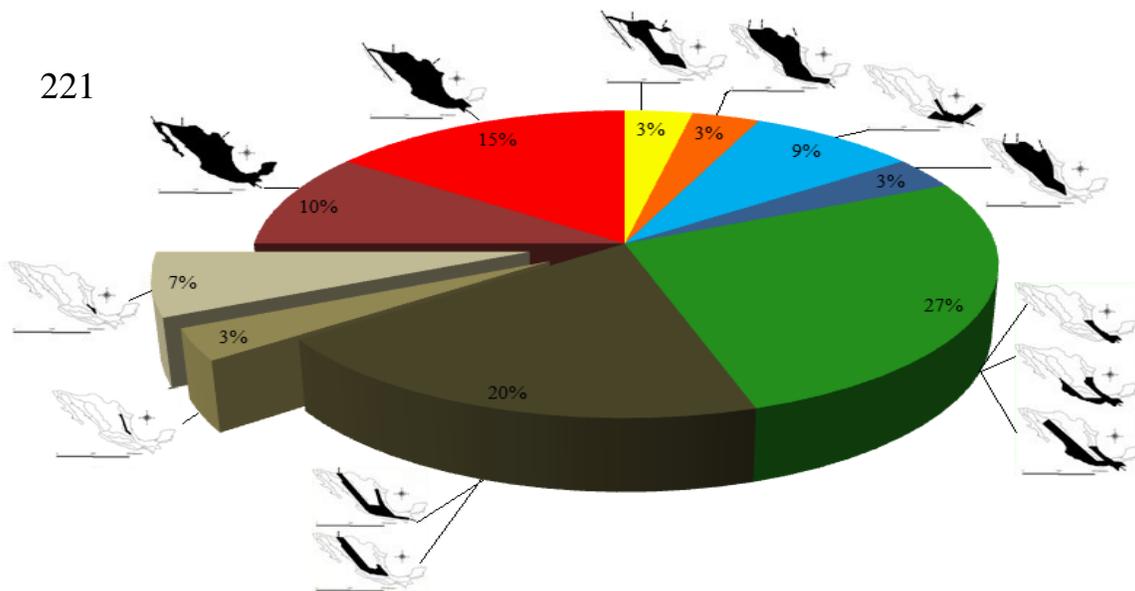


Figura 221. Porcentaje de especies que representan cada trazo generalizado de la región. El número de trazo generalizado corresponde a lo mencionado en el Cuadro 22 y coincide con el color asignado a continuación: 1 (amarillo) 2 (naranja) 3 (azul claro) 4 (azul oscuro) 5 (verde) 6 (gris oscuro) 7 (gris claro) 8 (gris muy claro). En el caso del color: rojo representan a las especies de distribución amplia en México y el rojo oscuro indica a las especies de distribución amplia en el continente Americano.

En el primer trazo generalizado (NCO-NCA-MMO), se observa un área geográfica con carencia de registros en la región centro y noreste de México que no forma parte del mismo (Fig. 200), debido tal vez a la ausencia de registros en toda esa zona porque no se han realizado estudios; prueba de ello es que en el norte de dicha área, en Texas, Nuevo México y Arizona, las especies *Libellula saturata* y *Rhionaeschna multicolor* están registradas, con su límite septentrional en el noroeste de Estados Unidos de América e inclusive la última especie llega hasta el suroeste de Canadá. En cuanto al límite meridional del trazo generalizado es la porción norte de Oaxaca, México (Dunkle, 2000; Paulson, 2009).

El segundo trazo generalizado (NCO-MMO-MES), se extiende hacia el norte de México en un área considerable (Fig. 202), las especies que lo conforman han sido reportadas hasta el centro y sur de Estados Unidos de América, el sur de México y hasta Centroamérica (Paulson, 2009).

El tercer trazo generalizado (MMO-ANT-MES) tiene forma de “K” (Fig. 204), dado que se extiende hacia el norte de México en forma de horqueta por el oriente y el occidente, pero también tiene una presencia marcada en la Península de Yucatán, algo que es similar a una variante de un trazo generalizado en forma de “Y” observado en algunos escarabajos (Morón y Márquez, 2012). Ciertas especies, como *Ischnura capreolus* y *Perithemis domitia*, han sido reportadas en las Antillas (Paulson, 1983 [actualizado a 30.I.2015]); además, su distribución se extiende hasta el sur de Chiapas, en todo Centroamérica y en la porción norte de Sudamérica.

El cuarto trazo generalizado (NCO-MMO) tiene una forma similar al primero (Fig. 206), y se diferencia de él porque no incluye a la península de Baja California en México, ya que en California y el oriente de Estados Unidos de América no se han registrado a *Hesperagrion heterodoxum* e *Ischnura demorsa*, pero sí se conocen del nor-oriente de Arizona, Colorado, Nevada, Nuevo México y oriente de Texas. Por lo tanto, estas especies no se encuentran a mayores latitudes, como las del trazo generalizado uno (Dunkle, 2000; Manolis, 2003; Paulson, 2009). En México alcanza su límite meridional en las tierras altas de Oaxaca.

El quinto trazo generalizado (MMO-MES) contiene tres sub-patrones, el primero (Fig. 208), consiste en una distribución desde el sur del país hacia el oriente del mismo por el Golfo de México (GOL), el este de la Sierra Madre del Sur (SMS) y la porción sur de la Sierra Madre Oriental (SMO). Este sub-patrón coincide con el sub-patrón Mesoamericano-Sur oriente de México reportado por Asiain *et al.* (2015), que reconocen en escarabajos al menos 21 especies de Staphylinidae, ocho de Melolonthidae, dos de Scarabaeidae y una de Cerambycidae, Curculionidae, Lampyridae, y Lycidae. El segundo sub-patrón (Fig. 210), incluye la porción oriente y la occidente del país a manera de horqueta, por el oriente incluye al GOL y la parte sur de la SMO, y en la porción occidente a la SMS, la Costa del Pacifico Mexicano (CPM) y algunas partes del occidente del Eje Volcánico Transmexicano (EVT); esto coincide con el sub-patrón Mesoamericano-Sur oriente y Sur occidente de México de Asiain *et al.*, (2015), en el que se reconocen cinco especies de Staphylinidae, cuatro de Melolonthidae y una especie de Cerambycidae, Curculionidae, Lampyridae y Scarabaeidae. El tercer sub-patrón (Fig. 212), incluye al anterior, pero por el occidente llega hasta la parte sur de la provincia de Sonora (SON) y gran parte de la Sierra Madre Occidental (SMOc), e inclusive en la parte oriental varias especies también se pueden distribuir más al norte que en el patrón anterior a manera de “Y mayúscula”. Este sub-patrón es equivalente a lo que Asiain *et al.* (2015) reconocen como un sub-patrón Mesoamericano *sensu lato*, que sustentaron en la distribución congruente de cuatro especies de Melolonthidae, una de Scarabaeidae, dos de Silphidae y ocho de Staphylinidae. En todos los sub-patrones los trazos se continúan hacia Centroamérica.

El trazo generalizado seis (MMO), incluye el componente Mexicano de Montaña, que contiene dos sub-patrones. El primero, en sentido estricto, incluye las montañas del sur de Estados Unidos de América, las montañas representadas en el componente MMO (*sensu* Morrone y Márquez, 2003), las tierras altas de Chiapas y la parte norte de Centroamérica (Fig. 214), lo cual concuerda con la Zona de Transición Mexicana (ZTM) mencionada por Halfpeter (1976). El segundo sub-patrón (Fig. 216), incluye también las montañas del sur de Estados Unidos de América, pero del componente MMO sólo las montañas de la SMOc, EVT y la parte sur de la SMO. No se tiene prueba de que todas las especies lleguen a la parte norte de la SMO, solo se sabe que algunas especies se han registrado en una serie de

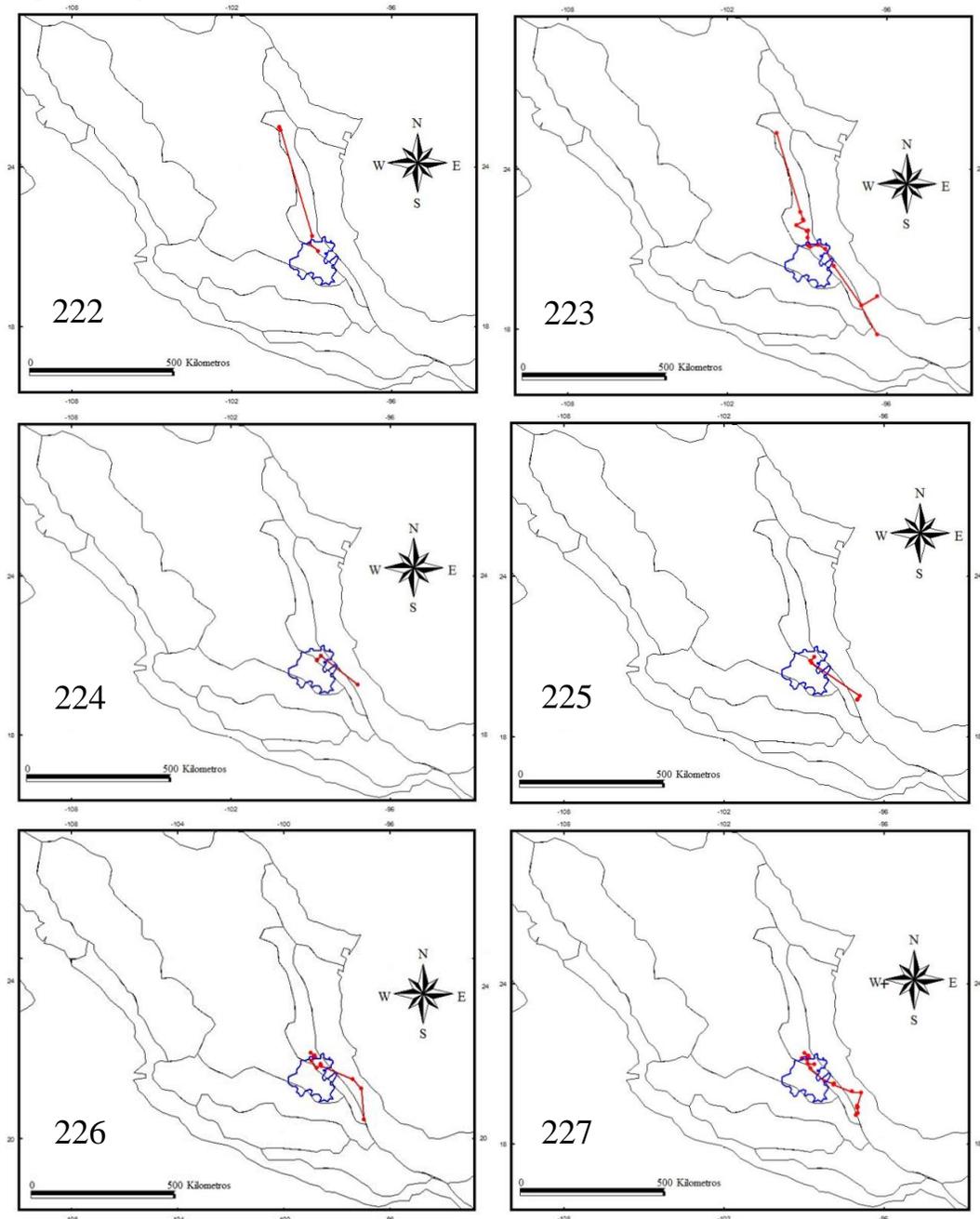
montañas aisladas en el norte de Coahuila, en la frontera con Nuevo México y Texas (Abbott, 2005).

El trazo generalizado siete SMO (norte-centro) (Fig. 218) tiene congruencia en la porción más norteña y centro de la SMO con *Erpetogomphus liopeltis* y *Palaemnema paulicoba*, aunque existe la posibilidad que falten aún registros de esta última al sur de la SMO (si se encontraran esos registros el trazo soportaría a la provincia completa de la SMO). El caso del trazo individual de *E. liopeltis* tiene como límite meridional la parte norte del estado de Hidalgo, extendiéndose hasta los estados de Coahuila y Nuevo León (Fig. 222), este es un patrón conocido por varias especies de insectos, peces, reptiles y plantas del estudio biogeográfico realizado por Marshall y Liebherr (2000) y en coleópteros (Márquez y Morrone, 2004), por lo cual puede existir la posibilidad de que solo se encuentre en dicha porción. Por otra parte, *Palaemnema paulicoba* (Fig. 223) se encuentra en toda la SMO, con un registro en la provincia GOL y en la SMS hasta la Sierra de Juárez (norte de Oaxaca); esto tampoco se observó en el resto de las libélulas, pero sí coincide con algunos taxones de plantas y de coleópteros (Luna *et al.*, 1999; Márquez y Morrone, 2004). El registro en Nuevo León indica el límite de distribución septentrional de la familia Platystictidae y del género *Palaemnema* por la vertiente oriente de México.

El octavo trazo generalizado (SMO-sur) (Fig. 220) es el más pequeño y restringido a la porción sur de la SMO, con registros de transición con GOL. Se encuentra soportado por los trazos individuales de *Archilestes regalis*, *Brechmorhoga latialata*, *Erpetogomphus erici* y *Paraphlebia zoe* (Figs. 224-227). Un resultado similar ha sido reportado con varios taxones endémicos de plantas vasculares (Luna *et al.*, 1999) y al menos 32 taxones de Coleoptera de las familias Melolonthidae, Passalidae, Phengodidae, Scarabaeidae y Staphylinidae (Márquez y Morrone, 2004), con especies como *Bolbelasmus rotundipennis*, *Chrysina peruviana*, *Neoathyreus mixtus*, *Peplomicrus mexicanus* y *Plusiotis badeni*. Con el análisis de coleópteros, este patrón ha sido definido como sur-oriente de México (Márquez y Asiain, 2012; Morón y Márquez, 2012).

Una vez conocidos los trazos generalizados, se identificó si dos o más de ellos se interceptan o sobreponen en la región de estudio; lo primero que se observa es que los ocho

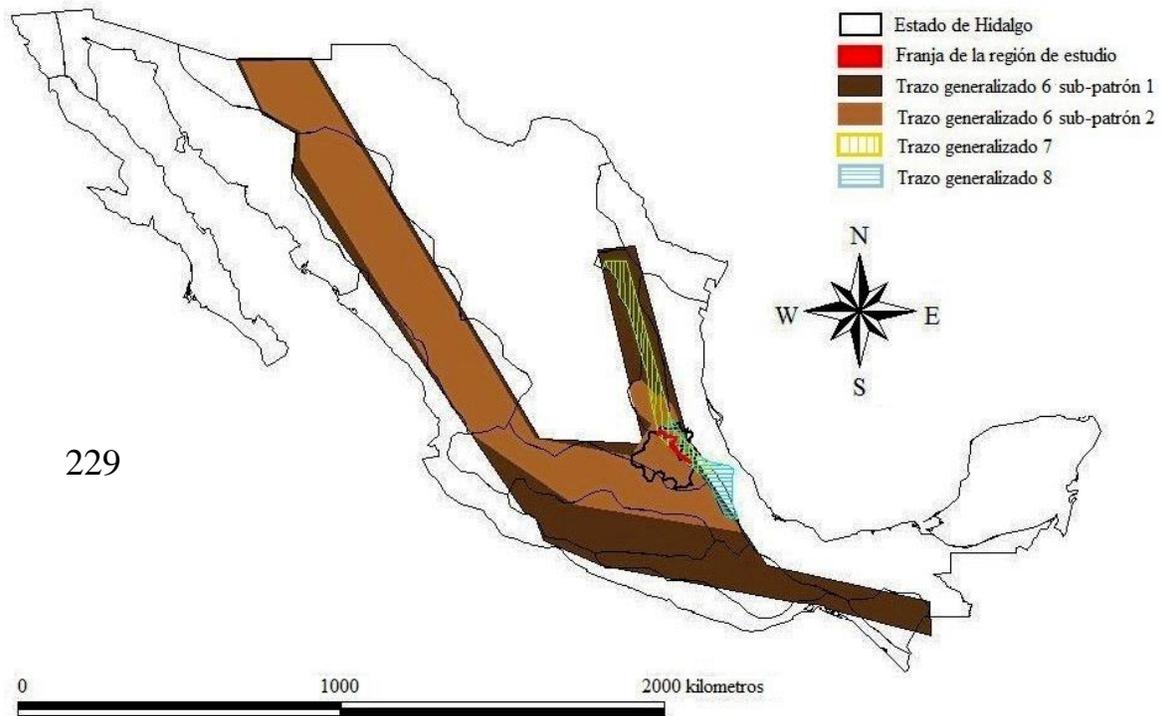
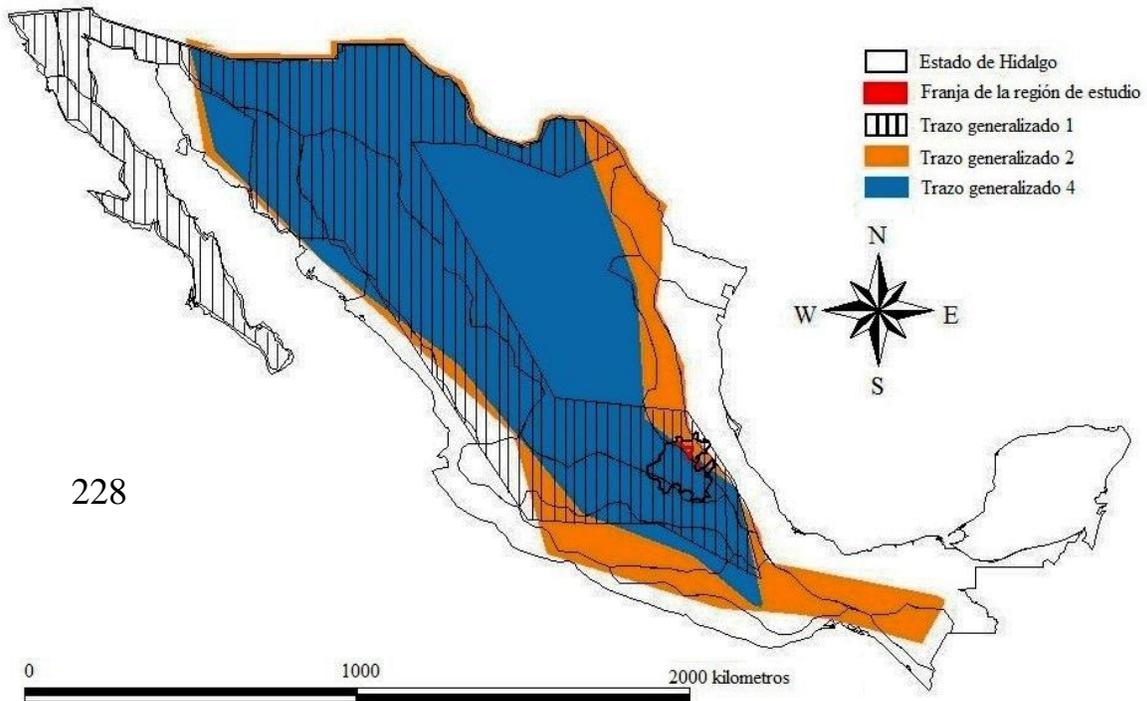
trazos generalizados pueden ser agrupados en tres diferentes conjuntos de acuerdo a su ubicación, los que sugieren tener mayor relación Neártica (Fig. 228), los que tienen más relación con las montañas de la ZTM (Fig. 229) y los que parecen tener más influencia Neotropical (Fig. 230).



Figuras 222-227. Trazos individuales con mayor relevancia para la región de estudio. 222-223, Trazos individuales incluidos en el trazo generalizado siete. 222) *Erpetogomphus liopeltis*. 223) *Palaemnema paulicoba*. 224-227, Trazos individuales que conforman el trazo generalizado ocho. 224) *Erpetogomphus erici*. 225) *Brechmorhoga latialata*. 226) *Archilestes regalis*. 227) *Paraphlebia zoe*.

El primer conjunto con mayor afinidad Neártica se encuentra conformado por los trazos generalizado uno, dos y cuatro. Los dos primeros se sobreponen en todas las localidades de estudio, mientras que el cuatro sólo alcanza una parte de la región de estudio con excepción de las localidades de los municipios de Chapulhuacán, Tepehuacán de Guerrero y Tlanchinol. Otra característica que se observa es que el cuarto trazo generalizado está anidado en el segundo (Fig. 228). Las especies que soportan el primer y cuarto trazo generalizado tienen una distribución bien documentada en la región Neártica en Estados Unidos de América (Dunkle, 2000; Abbott, 2005) y el presente estudio indica que dichas especies tienen su límite meridional en las tierras altas de Oaxaca, algo ya mencionado por Paulson (2009). En el caso del segundo trazo generalizado, las especies están registradas en la región Neártica al norte de México, en algunas partes del país y poco en algunas montañas de Centroamérica.

En el segundo conjunto se encuentran los trazos generalizado seis (con dos sub-patrones), siete y ocho. El sexto trazo generalizado incluye a todos los sitios de la región de estudio, pero con el segundo sub-patrón anidado en el primero (Fig. 229). A la mayoría de las especies que soportan este trazo se les relaciona con zonas de montaña o boscosas (Dunkle, 2000; Paulson, 2009). El séptimo trazo incluye siete localidades de la región de estudio y la localidad de La Misión queda apenas en el borde del mismo. El trazo ocho incluye por completo sólo a las localidades de Chapulhuacán y Tlanchinol; La Misión queda afuera del trazo y las otras cinco localidades quedan en el borde del mismo. En general, este grupo de trazos generalizados sugiere una contribución de especies de las montañas de la ZTM con distinto grado de amplitud, desde las más extensas, distribuidas en las montañas del sur de Estados Unidos de América hasta la parte norte de Centroamérica (especies que soportan el trazo seis, sub-patrón uno), las intermedias (sub-patrón dos) que llegan sólo al sur del EVT del componente MMO (*sensu* Morrone y Márquez, 2003), hasta las restringidas a una porción de la provincia SMO o con transiciones con el GOL (trazos generalizados siete y ocho) (Fig. 229).



Figuras 228-229. Conjuntos de trazos generalizados superpuestos incluyendo el estado de Hidalgo y la región de estudio (BMMR). 228) Trazos generalizados 1, 2 y 4 con afinidad Neártica. 229) Trazo generalizados 6 (con sus dos sub-patrones), 7 y 8 con afinidad del componente Mexicano de Montaña.

En el tercer conjunto se encuentran los trazos generalizados tres y cinco, este último con tres sub-patrones. El trazo generalizado tres sólo se sobrepone en las localidades de Tenango de Doria y Tlanchinol. En el caso del trazo generalizado cinco, el sub-patrón uno se encuentra anidado en el dos y éste a su vez en el tres (Fig. 230). Los sub-patrones dos y tres se sobrepone en todas las localidades, con excepción de La Misión localizada en el borde; mientras que el sub-patrón uno incluye sólo a Chapulhuacán y Tlanchinol. Las especies que soportan el trazo generalizado tres se distribuyen en la Península de Yucatán, la vertiente oriental y occidental de México, con afinidad por zonas de baja altitud o de transición con lugares de montaña, pero para varias especies su distribución más amplia se ubica en todo Centroamérica o en Sudamérica (Paulson, 1983 [actualizado a 30.I.2015]). Las especies que soportan el quinto trazo generalizado se encuentran distribuidas en todo Centroamérica y muchas en Sudamérica, teniendo su límite septentrional en México. Este grupo de trazos generalizados sugiere una contribución de especies en la región de estudio con mayor afinidad Neotropical, aunque existe la posibilidad de que con estudios más precisos en la parte sur de México y Guatemala unas cuantas de éstas puedan ser consideradas del Mexicano de Montaña (Fig. 230).

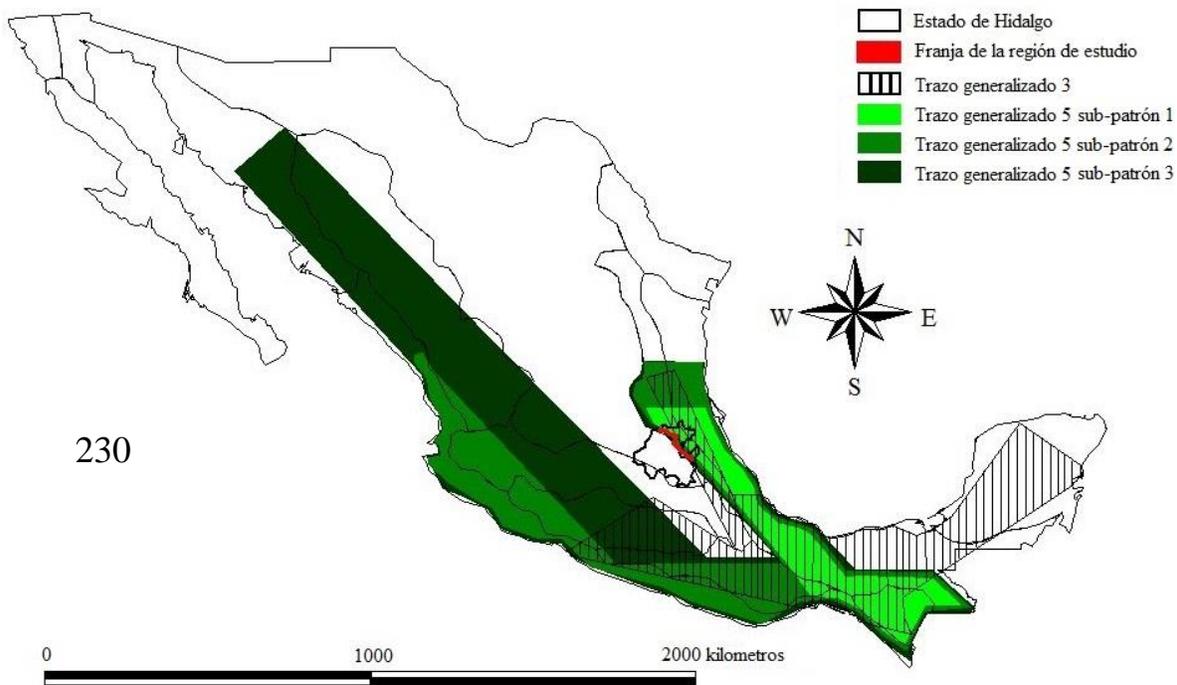
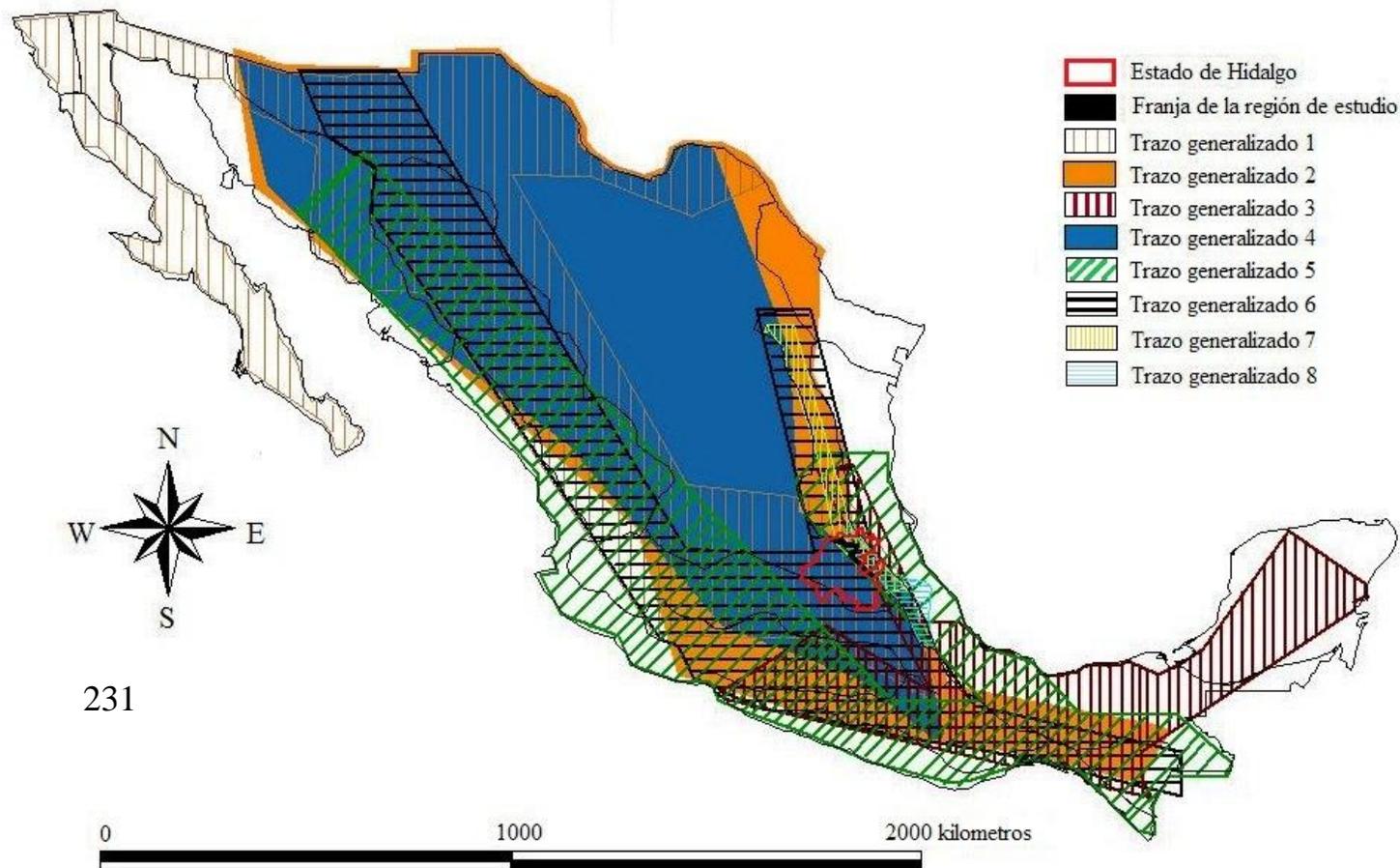


Figura 230. Trazos generalizados 3 y 5 con sus tres sub-patrones diferentes, con tendencia a una afinidad de tipo Neotropical.

Al tener los ocho trazos generalizados organizados en los tres conjuntos por su afinidad, es posible ver que éstos se sobreponen, con los más pequeños anidados en los más grandes (Figs. 228, 229, 230). Al unir los trazos generalizados de los tres conjuntos, se origina un mapa general que sugiere como hipótesis que en el territorio Mexicano (a pesar de que en este estudio se toman en cuenta menos del 17% de las especies de libélulas registradas para el país en un área geográfica muy reducida), se presenta una gran variedad de trazos generalizados con sus respectivas afinidades y zonas de contacto (Fig. 231). Lo anterior, puede ser parte de la manifestación de la ZTM como una imbricada área de solapamiento entre las regiones Neártica y Neotropical (Halffter, 1976; Halffter *et al.*, 2008), que causa la contribución de linajes de distintas procedencias espaciales y temporales (Morrone, 2001, 2006, 2015), pero también de elementos propios, que han tenido gran parte de su historia evolutiva en esa zona y que aún es difícil definir si tuvieron alguna otra procedencia o se originaron *in situ*.

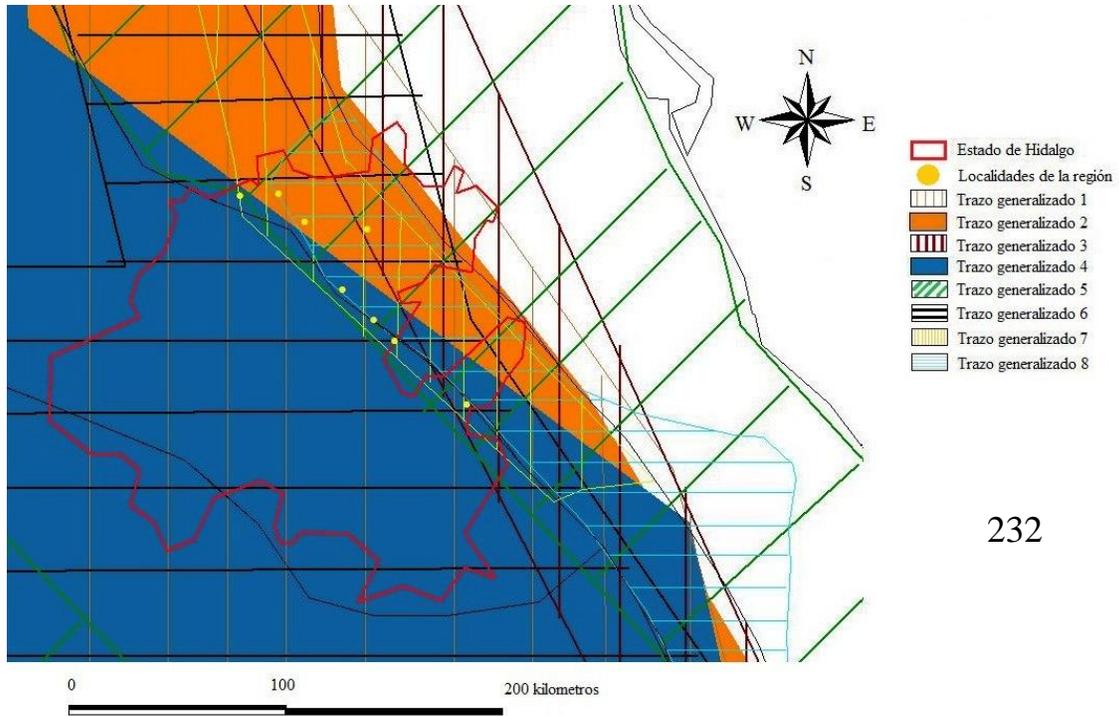
En el estado de Hidalgo, el solapamiento de trazos es considerable, al menos gran parte del territorio tiene la sobreposición de cuatro trazos generalizados (Fig. 232), aún es más complejo en los BMMR (Fig. 232), debido a que es una zona de empalme de más trazos generalizados de distinta afinidad (como se observó en el mapa de México, Fig. 231), con diferentes grados de sobreposición y también convergen dos trazos generalizados restringidos (el siete y el ocho), que le otorgan a la región identidad propia, además de las libélulas de todos los otros trazos. Esto explica en gran medida la riqueza de especies de libélulas y su alta aportación en distintas categorías taxonómicas en la entidad, particularmente en la Sierra Madre Oriental de Hidalgo (Escoto-Moreno *et al.*, 2014a).

La complejidad de los resultados obtenidos lleva a la necesidad de delinear un mapa en el que se ubican con precisión las áreas en la región y sus alrededores, en el que se sobreponen todos los trazos generalizados o el mayor número de ellos (Fig. 233), lo que permite reconocer zonas biogeográficas compuestas con libélulas, que sugieren una conjunción de historias biogeográficas distintas, con zonas de contacto o convergencia reconocidas como nodos panbiogeográficos (Aguilar y Contreras, 2001); los cuales son de gran interés en aspectos de conservación biológica (Márquez y Asiain, 2006; Morrone y Márquez, 2008).

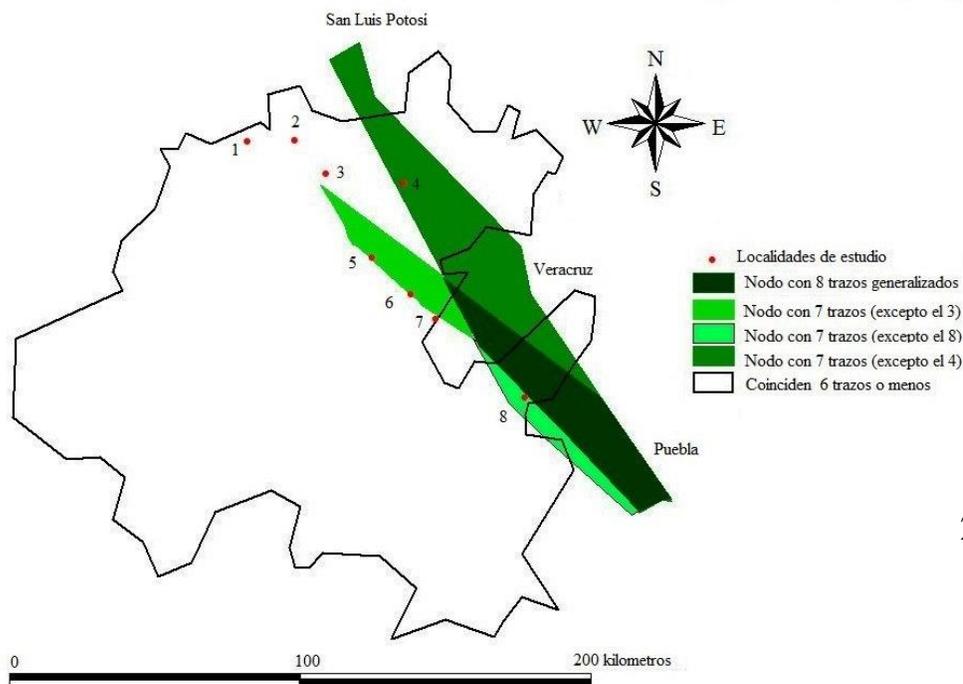


231

Figura 231. Mapa general de México que incluye todos los trazos generalizados y su sobreposición, encontrados a partir de las especies de libélulas de la región de estudio. El estado de Hidalgo se resalta en rojo y dentro se encuentra una línea negra que incluye a los BMMR.



232



233

Figuras 232-233. Mapas del estado de Hidalgo que incluyen las localidades de estudio. 232) Sobreposición de los trazos generalizados. 233) Nodos que implican mayor complejidad en Hidalgo y los alrededores, de acuerdo al número de trazos generalizados que incluyen. Los números corresponden al municipio de la localidad de estudio. 1) La Misión (MIS), 2) Chapulhuacán (CHA), 3) Tepehuacán de Guerrero (TEP), 4) Tlanchinol (TLA), 5) Molango de Escamilla (MOL), 6) Zacualtipán de Ángeles (ZAC), 7) Huayacocotla (HUA), Veracruz, 8) Tenango de Doria (TEN).

Un nodo panbiogeográfico resulta de la confluencia y superposición de los ocho trazos generalizados y es una franja que inicia en la parte más oriental del municipio de Zacualtipán de Ángeles, más allá de Tlahuelompa en Hidalgo, la franja se amplía más en Iamatlán, Zontecomatlán, Texcatepec, Tlachichilco en Veracruz, continua en San Bartolo Tutotepec en Hidalgo, y en Xicotepec de Juárez, Tlapacoya y San Felipe Tepatlán en Puebla (Fig. 233).

Por otra parte, se detectan tres nodos que resultan de la confluencia o superposición de siete trazos generalizados (Fig. 233). 1) El primero comienza en Zacualpan, Veracruz, sigue en Tenango de Doria, Hidalgo y continúa en Huauchinango y Zacatlán en Puebla. 2) El segundo se aprecia en la parte sur del municipio de Tepehuacán de Guerrero, Molango, Xochicoatlán y una parte de Zacualtipán de Ángeles, todos en el estado de Hidalgo. 3) El tercero se reconoce desde los municipios de Xilitla, Axtla de Terrazas, Matlapa y Tamazunchale en San Luis Potosí, siguiendo al sur en la porción norte de Tepehuacán de Guerrero, Tlanchinol, Calnali, Tianguistengo en Hidalgo, después sigue en el municipio de Benito Juárez y una parte de Tlachichilco en Veracruz, una porción de San Bartolo Tutotepec en Hidalgo y termina en el municipio de Tlaxco, Puebla.

Los nodos con odonatos (Fig. 233), coinciden en algunas áreas con estudios realizados con otros grupos biológicos: 1) la parte sur del estado de San Luis Potosí y norte de Hidalgo. Luna *et al.* (2000) encuentran con plantas vasculares un nodo con el más alto valor y prioridad de conservación por incluir diferentes biotas ancestrales y ser un cinturón que incluye especies endémicas. Márquez y Morrone (2004) mencionan que esta área forma parte de la confluencia de diferentes elementos históricos con varios taxones de escarabajos, esto mismo se sostiene en una tesis con saurios donde se ubica dos trazos generalizados que se sobreponen (Mejía-Pérez, 2008) y en una tesis con ofidios se identifica una superposición de dos trazos generalizados en esa área (Montiel-Canales, 2014). 2) La parte sur-oriental de Hidalgo que se continúa con Puebla. La misma superposición de los dos trazos generalizados con ofidios de Montiel-Canales (*op. cit.*) se vuelve a manifestar en esta parte sur. Hernández-Salinas (2009) con anfibios y reptiles detecta un nodo en la parte sur de Hidalgo que se ubica muy cerca del nodo de libélulas con mayor número de trazos generalizados (Fig. 233).

Es importante mencionar que ninguna localidad de recolecta se ubica en la zona del nodo resultante de los ocho trazos generalizados (Fig. 233). En el caso de los nodos donde se sobreponen siete trazos generalizados, sólo dos localidades se ubican dentro de algún nodo, tal es el caso de la localidad de Tlanchinol (TLA), y Tenango de Doria (TEN). Por otra parte, se tienen tres localidades que se ubican en una zona donde convergen seis trazos generalizados, además de estar cerca del borde de un nodo donde se sobreponen siete trazos generalizados, éstas son Acuatitlán en el municipio de Molango de Escamilla (MOL), Tizapán en Zacualtipán de Ángeles (ZAC) ambas del estado de Hidalgo y el sitio camino entre Carpinteros y La Selva km. 2 Huayacocotla (HUA) en Veracruz. En el caso de la localidad Los Naranjos, en el municipio de La Misión (MIS), Chilijapa en Tepehuacán de Guerrero (TEP) y El Infiernillo en Chapulhuacán (CHA) se ubican en un nodo que implica seis trazos generalizados (Fig. 233). La ubicación de las localidades respecto a los nodos detectados, explica por qué no todas las localidades tienen representación de especies de todos los tipos de trazos generalizados identificados en la región (Fig. 232).

La explicación del por qué hay contribución de tantos elementos biogeográficos (trazos generalizados), que además promueven la existencia de nodos panbiogeográficos en la región con el análisis de las libélulas no es sencilla, pero puede ser visto e intentar explicarse desde dos enfoques: 1) el sincrónico (explicación a partir de lo que se ve en este plano temporal), o 2) aceptar que es un proceso diacrónico (que ocurre o se estudia a través del tiempo en varios planos temporales *sensu* Morrone y Escalante, 2009).

1) En el primer enfoque se puede observar que los BMMR están compuestos por una mezcla de especies de distintas procedencias, algo debido a las siguientes razones: a) 40 kilómetros o menos al oriente de la zona de estudio está la provincia del Golfo de México (INEGI, 2000), cuyas cañadas y ríos están conectados con las localidades analizadas, lo que explica en parte la incorporación de elementos Neotropicales (*sensu* Morrone y Márquez, 2003); b) por el lado del oeste de la región se encuentra la Barranca de Metztitlán, que tiene especies típicas del Altiplano Mexicano (Escoto-Moreno obs. pers), y que se registraron en las localidades de Zacualtipán de Ángeles y de Huayacocotla, las cuales son geográficamente más cercanas con dicha barranca, y entre ellas debe haber una zona de transición que facilita la incorporación de este tipo de especies; c) hay una

aportación importante de especies endémicas de la SMO, que en algunos casos incluyen a la zona de transición con el GOL (trazos generalizados siete y ocho), las cual sugiere que han llevado una larga historia evolutiva en esos lugares (Figs. 222-227); d) se suma a lo anterior la presencia de especies de distribución amplia en el continente y en el país (Cuadro 20).

Sin embargo, la hipótesis anterior sólo explica parcialmente esta contribución de linajes, dado que existen elementos que aún no se pueden explicar porque faltan más estudios. Hay especies encontradas en áreas montañosas que no tienen la misma afinidad biogeográfica (Cuadro 21); por ejemplo, González y Paulson (2011) afirman que las especies de *Paraphlebia* son originarias de las montañas de las tierras altas de América Central y que posiblemente evolucionaron *in situ*. Dicho género tienen su límite septentrional en la SMO en el sur de San Luis Potosí y norte de Hidalgo. Una situación similar ocurre con *Argia chelata* (Fig. 207) y *Rhionaeschna jalapensis* solo que ésta última tiene su límite más septentrional en la vertiente del pacífico en la SMOc (Fig. 211). Mientras que *Argia fumipennis violacea* y *A. munda* tienen su límite meridional en las montañas de Hidalgo, y el género *Cordulegaster* es reconocido como Holártico (Garrison *et al.*, 2006), se encuentra a una altitud mayor y sugieren que hay una relación biogeográfica común entre la Sierra Madre Occidental (SMOc) con el EVT y éste a su vez con la SMO (Figs. 215-216), algo ya reportado por Morón y Márquez (2012) con Scarabaeoidea (Componente Mexicano de montaña más Neártico Continental).

2) El enfoque diacrónico implica que la región de los bosques mesófilos de montaña de Hidalgo y Huayacocotla, Veracruz (BMMR) es una área embebida en la Zona de Transición Mexicana (ZTM), ya que está ubicada en la Sierra Madre Oriental (SMO) y es considerada por Halffter (1964, 2006) como una de las varias zonas centrales de la ZTM, la cual además es reconocida por Morrone (2015) como una de las cinco zonas en sentido estricto de la ZTM. La historia geológica de la BMMR tiene dominancia de formaciones del Cretácico medio y superior (Ruiz *et al.*, 2004), con sectores tectónicos con rocas del Jurásico (Eguiluz de Antuñano *et al.*, 2000).

Lo anterior implica que el área de los BMMR es antigua y que los elementos bióticos encontrados en la actualidad en estos lugares tienen un origen biogeográfico complejo, como ya ha sido confirmado con el estudio biogeográfico de plantas y con el hallazgo de especies paleoendémicas (Luna y Alcántara, 2004). En el caso de las libélulas, consideradas reliquias ancestrales con evidencias fósiles que datan del Triásico (Von Ellenrieder, 2014), en los BMM de Tlanchinol, en 1992 González y Maya encontraron tres especímenes de la especie relictual *Amphipteryx agrioides* (González, 2010), por lo que también son testigos de la complejidad biogeográfica del área (aunque en el presente estudio, 23 años después, no se encontró ningún ejemplar en todas las localidades estudiadas en los BMMR).

En el Jurásico Superior y el Cretácico ya habían surgido la mayoría de las familias de las libélulas modernas (Martínez y Rivas, 2009), por su parte Kalkman *et al.* (2008) mencionan que la distribución a nivel familia y género se explica mejor por factores históricos y afirman que la distribución actual de los odonatos refleja la distribución de varias familias antes de la ruptura de Pangea y las posteriores escisiones supercontinentales. Según Halffter (2006), la comunicación de gran parte del territorio mexicano con América del Norte ha sido en cierto grado constante desde del Mesozoico, con algunas barreras temporales a la altura del Istmo de Tehuantepec y tomando en cuenta que inclusive casi todo el país estuvo cubierto por mares en el Cretácico con excepción de la península cretácica (una porción del norte de México), lo que impidió que muchos de los linajes relictos siguieran habitando las zonas cubiertas por los mares, aunque existieron islas donde la vida continuó con estos linajes que se fueron estableciendo en regiones mientras se daba la regresión de los mares (Goldhammer, 1999; Eguiluz de Antuñano *et al.*, 2000). La comunicación ha sido variable con América del Sur a lo largo del tiempo y fue hacia fines del Cretácico cuando se inició la orogenia Laramidiana la que determinó los principales rasgos fisiográficos de las montañas de México (excepto el EVT que fue hasta el Oligoceno), entre las que se encuentra la SMO con los BMMR.

En los BMMR se detectaron ocho trazos generalizados (cada uno representa un espacio con una historia biogeográfica caracterizada por una biota común), en varios casos se observa que la procedencia es distinta y convergen en la región de estudio representando

esa área una biota de libélulas con historias biogeográficas diferentes, lo cual es reconocido como nodo panbiogeográfico (Fig. 232-233). Sin embargo, los trazos generalizados que se traslapan en la región y más allá, se encuentran dispuestos a manera de capas que se superponen unas sobre otras en distintos grados (Fig. 232). Esto genera nodos con distintos niveles de complejidad dependiendo del número de trazos generalizados que se superpongan o converjan y en algunos casos con el mismo número de trazos pero distintos tipos de combinaciones de los mismos, resultando en nodos panbiogeográficos de diferente magnitud cuantitativa (de acuerdo al número de trazos generalizados involucrados) y cualitativa (de acuerdo a los tipos de afinidades biogeográficas de los trazos generalizados), teniendo una contribución en la mezcla de libélulas diferente, por consecuencia las localidades de estudio en particular forman parte o se relacionan con nodos de diferente magnitud y algunas otras ni siquiera entran en los nodos con más trazos generalizados (Fig. 233). La complejidad de los odonatos en la región sólo puede ser el resultado de una historia con distintos eventos en diferentes tiempos en una perspectiva diacrónica (*sensu* Morrone y Escalante, 2009).

Las libélulas de los BMMR representan un conjunto de taxones de la fauna actual del lugar, constituido por subconjuntos identificables, con sus propias historias biogeográficas que convergen y comparten el espacio que ahora se estudia, pero que la geografía actual no puede explicar del todo. Esto se relaciona con el término cenocrón que en la actualidad Morrone (2015) lo define como conjuntos de taxones que comparten una misma historia biogeográfica, constituyendo subconjuntos identificables dentro de una biota por su origen biótico común y su historia evolutiva, desde una perspectiva diacrónica. Morrone (2015) reconoce la existencia de cenocrones en la ZTM definida por Halffter, considera ocho de ellos en distintos tiempos, cuatro entre el Jurásico y Cretácico y uno entre cada uno de los siguientes tiempos: el final del Cretácico-Paleoceno, Oligoceno-Mioceno, Mioceno-Plioceno y Plioceno-Pleistoceno. Lo anterior, sugiere que es muy probable que la odonofauna actual y los nodos detectados en las áreas con superposición de ocho o siete trazos generalizados sean el resultado de diferentes cenocrones. Por lo que las libélulas siendo un grupo biológico que, al conocer su filogenia, puede poner a prueba la hipótesis de la existencia de diferentes cenocrones en los BMMR.

8. CONCLUSIONES

La lista taxonómica del orden Odonata en los BMMR está conformada por 60 especies y siete morfoespecies agrupadas en 32 géneros, nueve familias, ocho superfamilias y dos subórdenes, lo cual representa 19% de las especies del país y 52% de las especies reportadas para Hidalgo. Incluye los primeros registros para el estado de Hidalgo del género *Pseudostigma* y las especies *Argia chelata*, *A. frequentula*, *A. munda*, *A. tonto*, *Brechmorhoga pertinax pertinax*, *B. tepeaca*, *Ischnura capreolus*, *Mecistogaster ornata*, *Palaemnema paulicoba* y *Pseudostigma aberrans*. Para el estado de Veracruz se registran por primera vez *Argia munda*, *A. tonto* y *A. plana*.

La clave dicotómica para la identificación de odonatos adultos de los BMMR incluye los niveles de suborden, familia, género y especie, presenta 65 dicotomías y 25 láminas con 166 fotografías de las principales estructuras diagnósticas y se incluyen los atributos de las tres posibles nuevas especies para la ciencia, dos del género *Argia* y una del género *Oplonaeschna*.

La riqueza de especies más alta se presenta en las localidades del municipio de Tlanchinol (TLA) y La Misión (MIS) con 25 especies, seguida de Chapulhuacán (CHA) con 21, Tepehuacán de Guerrero (TEP) y Zacualtipán de Ángeles (ZAC) con 20; las que presentan menor riqueza de especies son Huayacocotla (HUA) con 16, Molango (MOL) con 12 y Tenango de Doria (TEN) con 10 especies. La completitud de los inventarios por localidad de acuerdo al modelo de Clench es variable, del 80% en HUA y TEP, más del 70% en ZAC y CHA, otros sobrepasan el 60% en MOL, TEN y TLA y el más bajo MIS con 56%. La riqueza de los BMMR de los muestreos sistematizados de adultos es de 55 especies y seis morfoespecies, equivale a una completitud del inventario del 76% según la función de Clench y de 71% según el estimador no paramétrico Chao2. La contribución adicional de los muestreos de larvas sugiere que se tiene un 83.7% de completitud.

La diversidad taxonómica indica que la localidad de TLA es la que tiene la mayor representatividad en cada nivel taxonómico, seguida de TEP y MIS, y las de menor representación son HUA, TEN y MOL. Los BMMR contienen una alta diversidad de linajes con el 100% de los subórdenes y superfamilias, 91.7% de las familias, 73.9% de los

géneros y 55.8% de la riqueza taxonómica reportada en el estado de Hidalgo (cifras que incluyen registros históricos). De acuerdo a Δ^+ , las muestras obtenidas para las ocho localidades individuales y los BMMR son consideradas representativas de la lista taxonómica del estado de Hidalgo y Λ^+ señala que todos los valores de las muestras tienen uniformidad en la estructura de la composición taxonómica respecto a la lista de la entidad.

La diversidad beta entre las localidades de los BMMR presenta altos niveles de recambio, la complementariedad desde el punto de vista espacial, indica que de las 28 combinaciones entre pares de localidades, 26 tienen una disimilitud entre el 60 y 90%. Los pares de localidades que presentan las biotas con mayor complementariedad son HUA y CHA con 90% y ZAC con CHA de 86.1%, mientras que las de menor disimilitud son TLA y TEP con 58.6%. Desde el punto de vista del valor de beta temporal, las localidades con mayor disimilitud en composición de especies entre época de sequía y de lluvias son MOL (82%), TEN (75%) y TLA (74%). La composición de especies durante las épocas de sequía y de lluvias en los BMMR tienen una disimilitud del 53%.

El análisis de la distribución geográfica de las especies por el método panbiogeográfico en los BMMR, permite identificar ocho trazos generalizados, que en la zona de estudio originan una mezcla de libélulas con distintas afinidades como Neártica, Mexicano de Montaña y Neotropical. El trazo generalizado Mexicano de Montaña más Mesoamericano es el más representativo de la región por estar sustentado en la distribución congruente de 16 especies (27%), seguido del Mexicano de Montaña, con 12 especies (20%). El trazo generalizado Sureste de México, es el más restringido a la región y está sustentado en la distribución de cuatro especies (7%). Existe un nodo panbiogeográfico donde se superponen todos los trazos generalizados y tres nodos más donde se traslapan siete trazos generalizados. Las localidades de TLA y TEN se ubican en nodos diferentes donde se sobreponen siete trazos generalizados. Las localidades de MOL, ZAC y HUA se encuentran en un nodo donde convergen seis trazos generalizados y cerca del borde de un nodo donde se sobreponen siete trazos generalizados; mientras que MIS, TEP y CHA están en un nodo donde se superponen seis trazos generalizados.

9. LITERATURA CITADA

- Abbott, J. C. 2005. Dragonflies and damselflies of Texas and the south-central United States. Princeton University Press. New Jersey. United States of America. 344 p.
- Adler, P. B. y W. K. Lauenroth. 2003. The power of time: spation temporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6: 749-756.
- Adobe. 1990-2007. Adobe Photoshop 10.0 CS3. United States of America.
- Aguilar, R. y R. Contreras. 2001. La distribución de los mamíferos marinos de México: Un enfoque panbiogeográfico. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. [Eds.]. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 213-219.
- Alonso-Eguía Lis, P. E. 2004. Ecología de las asociaciones de Odonata en el área de influencia de las microcuencas afectadas por la presa Zimapán, Querétaro e Hidalgo. Tesis de Doctorado, Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro, Querétaro, México. 218 p.
- Anderson, C. N., G. F. Grether y A. Córdoba. 2012. Characterization of 12 microsatellite loci in the waterfall damselfly (*Paraphlebia zoe*) for use in population genetic applications. *Conservation Genetics Resources* 4: 175-177.
- Anderson, M. J., T. O. Crist, J. M. Chase, M. Vellend, B. D. Inouye, A. L. Freestone, N. J. Sanders, H. V. Cornell, L. S. Comita, K. F. Davies, S. P. Harrison, N. J. B. Kraft, J. C. Stegen y N. G. Swenson. 2011. Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.
- Arita, H. T. 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México. En: R. A. Medellín y G. Ceballos. [Eds.]. Avances en el estudio de los mamíferos de México. Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D.F. p. 109-128.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, México. *Journal of Animal Ecology* 66: 83-97.
- Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geografía y macroecología. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. [Eds.]. Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. p. 63-80.
- Arnett, R. H. Jr. 2000. American insects: A handbook of the insects of America north of Mexico. CRC Press LLC. Florida. 2 ed. United States of America. 947 p.
- Asiain, J., J. Márquez y U. Irmiler. 2015. New national and state records of Neotropical Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Zootaxa* 3974(1): 76-92.

- Beatty, C. D., S. Fraser, F. Pérez-Jvostov y T. N. Sherratt. 2010. Dragonfly and damselfly (Insecta: Odonata) distributions in Ontario, Canada: Investigating the influence of climate change. En: J. Ott. [Ed.]. Monitoring climate change with dragonflies. *Bio Risk* 5: 225-241.
- Beatty, G. H. y A. F. Beatty. 1962. Odonata collecting in Mexico, 1957-1962. Manuscrito no publicado.
- Bechly, G. 1996. Morphologische untersuchungen am Flügelgeäder der rezenten Libellen und deren Stammgruppenvertreter (Insecta: Pterygota: Odonata) unter besonderer Berücksichtigung der phylogentischen Systematik und des Grundplanes der Odonata. *Petalura* 2: 1-402.
- Behrstock, R. A. 2005. New state records of Odonata for eastern Mexico. *Argia* 17(1): 13-15.
- Behrstock, R. A. 2009. An updated list of the Odonata of Coahuila, Mexico, including forty-one new state records and the first Mexican occurrence of *Libellula composita* (Hagen). *Bulletin of American Odonatology* 11(1): 1-7.
- Behrstock, R. A., D. Danforth y S. Upson. 2007a. A list of the Odonata of Chihuahua state, Mexico, including new state records and the first Mexican record of *Argia alberta* Kennedy, 1918. *Bulletin of American Odonatology* 10(2): 52-63.
- Behrstock, R. A., M. Dobbs, S. Dunkle y M. Overton. 2007b. Additional records of Odonata from Tamaulipas, San Luis Potosi, Hidalgo and Queretaro states, Mexico. *Argia* 19(3): 30-33.
- Bick, G. H. y J. C. Bick. 1995. A review of the genus *Telebasis* with descriptions of eight new species (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 24: 11-44.
- Bisby, F. A. 2000. The quiet revolution: biodiversity informatics and the internet. *Science* 289: 2309-2312.
- Blackmore, S. 2002. Biodiversity update progress in Taxonomy. *Science* 298: 365.
- Blanke, A., C. Greve, R. Mokso, F. Beckmann y B. Misof. 2013. An updated phylogeny of Anisoptera including formal convergence analysis of morphological characters. *Systematic Entomology* 38: 474-490.
- Blanke, A., B. Wipfler, H. Letsch, M. Koch, F. Beckmann, R. Beutel y B. Misof. 2012. Revival of Palaeoptera-head characters support a monophyletic origin of Odonata and Ephemeroptera (Insecta). *Cladistics* 28: 560-581.
- Borror, D. J. 1945. A key to the new world genera of Libellulidae (Odonata). *Annals Entomological Society of America* 38: 168-194.
- Bried, J. T., B. D. Herman y G. N. Ervin. 2007. Umbrella potential of plants and dragonflies for wetland conservation: a quantitative case study using the umbrella index. *Journal of Applied Ecology* 44: 833-842.

- Brooks, D. R. y E. O. Wiley. 1988. Evolution as entropy: toward a unified theory of biology. The University of Chicago Press. 415 p.
- Brooks, S. J. 1997. Field guide to the dragonflies and damselflies of Great Britain and Ireland. British Wildlife Publishing. Rotherwick. 160 p.
- Brown, J. M., M. A. McPeck y M. L. May. 2000. A phylogenetic perspective on habitat shifts and diversity in the North American *Enallagma* damselflies. Systematic Biology 49: 697-712.
- Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates, Inc. 2 ed. United States of America. 875 p.
- Burnham, K. P. y W. S. Overton. 1979. Robust estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals. Ecology 60: 927-936.
- Bybee, S. M., T. H. Ogden, M. A. Branham y M. F. Whiting. 2008. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. Cladistics 24: 477-514.
- Calvert, P. P. 1901-1908. Odonata. En: Biologia Centrali Americana: Insecta, Neuroptera. London, R.H. Porter & Dalau. p. 17-420.
- Campbell, B. C. y R. Novelo. 2007. Reduction in odonate phylogenetic diversity associated with dam impoundment is revealed using taxonomic distinctness. Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie 168(1): 83-92.
- Carle, F. L. y K. M. Kjer. 2002. Phylogeny of *Libellula* Linnaeus (Odonata: Insecta). Zootaxa 87: 1-18.
- Carle, F. L., K. M. Kjer y M. L. May. 2008. Evolution of Odonata, with special reference to Coenagrionoidea (Zygoptera). Arthropod Systematics and Phylogeny 66(1): 37-44.
- Cervantes, F. A., S. Ramírez-Vite y J. N. Ramírez-Vite. 2002. Mamíferos pequeños de los alrededores del poblado de Tlanchinol, Hidalgo. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 73: 225-237.
- Cevallos-Ferriz S. R. S., E. A. González-Torres y L. Calvillo-Canadell. 2012. Perspectiva paleobotánica y geológica de la biodiversidad en México. Acta Botanica Mexicana 100: 317-350.
- Chiarucci, A., N. J. Enright, G. L. W. Perry, B. P. Miller y B. B. Lamont. 2003. Performance nonparametric species richness estimators in a high diversity plant community. Diversity and distributions 9: 283-295.
- Clarke, K. R. y R. N. Gorley. 2001. PRIMER v.5. Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research: User Manual/PRIMER-E. Plymouth. United Kingdom.

- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology* 35: 523-531.
- Clarke, K. R. y R. M. Warwick. 1999. The taxonomic distinctness measure of biodiversity: weighting of step lengths between hierarchical levels. *Marine Ecology Progress Series* 184: 21-29.
- Clausnitzer, V. 2003. Dragonfly communities in coastal habitats of Kenya: indication of biotope quality and the need of conservation measures. *Biodiversity and Conservation* 12: 333-356.
- Clausnitzer, V., K. D. B. Dijkstra y J. Kipping. 2011. Globally threatened dragonflies (Odonata) in eastern Africa and implications for conservation. *Journal of East African Natural History* 100: 89-111.
- Collins, N. M. y J. A. Thomas. 1991. *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press Ltd. London. 450 p.
- Colwell, R. K. 2005. Estimates. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. v.7.52 www.purl.oclc.org/estimates. United States of America.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101:118.
- CONABIO, 1998-2008. Portal de Geoinformación disponible en ESRI shapefiles de México escala 1:1000000. México. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/#>
- CONABIO, 2010. *El Bosque Mesófilo de Montaña en México. Amenazas y Oportunidades para su Conservación y Manejo Sostenible*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F. 197 p.
- Convenio sobre la Diversidad Biológica, 1992. Conferencia de las Naciones Unidas sobre el Medio Ambiente y el Desarrollo “Cumbre de la Tierra” de Río de Janeiro. www.cbd.in.
- Corbet, P. S. 1999. *Dragonflies behavior and ecology of Odonata*. Cornell University Press, Ithaca, New York, United States of America. 829 p.
- Corbet, P. S. y S. J. Brooks. 2008. *Dragonflies*. Harper Collins Publishers. London. 454p.
- Cordero, A. R. 1999. Selección sexual y comportamiento reproductor de los insectos. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 693-701.
- Corlett, R. T. y R. B. Primack. 2006. Topical rainforests: why cross-continental comparisons are needed. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 104-110.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton. 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.

- Croizat, L. 1958. Panbiogeography. Vol 1 and 2. Publicado por el autor. Caracas.
- Croizat, L. 1964. Space, time, form: the biological synthesis. Publicado por el autor, Caracas 881 p.
- Cruz, G. C., J. L. Villaseñor, L. López-Mata y E. Ortiz. 2012. Potential distribution of humid mountain forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90(3): 331-340.
- Cuevas, K. Y. 2007. Los odonatos (Insecta: Odonata) de la Hidroeléctrica de Patla (El Pozo) y del Río Tecpatlán, Zihuateutla, Puebla, México. *Dugesiana* 14(2): 83-91.
- Cummins, K. W. y R. W. Merritt. 1996. Ecology and distribution of aquatic insects. En: R. W. Merritt y K. W. Cummins. [Eds.]. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/ Hunt Publishing Company, Iowa. United States of America. p. 74-86.
- Darwall, W., K. Smith, T. Lowe y J. C. Vié. 2005. The status and distribution of freshwater biodiversity in Eastern Africa. IUCN SSC Freshwater Assessment Programme. IUCN. Cambridge, United Kingdom.
- Dennis, R. L. H. 2001. Progressive bias in species status is symptomatic of fine-grained mapping units subject to repeated sampling. *Biodiversity and Conservation* 10: 483-494.
- Desrochers, R. E. y M. Anand. 2004. From traditional diversity indices to taxonomic diversity indices. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 30: 85-92.
- Dice, L. R. 1943. The biotic provinces of north America. Ann Arbor University of Michigan Press, United States of America. 78 p.
- Dijkstra, K. D. B. y V. Clausnitzer. 2006. Thoughts from Africa: how can forest influence species composition, diversity and speciation in tropical Odonata? En: Cordero Rivera, A. [Ed.]. *Forest and Dragonflies*. Pensoft Publishers, Sofia.
- Dijkstra, K. D. B. y V. J. Kalkman. 2012. Phylogeny, taxonomy and classification of European dragonflies and damselflies (Odonata): a review. *Organisms Diversity and Evolution* 12: 209-227.
- Dijkstra, K. D. B. y G. S. Vick. 2006. Inflation by venational and the bankruptcy of traditional genera: the case of *Neodythemis* and *Micromacromia*, with keys to the continental African species and the description of two new *Neodythemis* species from the Albertine Rift (Odonata: Libellulidae). *International Journal of Odonatology* 9: 51-70.
- Dijkstra, K. D. B., V. J. Kalkman, R. A. Dow, F. R. Stokvis y J. Van Tol. 2014. Redefining the damselfly families: a comprehensive molecular phylogeny of Zygoptera (Odonata). *Systematic Entomology* 39: 68-96.

- Dijkstra, K. D. B., G. Bechly, S. M. Bybee, R. A. Dow, H. J. Dumont, G. Fleck, R. W. Garrison, M. Hämäläinen, V. J. Kalkman, H. Karube, M. L. May, A. G. Orr, D. R. Paulson, A. C. Rehn, G. Theischinger, J. W. H. Trueman, J. Van Tol, N. Von Ellenrieder y J. Ware. 2013. The classification and diversity of dragonflies and damselflies (Odonata). *Zootaxa* 3703(1): 36-45.
- Dumont, H. J., A. Vierstraete y J. R. Vanfleteren. 2010. A molecular phylogeny of the Odonata (Insecta). *Systematic Entomology* 35: 6-18.
- Dumont, H. J., J. R. Vanfleteren, J. F. De Jonckheere y P. H. H. Weekers. 2005. Phylogenetic relationships, divergence time estimation, and global biogeographic patterns of calopterygoid damselflies (Odonata, Zygoptera) inferred from ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology* 54(3): 347-362.
- Dunkle, S. W. 1990. Damselflies of Florida, Bermuda and the Bahamas. Scientific Publishers. Gainesville, Florida, E.U.A. 148 p.
- Dunkle, S. W. 2000. Dragonflies through binoculars a field guide to dragonflies of North America. Oxford University Press. New York, E.U.A. 266 p.
- Edwards, J. L., M. A. Lane y E. S. Nielsen. 2000. Interoperability of biodiversity databases: biodiversity information on every desktop. *Science* 289: 2312-2314.
- Eguiluz de Antuñano, S., M. Aranda-García y R. Marrett. 2000. Tectónica de la Sierra Madre Oriental, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 53: 1-26.
- Escalante, T. 2009. Un ensayo sobre regionalización biogeográfica. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 80: 551-560.
- Escoto-Moreno, J. A. 2008. Estudio de caso de Odonata en la localidad de Puentes Cuates, Jesús María, Aguascalientes. En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Instituto del Medio Ambiente del Estado de Aguascalientes y Universidad Autónoma de Aguascalientes. [Eds.]. *La Biodiversidad en Aguascalientes: Estudio de Estado*. CONABIO-IMAE-UAA. México. p. 128.
- Escoto-Moreno, J. A. y J. Márquez. 2013. Analysis of the geographical distribution of *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861 (Odonata: Megapodagrionidae). *Entomological News* 122(5): 416-423.
- Escoto-Moreno, J. A., E. González-Soriano y J. Escoto-Rocha. 2009. Odonata from Aguascalientes state, Mexico. *Odonatologica* 38(2): 151-158.

- Escoto-Moreno, J. A., J. Márquez y R. Novelo-Gutiérrez. 2014a. Los odonatos (Insecta: Odonata) del estado de Hidalgo, México: situación actual y perspectivas. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1043-1053.
- Escoto-Moreno, J. A., E. González-Soriano., J. Escoto-Rocha y J. Márquez. 2014b. Riqueza y distribución de la familia Aeshnidae (Odonata: Anisoptera) en el estado de Aguascalientes, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 209-217.
- Escoto-Moreno, J. A., J. Márquez, R. Novelo-Gutiérrez, I. Goyenechea-Mayer Goyenechea y J. Escoto-Rocha. En prensa. Libélulas (Insecta: Odonata). En: *Diversidad biológica del estado de Hidalgo, México*.
- Escoto-Moreno, J. A., R. Novelo-Gutiérrez, J. Sigala-Rodríguez, J. Escoto-Rocha, D. E. Carrillo-Lara y D. Reynoso-Velasco. 2015. First records of Odonata from Zacatecas state, Mexico. *Notulae odonatologicae* 8(5): 117-155.
- Escoto-Rocha, J., J. A. Escoto-Moreno y L. Delgado-Saldívar. 2006. Odonata de los estados de Guanajuato, Jalisco y San Luis Potosí, depositados en la Colección Zoológica de la Universidad Autónoma de Aguascalientes México. *Investigación y Ciencia* 14(34): 31-35.
- Esquivel, C. 2006. *Libélulas de Mesoamérica y el Caribe*. Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio), Costa Rica. 320 p.
- Esquivel, C. 2012. Las libélulas de la zona de El Rodeo, Cantón de Mora, San José, Costa Rica. *Brenesia* 77: 329-342.
- ESRI, Inc. 1992-2000. Arc View GIS 3.2a CD-ROM- Enviroment Systems Research Institute, y Neuron Datas Open Interface, United States of America.
- Fleck, G., M. Brenk y M. Bernhard. 2008a. Larval and molecular characters help to solve phylogenetic puzzles in the highly diverse dragonfly family Libellulidae (Insecta: Odonata: Anisoptera): The Tetrathemistinae are a polyphyletic group. *Organisms Diversity and Evolution* 8(1): 1-16.
- Fleck, G., B. Ullrich, M. Brenk, C. Wallnisch, M. Orland, S. Bleidissel y B. Misof. 2008b. A phylogeny of anisopterous dragonflies (Insecta, Odonata) using mtRNA genes and mixed nucleotide / doublet models. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 46(4): 310-322.
- Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. *Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso de suelo*. 2 ed, CONABIO y UNAM, México, D.F. 430 p.
- Foot, A. L. y C. L. R. Hornung. 2005. Odonates as biological indicators of grazing effects on Canadian prairie wetlands. *Ecological Entomology* 30: 273-283.

- Förster, S. 2001. The dragonflies of Central America exclusive of Mexico and the West Indies, A guide to their identification. Gunnar Rehfeldt Braunschweig. Braunschweig, Germany. 141 p.
- García, R. 2002. Biología de la conservación: conceptos y prácticas. 1 ed. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBio. Santo Domingo de Heredia, Costa Rica. 168 p.
- 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. 1994a. A revision of the new world genus *Erpetogomphus* Hagen in Selys (Odonata: Gomphidae). Tijdschrift voor Entomologie 137: 173-269.
- Garrison, R. W. 1994b. A synopsis of the genus *Argia* of the United States with keys and descriptions of new species, *Argia sabino*, *A. leonora*, y *A. pima* (Odonata: Coenagrionidae). Transactions of the American Entomological Society 120: 287-368.
- Garrison, R. W. 1996. A synopsis of the *Argia fissa* group, with descriptions of two new species, *A. anceps* sp. n. and *A. westfalli* sp. n. (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 25(1): 31-47.
- Garrison, R. W. 2009. A synopsis of the genus *Telebasis* (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 12(1): 1-121.
- Garrison, R. W. 2011. A synonymic list of the New World Odonata. California Department of Food & Agriculture: 1-34.
- 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.
- Gaston, K. J. 1996. Species richness: measure and measurement. En: K. J. Gaston [Ed], Biodiversity: a biology of numbers and difference. Blackwell. Cambridge, UK. p. 77-113.
- Gloyd, L. K. 1944. A new species of *Archilestes* from Mexico (Odonata: Lestinae). Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan Press: 483: 1-4.
- Goldhammer, R. 1999. Mesozoic sequence stratigraphy and paleogeographic evolution of northeast Mexico. En: C. Bartolini., J. Wilson y T. Lawton. [Eds.]. Mesozoic Sedimentary and Tectonic History of North-Central Mexico. Geological Society of America Special Paper 340: 1-58.

- 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 Coacomán, Michoacán, México. Tesis de doctorado. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma. 306 p.
- Gómez-Anaya, J. y R. Novelo. 1993. Odonata de la sierra de Huauchinango, Puebla, Mexico. *Bulletin of American Odonatology* 1(4): 71-73.
- Gómez-Anaya, J., R. Novelo y R. Arce-Pérez. 2000. Odonata de la zona de influencia de la central hidroeléctrica “Ing. Fernando Hiriart Balderrama” (Ph Zimapan), Hidalgo, México. *Folia Entomológica Mexicana* 108: 1-34.
- González, E. 1997. Odonata. En: E. González-Soriano, R. Dirzo y R. Vogt. [Eds.]. *Historia natural de los Tuxtlas*, UNAM, México. p. 245-255.
- González, E. 1999. *Brechmorhoga latialata* spec. nov. from Mexico (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 28(1): 83-86.
- González, E. 2010. A synopsis of the genus *Amphipteryx* Selys 1853 (Odonata: Amphipterygidae). *Zootaxa* 2531: 15-28.
- González, E. 2012. *Argia mayi*, a new species from México (Zygoptera: Coenagrionidae). *Organisms Diversity and Evolution* 12: 261-265.
- González, E. y S. Montiel. 2000. Odonata de Calakmul. En: A. Contreras-Ramos, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano. [Eds.]. *Reconocimiento de la biodiversidad de la Reserva de la Biósfera Calakmul: Odonata, Psocoptera y Diptera acuáticos (Insecta)*. UNAM. Instituto de Biología. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. M003. México, D.F. p. 6-13.
- González, E. y R. Novelo. 1991. Odonata de la Reserva de la biosfera de la Michilia, Durango, México. Parte 1. Imagos. *Folia Entomológica Mexicana* 81:67-105.
- González, E. y R. Novelo. 1996. Odonata. En: J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano. [Eds.]. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, UNAM- CONABIO, México, D.F. p. 147-167.
- González, E. y R. Novelo. 1998. *Oplonaeschna magna* sp. nov. (Odonata: Aeshnidae) from Mexico with a description of its larva. *Revista de Biología Tropical* 46: 705-715.
- González, E. y R. Novelo. 2001. *Lestes alfonsoi* spec. nov., a new damselfly from Mexico (Zygoptera: Lestidae). *Odonatologica* 30(4): 441-444.
- González, E. y R. Novelo. 2006. *Elasmothemis aliciae* spec. nov., a new dragonfly from Mexico, Belice and Costa Rica with a description of its larva and a key to the known larvae of the genus (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 35(3): 243-253.

- González, E. y R. Novelo. 2007. Odonata of Mexico revisited. En: B. K. Tyagi. [Ed.]. Odonata: Biology of Dragonflies, Scientific Publishers, India. p. 105-136.
- González, E. y R. Novelo. 2011. Libélulas (Insecta: Odonata), Capítulo 9. En: V. Hernández-Ortiz. [Ed.]. La Biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado, CONABIO. p. 295-306.
- González, E. y R. Novelo. 2014. Biodiversidad de Odonata en México. Revista Mexicana de Biodiversidad Suplemento 85: 243-251.
- González, E. y D. R. Paulson. 2011. Los odonatos de Chiapas, Capítulo 7. En: F. Álvarez Noguera [Ed.], Chiapas estudios sobre su diversidad biológica. Instituto de Biología. U.N.A.M. p. 299-314.
- González, E. y M. P. Villeda-Callejas. 2000. *Ophiogomphus purepecha* spec. nov. from México (Anisoptera: Gomphidae). Odonatologica 29: 261-266.
- González, E., O. Delgado-Hernández y G. L. Harp. 2004. Libélulas de la Estación de Biología Chamela (Insecta: Odonata). En: A. N. García-Aldrete y R. Ayala. [Eds.]. Artrópodos de Chamela, Instituto de Biología, UNAM, México. p. 37-61.
- González, E., F. A. Noguera y L. Oñate-Ocaña. 2011. A biodiversity hotspot for odonates in Mexico: The huasteca potosina, San Luis Potosí. Odonatologica 40(3): 179-190.
- González, E., F. A. Noguera, S. Zaragoza-Caballero y E. Ramírez-García. 2009. Odonata de un bosque tropical caducifolio: sierra de San Javier, Sonora, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 80: 341-348.
- González, E., F. A. Noguera, S. Zaragoza-Caballero, M. A. Morales-Barrera, R. Ayala Barajas, A. Rodríguez-Palafox y E. Ramírez-García. 2008. Odonata diversity in a tropical dry forest of Mexico, 1. Sierra de Huautla, Morelos. Odonatologica 37(4): 305-315.
- Google. 2015. Imágenes terramétrica, datos del mapa Google, INEGI. Accesible en internet (www.google.com.mx/maps/@21.0545151,-98.6817311,18669m/data=!3m1!1e3) última consulta 13.IV.2015.
- Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press. 755 p.
- Groombridge, B. y M. D. Jenkins. 2002. World Atlas of biodiversity Earth's living resources in the 21 st century. UNEP-WCMC. University of California Press. 340 p.
- Gual, D. M. y A. Rendón. 2014 (comps). Bosques mesófilos de montaña de México: diversidad, ecología y manejo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiverisdad. México. 352 p.
- Gullan, P. J. y P. S. Cranston. 2010. The insects an outline of entomology. 4 edition. A John Wiley & Sons, Ltd Publication. 565 p.

- Guralnick, R y A. Hill. 2009. Biodiversity informatics: automated approaches for documenting global biodiversity patterns and processes. *Bioinformatics Review* 25(4): 421-428.
- Gutiérrez-Trejo, N., J. Márquez y F. A. Noguera. 2014. Cerambycidae (Insecta: Coleoptera) de una localidad con bosque mesófilo de montaña en Hidalgo, México. *Dugesiana* 21 (2): 143-150.
- Haila, J. 2002. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications* 12(2): 321-334.
- Halfpeter, G. 1964. La entomofauna americana, ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana* 6: 1-108.
- Halfpeter, G. 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana* 35: 5-64.
- Halfpeter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la zona de transición mexicana: el mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana* 39-40: 219-222.
- Halfpeter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology* 32: 95-114.
- Halfpeter, G. 2006. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets. [Eds.]. Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana. Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. p. 1-21.
- Halfpeter G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: G. Halfpeter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. [Eds.]. Capítulo 1: Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. CONABIO, SEA, Grupo Diversitas, CONACYT, Zaragoza, España. p. 5-18.
- Halfpeter, G., J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. 2008. La perspectiva biogeográfica histórica. En: Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México. p. 67-86.
- Hammond, P. 1992. Species inventory. En: World Conservation Monitoring Centre. Groombridge, B. [Ed.]. Global biodiversity: Status of the Earth's living resources, Chapman and Hall, London. p. 17-39.
- Harabiš, F. y A. Dolný. 2012. Human altered ecosystems: suitable habitats as well as ecological traps for dragonflies (Odonata): the matter of scale. *Journal Insect Conservation* 16: 121-130.
- Hawking, J. H. y T. R. New. 1999. The distribution patterns of dragonflies (Insecta: Odonata) along Kiewa River, Australia, and their relevance in conservation assessment. *Hydrobiologia* 392: 249-260.

- Heino, J., T. Muotka, H. Mykrä, R. Paavola, H. Hämäläinen y E. Koskenniemi. 2003. Defining macroinvertebrate assemblage types of headwater streams: Implications for bioassessment and conservation. *Ecological Applications* 13: 842-852.
- Heino, J., J. Parviainen, R. Paavola, M. Jehle, P. Louhi y T. Muotka. 2005a. Characterizing macroinvertebrate assemblage structure in relation to stream size and tributary position. *Hydrobiologia* 539: 121-130.
- Heino, J., J. Soininen, J. Lappalainen y R. Virtanen. 2005b. The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. *Limnology and Oceanography* 50(3): 978-986.
- Hernández-Salinas, U. 2009. Estudio herpetofaunístico del estado de Hidalgo, México. Tesis de Maestría, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma. 152 p.
- Hoffman, J. 2010. Do climate changes influence dispersal and population dynamics of dragonflies in the western Peruvian Andes?. En: J. Ott, [Ed], *Monitoring climate change with dragonflies*. *Bio Risk* 5: 47-72.
- Hofmann, T. A. y C. F. Mason. 2005. Habitat characteristics and the distribution of Odonata in a lowland river catchment in Eastern England. *Hydrobiologia* 539: 137-147.
- Hovmöller, R., T. Pape y M. Kallersjo. 2002. The Palaeoptera problem: basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics* 18: 313-323.
- Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: J. Diamond y T. S. Case. [Eds.]. *Community Ecology*. Harper and Row Pub., New York. p. 314-329.
- Huggett, L. R. 1995. *Geoecology, and evolutionary approach*. Routledge. Londres. 320 p.
- Hutchins, R. E. 1969. *The world of dragonflies and damselflies*. Dodd Mead & Company. New York. 127 p.
- INEGI. 2000. *Síntesis Geográfica del Estado de Hidalgo*. Cartas estatales de hidrología superficial, geológica, climas, fenómenos climatológicos del estado de Hidalgo (escala 1: 500 000).
- IUCN. 2012. *IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2012. 1. Accesible en internet (www.iucnredlist.org) última consulta 13.IX.2012.
- Jiménez, V. A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.
- Jurzitza, G. 1981. Lista provisional de los odonatos del Parque Nacional Iguazú, Provincia de Misiones, República Argentina. *Notulae Odonatologicae* 1: 117-118.

- Kalkman, J. V., V. Clausnitzer, K. B. Dijkstra, A. G. Orr, D. R. Paulson y J. van Tol. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 351-363.
- Karube, H. 2005. Why are endemic Odonates endangered in oceanic islands Ogasawara? Abstract book the 4th WDA Internacional Symposium of Odonatology. Pontevedra, Spain.
- Kinvig, R. G. y M. J. Samways. 2000. Conserving dragonflies (Odonata) along streams running through commercial forestry. *Odonatologica* 29: 195-208.
- Kosterin, O. E. 2005. Western range limits and isolates of Eastern odonata species in Siberia and their putative origins. *Odonatologica* 34: 219-242.
- Kukalová-Peck, J. 2008. Phylogeny of higher taxa in Insecta: finding synapomorphies in the extant fauna and separating them from homoplasies. *Evolutionary Biology* 35: 4-51.
- Li, J., A. Nel, X. Zhang, G. Fleck, M. Gao, L. Lin y J. Zhou. 2012. A third species of the relict family Epiophlebiidae discovered in China (Odonata: Epiroctophora). *Systematic Entomology* 37: 408-412.
- Linnaei, C. 1758. *Systema Naturae*. Vol I. Editio decima, reformata. Holmiae Impensis Laurentii Salvii. 824 p.
- Llorente-Bousquets. J y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. En: *Capital natural de México, vol I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. CONABIO, México. p. 283-322.
- Louton, J. A., R. W. Garrison y O. S. Flint. 1996. The Odonata of Parque Nacional Manu, Madre de Dios, Peru: natural history, species richness and comparisons with other Peruvian sites. En: D. E. Wilson y A. Sandoval. [Eds.]. *Manu, The biodiversity of southeastern Peru*, Smithsonian Institute, Washington, D. C. p. 431-449.
- Luna, I. y O. Alcántara. 2004. Florística de bosque mesófilo de montaña de Hidalgo. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa, [Eds], *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, Las Prensas de Ciencias, UNAM-CONABIO. México, D.F. p. 169-192.
- Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. 2004. Introducción. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. [Eds.]. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental*, Las Prensas de Ciencias, México, D.F. p. 1-2.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J. J. Morrone. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: a preliminary vicariance model applying parsimony analysis of endemism to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography* 26: 1299-1305.
- Luna, I., O. Alcántara, J. J. Morrone y D. Espinosa. 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions* 6: 137-143.

- Luna, I., J. J. Morrone, O. Alcántara y D. Espinosa. 2001. Biogeographical affinities among Neotropical cloud forests. *Plant Systematics and Evolution* 228: 229-239.
- Machado, C. J. E. 2001. Inventario y estudio comparativo de la fauna de Odonata en tres áreas de Honduras. Tesis de Licenciatura, Escuela Agrícola Panamericana El Zamorano, Honduras. 31 p.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey. 179 p.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Publishing. London. 264 pp.
- Manolis, T. 2003. Dragonflies and damselflies of California. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 201 p.
- Martínez, C. M. L. y P. Rivas. 2009. Paleontología de invertebrados. Ediciones Universidad de Oviedo. España. 522 p.
- Márquez, J. 2010. Redescription of *Belonuchus godmani* (Sharp, 1885) (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae), with first national and state records. *Entomological News* 121(2): 206-211.
- Márquez, J. y J. Asiain. 2006. Patrones de distribución de la familia Staphylinidae (Coleoptera). En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets. [Eds.]. Componentes Bióticos Principales de la Entomofauna Mexicana, Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F. p. 157-236.
- Márquez, J. y J. Asiain. 2012. Primeros registros estatales de especies mexicanas de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 28: 118-132.
- Márquez, J. y J. J. Morrone. 2003. Análisis Panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoologica Mexicana* 90: 15-25.
- Márquez, J. y J. J. Morrone. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Coleoptera (Insecta), En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. [Eds.]. Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, Las Prensas de la Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 375-392.
- Marshall, C. J. y J. K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography* 27: 203-216.
- May, M. L. 1979. Lista preliminary de nombre y clava para identificar a los Odonata (caballitos) de la Isla de Barro Colorado. *Cuadernos Ciencias. Panamá* 1: 1-50.
- May, M. L. 1992. *Telebasis aurea* (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae), a new species of damselfly from Costa Rica. *Entomological News* 103: 161-168.

- May, M. L. 1993. *Lestes secula*, a new species of damselfly (Odonata, Zygoptera: Lestidae) from Panama. *Journal of the New York Entomological Society* 101: 410-416.
- May, M. L. 2002. Phylogeny and taxonomy of the damselfly genus *Enallagma* and related taxa (Odonata: Zygoptera: Coenagrionidae). *Systematic Entomology* 27: 387-408.
- Mc Gavin, G. C. 2002. *Entomología esencial*. Ariel Ciencia. Barcelona, España. 350 p.
- Mejía-Pérez, J. I. 2008. Análisis panbiogeográfico de los saurios de la Sierra Madre Oriental. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma. 86 p.
- Microsoft. 2010. Microsoft Office Excel, Picture Manager, PowerPoint, Word. United States of America.
- Montiel-Canales, G. 2014. Análisis panbiogeográfico de las especies de ofidios del estado de Hidalgo, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma. 141 p.
- Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson y B. Worm. 2011. How many species are there on Earth and in the ocean? *PLoS Biology* 9(8): e1001-1027.
- Moreno, C. E. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. *Manuales y Tesis SEA*, vol. 1. Zaragoza, 84 p.
- Moreno, C. E., G. Castillo-Campos y J. R. Verdú. 2009. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 20: 935-943.
- Morón, M. A. y J. Márquez. 2012. Nuevos registros estatales y nacionales de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeoidea) y comentarios sobre su distribución. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 698-711.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. *Manuales y Tesis SEA*, vol. 3. Zaragoza, 148 p.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of latin america and caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Review of Entomology* 51: 467-494.
- Morrone, J. J. 2013. *Sistemática fundamentos, métodos, aplicaciones*. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 508 p.
- Morrone, J. J. 2015. Halffter's Mexican transition zone (1962-2014), cenocrons and evolutionary biogeography. *Journal Zoological Systematics and Evolutionary Research* 53: 249-257.

- Morrone, J. J. y T. Escalante. 2009. Diccionario de Biogeografía. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 230 p.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2003. Aproximación a un atlas biogeográfico mexicano: componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En: J. J. y J. Llorente-Bousquets. [Eds.]. Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. Facultad de Ciencias, UNAM, México. p. 217-220.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2008. Biodiversity of mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): A biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 24(1): 15-41.
- Munguía, R. S., A. Córdoba y A. Romo. 2010. Do individuals in better condition survive for longer? Field survival estimates according to male alternative reproductive tactics and sex. *Journal of Evolutionary Biology* 23: 175-184.
- Needham, J. G. y M. J. Westfall Jr. 1955. A manual of the dragonflies of North America (Anisoptera) including the Greater Antilles and the provinces of the Mexican border. University California Press, Berkeley- Los Angeles- London. 615 p.
- Needham, J. G., M. J. Westfall Jr. y M. L. May. 2000. Dragonflies of North America (Anisoptera). Scientific Publishers. Gainesville, Florida. E.U.A. 940 p.
- Nikula, B., J. Sones, D. W. Stokes y L. Q. Stokes. 2002. Beginner's guide to dragonflies. Little, Brown and Company. E.U.A. 159 p.
- Novelo, R. 1987. Las náyades de *Heteragrion albifrons*, *H. alienum* y *H. tricellulare* (Odonata: Megapodagrionidae); su descripción y hábitos. *Folia Entomológica Mexicana* 74: 13-68.
- Novelo, R. 1988. Los odonatos de la Reserva de Sian Ka'an, Quintana Roo, México (Insecta: Odonata). En: D. Navarro y J. G. Robinson, [Eds], *Diversidad biológica de la Reserva de la Biósfera de Sian Ka'an, Quintana Roo, México*. CIQRO y Program Stud. Tropical Conservation. p. 257-273.
- Novelo, R. 1995. Nayade de *Brechmorhoga pertinax* (Odonata: Libellulidae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM, Serie Zoología* 66(2): 181-187.
- Novelo, R. 2005. Five new *Erpetogomphus* Hagen in Selys larvae from Mexico, with a key to the known species (Anisoptera: Gomphidae). *Odonatologica* 34(3): 243-257.
- Novelo, R. 2006a. Odonatos como indicadores de calidad ambiental. En: H. Quiroz-Martínez y V. A. Rodríguez-Castro. [Eds.]. *Bioindicadores de contaminación en sistemas acuáticos (insectos acuáticos)*. Universidad Autónoma de Nuevo León. p. 68-75.
- Novelo, R. 2006b. The larva of *Macrothemis ultima* González-Soriano, 1992 (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). *Transactions of the American Entomological Society* 132(1): 151-156.

- Novelo, R. 2008. Description of the larva of *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861 (Odonata: Megapodagrionidae). *Zootaxa* 1876: 29-34.
- Novelo, R. 2014. Primer registro de *Aphylla tenuis* Selys, 1859 para México, y primer registro del género para el estado de Chiapas (Odonata: Gomphidae). *Dugesiana* 21(1): 75.
- Novelo, R. y E. González. 1984. Reproductive behavior in *Orthemis ferruginea* (Odonata: Libellulidae), *Folia Entomológica Mexicana* 59: 11-24.
- Novelo, R. y E. González. 1991. Odonata de la Reserva de la Biósfera "La Michilía", Durango, México. Parte II. Náyades. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 107-164.
- Novelo, R. y J. A. Gómez-Anaya. 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, R. y J. A. Gómez-Anaya. 2013. Listado preliminar de los odonatos (Insecta: Odonata) del estado de Guanajuato, México. *Dugesiana* 20(2): 85-88.
- Novelo, R. y J. Peña. 1991. Odonata from Northern Mountain Range of Hidalgo State, Mexico. *Notulae Odonatologicae* 3(8): 129-131.
- Novelo, R. y K. J. Tennessen. 2010. Description of the larva of *Aeshna persephone* Donnelly, 1961 (Odonata: Aeshnidae). *Zootaxa* 2484: 61-67.
- Novelo, R., O. Canul-González y J. Camal-Mex. 1988. Los odonatos del estado de Quintana Roo, México (Insecta: Odonata). *Folia Entomológica Mexicana* 74: 13-68.
- Novelo, R., J. A. Gómez-Anaya y R. Arce-Pérez. 2002. Community structure of Odonata larvae in two streams in Zimapan, Hidalgo, Mexico. *Odonatologica* 31(3): 273-286.
- Novelo, R., J. A. Gómez-Anaya y S. A. Smith-Gómez. 2014. Primer registro del género *Epigomphus* Hagen in Selys, 1854 para el estado de Jalisco (Odonata: Gomphidae). *Dugesiana* 21(2): 101.
- Novelo, R., S. Smith-Gómez y J. A. Gómez-Anaya. 2015. Primer registro de *Cora marina* Selys, 1868 para el estado de Jalisco, México (Odonata: Zygoptera: Polythoridae). *Dugesiana* 22(1): 1-2.
- O'Grady, E. W. y M. L. May. 2003. A phylogenetic reassessment of the subfamilies of Coenagrionidae (Odonata: Zygoptera). *Journal of Natural History* 23: 2807-2834.
- Oppel, S. 2005. Habitat associations of an Odonata community in a lower montane rainforest in Papua New Guinea. *International Journal of Odonatology* 8: 243-257.
- Orr, A. G. 2006. Odonata in Bornean tropical rain forest formations: diversity, endemism and implications for conservation management. En: A. Cordero-Rivera. [Ed.]. *Forest and Dragonflies*. Pensoft Publishers, Sofia.

- Ortega, E. F. y G. Castillo. 1996. El bosque mesófilo de montaña y su importancia forestal. *Ciencias* 43: 32-39.
- Ortega-Salas, H, y E. González. 2013. Diversidad de Odonata en el Valle de Cuatro Ciénegas y Sierra de la Madera, Coahuila (Insecta). En: A. Equihua-Martínez, E. G. Estrada-Venegas, J. A. Acuña-Soto y M. P. Chaires-Grijalva. [Eds.]. *Entomología Mexicana*. 1. Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. y Colegio de Postgraduados. Montecillo, Texcoco, Estado de México, México. Vol. 12. p. 244-247.
- Osborn, R. 2005. Odonata as indicators of habitat quality at lakes in Louisiana, United States. *Odonatologica* 34: 259-270.
- Ott, J. 2001. Expansion of mediterranean odonata in Germany and Europe: consequences of climate changes. En: G. R. Walther, A. Burga y P. J. Edwards. [Eds.]. *Fingerprints of climate changes: adapted behavior and shifted species ranges*. Kluwer Academic/Plenum Publishers. p. 89-111.
- Parker, G. A. 1978. Evolution of competitive mate searching. *Annual Review of Entomology* 23: 172-196.
- Parker, I. M. y S. H. Reichard. 1998. Critical issues in invasion biology for conservation science. En: P. L. Fiedler y P. M. Kareiv. [Eds.]. *Conservation biology for the coming decade*. Chapman y Hall, New York. p. 283-305.
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P.B. Moyle, J. E. Byers y L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1: 3-19.
- Paulson, D. R. 1983 [actualizado a 30.I.2015]. List of the Odonata of South America, by country. Slater Museum of Natural History, University of Puget Sound, Tacoma, Washington. Accesible en internet: <http://www.pugetsound.edu/academics/academicresources/slatermuseum/biodiversit-y-resources/dragonflies/south-american-odonata/> última consulta 16.V.2015.
- Paulson, D. R. 2002. Odonata records from Nayarit and Sinaloa, Mexico, with comments on natural history and biogeography. *Odonatologica* 31(4): 359-370.
- Paulson, D. R. 2004. Critical species of Odonata in the Neotropics. En: V. Clausnitzer y R. Jödicke. [Eds.]. *Guardians of the Watershed. Global Status of Dragonflies: Critical Species, Threat and Conservation*. *International Journal of Odonatology* 7: 163-188.
- Paulson, D. R. 2006. The importance of forest to Neotropical dragonflies. En: A. Cordero. [Ed.]. *Forest and Dragonflies*. Fourth WDA Internacional. Symposium Odonatology Pontevedra. p. 79-101.

- Paulson, D. R. 2009. Dragonflies and damselflies of the west. Princenton University Press, New Jersey. E.U.A. 535 p.
- Paulson, D. R. 2011. Dragonflies and damselflies of the east. Princenton University Press, New Jersey. E.U.A. 538 p.
- Paulson, D. R. y S. W. Dunkle. 2012. A Checklist of North American Odonata. Slater Museum of Natural History. University of Puget Sound. Occasional Paper 56: 1-86.
- Paulson, D. R. y E. González. 1994 [actualizado a 05.VI.2014]. Odonata of Mexico by state. Slater Museum of Natural History, University of Puget Sound, Tacoma, Washington. Accesible en internet: <http://www.pugetsound.edu/academics/academicresources/slatermuseum/biodiversit y-resources/dragonflies/mexican-odonata/> última consulta 28.VIII.2014.
- Pedraza, M. del C., J. Márquez y J. Gómez-Anaya. 2010. Estructura y composición de los ensamblajes estacionales de coleópteros (Insecta: Coleoptera) del bosque mesófilo de montaña en Tlanchinol, Hidalgo, México, recolectados con trampas de intercepción de vuelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 437-456.
- Peña, J. 2001. Odonatofauna de la región occidental del estado de Hidalgo (Insecta: Odonata) Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. 141p.
- Peña, J. y R. Novelo. 1993. Los odonatos del estado de Hidalgo (Insecta: Odonata). En: M. A. Villavicencio, Y. Marmolejo y B. E. Pérez. [Eds.]. *Investigaciones recientes sobre flora y fauna de Hidalgo*. Centro de Investigación Biol. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. p. 111-142.
- Pérez, P. M. G. 2010. Inventario de los helechos y licopodios del municipio de Zacualtipán de Ángeles, Hidalgo, México. Tesis de licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. Mineral de la Reforma. 63p.
- Pérez-Rodríguez, R., A. Saldaña-Arias y A. Badillo-Solís. 2001. Odonata (Insecta) de tres embalses del estado de Tlaxcala. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 50(1): 25-31.
- Pessacq, P. 2008. Phylogeny of Neotropical Protoneuridae (Odonata: Zygoptera) and a preliminary study of their relationship with related families. *Systematic Entomology* 33(3): 511-528.
- Petersen, F. T. y R. Meier. 2003. Testing species-richness estimation methods on single-sample collection data using the Danish Diptera. *Biodiversity and Conservation* 12: 667-686.
- Petersen, F. T., R. Meier y M. N. Larsen. 2003. Testing species-richness estimation methods using museum label data on the Danish Asilidae. *Biodiversity and Conservation* 12: 687-701.
- Pisces Conservation. 2002. *Species Diversity and Richness*. v.3.03. Pennington, United Kingdom.

- Ponce, R. R., V. H. Reynoso-Rosales, J. E. M. Watson, J. Van Der Wal, R. A. Fuller, R. L. Pressey y H. P. Possingham. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. *Nature Climate Change* 1453: 1-5.
- Quiroz, M. H., V. Rodríguez-Castro, I. Siller-Aguillón, I. Zepeda-Cavazos y E. Alanís-Rodríguez. 2013. Insectos. En: Cantú-Ayala, C. [Ed.]. *Historia Natural del Parque Nacional Cumbres de Monterrey, México*. UANL-CONANP. México. p. 187-194.
- Rabinowitz, D. S., S. Cairns y T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and the frequency in the flora of the British Isles. En: M. E. Soulé. [Ed.]. *Conservation Biology: the Science of Scarcity and Diversity*. Sinauer Sunderland. p. 182-204.
- Rehn, A. C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships of Odonata. *Systematic Entomology* 28: 181-239.
- Rick, E. F. y J. Kukalová-Peck. 1984. A new interpretation of dragonfly wing venation based upon early Carboniferous fossils from Argentina (Insecta: Odonatoidea) and basic characters 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.
- Rodríguez, P., J. Soberón y H. T. Arita. 2003. El componente beta de la diversidad de mamíferos de México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)* 89: 241-259.
- Romo, B. A., R. Macías-Ordóñez y A. Córdoba-Aguilar. 2009. Male dimorphism, territoriality and mating success in the tropical damselfly, *Paraphlebia zoe* Selys (Odonata: Megapodagrionidae). *Evolutionary Ecology* 23: 699-709.
- Ruiz, C. A. J., O. Alcántara e I. Luna. 2004. Medio físico: Límites. En: Luna, I., J. J. Morrone y D. Espinosa. [Eds.]. *Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, Las Prensas de Ciencias, México, D.F.* p. 7-24.
- Rzedowski, J. 2005. México como área de origen y diversificación de linajes vegetales. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone. [Eds.]. *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines (primeras jornadas biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática)*. CONABIO-Facultad de Ciencias, UNAM, México. p. 375-382.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 504 p.
- Sahlén, G. y K. Ekestubbe. 2001. Identification of dragonflies (Odonata) as indicators of general species richness in boreal forest lakes. *Biodiversity and Conservation* 10: 673-690.
- Sahlén, G., R. Bernard, A. C. Rivera, R. Ketelaar y F. Suhling. 2004. Critical species of Odonata in Europe. En: V. Clausnitzer y R. Jödicke. [Eds.]. *Guardians of the*

- Watershed. Global Status of Dragonflies: Critical Species, Threat and Conservation. *International Journal of Odonatology* 7: 385-398.
- Samways, M. J. 1994. *Insect conservation biology*. Chapman & Hall, London. 358 p.
- Samways, M. J. 2010. Impacts of extreme weather and climate change on South African dragonflies. En: J. Ott. [Ed.]. *Monitoring climate change with dragonflies*. *Bio Risk* 5: 73-84.
- SARH, 1992. *Inventario Nacional Forestal de Gran Visión México, 1991-1992*. SARH-Subsecretaria Forestal. México, D.F.
- Sarkar, I. N. 2007. Biodiversity informatics: organizing and linking information across the spectrum of life. *Briefings in bioinformatics* 8(5): 347-357.
- Sato, M. y N. Riddiford. 2008. A preliminary study of the Odonata of S'Albufera Natural Park, Mallorca: status, conservation priorities and bio-indicator potencial. *Journal Insect Conservation* 12: 539-548.
- Savage, J. M. 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Annals of the Missouri Botanical Garden* 69: 464-547.
- Scher, O. y A. Thiéry. 2005. Odonata, Amphibia and environmental characteristics in motorway stormwater retention ponds (southern France). *Hydrobiologia* 551: 237-251.
- Schorr, M. D. y D. Paulson. 2012. World Odonata List. Publicación electrónica. Accesible en internet: (<http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list/>) última consulta 18.XI.2012.
- Schultz, T. D. 2009. Diversity and habitats of a Prairie assemblage of Odonata al Lostwood National Wildlife Refuge, North Dakota. *Journal of the Kansas Entomological Society* 82(1): 91-102.
- SEMARNAT, 2010. NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. *Diario oficial* 78pp.
- Simon, S., S. Strauss, A. V. Haeseler y H. Hadrys. 2009. A phylogenomic approach to resolve the basal pterygote divergence. *Molecular Biology and Evolution* 26(12): 2719-2730.
- Smith, S. D. A. 2008. Interpreting molluscan death assemblages on rocky shores: Are they representative of the regional fauna? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 366: 151-159.
- Soberón, M. J. y J. Llorente-Bousquets. 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.

- Soldán, T. 2003. Ephemeroptera phylogeny and higher classification: present status and conflicting hypotheses. *Entomologische Abhandlungen Dresden* 61: 125-126.
- Species, 2000. Species 2000 and ITIS Catalogue of life. Fixed edition. Accesible en internet (<http://www.sp2000.org>) última consulta 09.XI.2014.
- Statsoft, 2001. Statistica. Data analysis software system and computer program manual. v.6. Statsoft, Inc. Tulsa, OK.
- Stevens, L. E. y R. A. Bailowitz. 2009. Odonata biogeography in the Grand Canyon ecoregion, southwestern USA. *Annals of the Entomological Society of America* 102(2): 261-274.
- Termaat, T., V. J. Kalkman y J. P. Bouwman. 2010. Changes in the range of dragonflies in the Netherlands and the possible role of temperature change. En: J. Ott. [Ed.]. *Monitoring climate change with dragonflies*. *Bio Risk* 5: 155-173.
- Theischinger, G. y J. Hawking. 2006. The complete field guide to dragonflies of Australia. CSIRO Publishing, Collingwood, Australia. 366 p.
- Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. Borror and Delongs introduction to the study of insects. Thompson Brooks/Cole, 7ed, United State of America. 864 p.
- Trueman, J. W. H. 1996. A preliminary cladistic analysis of odonate wing venation. *Odonatologica* 25: 59-72.
- Upton, S., D. Danforth, E. González, R. A. Behrstock y R. A. Bailowitz. 2007. A preliminary checklist of the Odonata of Sonora, Mexico. *Bulletin of American Odonatology* 10(2): 23-51.
- Van Tol, J. 2005. Global Species Database Odonata. Accesible en internet (<http://www.odonata.info>) última consulta (5.V.2010).
- Van Tol, J. 2009. Phylogeny and biogeography of the Platystictidae (Odonata). Ph. D. Tesis, Nationaal Natuurhistorich Museum Naturalis, University of Leiden, Netherlands. 294 p.
- Van Tol, J. y M. J. Verdonk. 1988. The protection of dragonflies (Odonata) and their biotopes. *Nature and Environment Series of Council of Europe* 38. 181 p.
- Villeda-Callejas, M. de P., J. A. Lara-Vázquez, Ma. de los A. Sanabria-Espinosa y J. Franco-López. 1998. Odonatofauna adulta del noreste de Michoacán, México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 4(2): 247-251.
- Von Ellenrieder, N. 2003. A phylogenetic analysis of the extant Aeshnidae (Odonata: Anisoptera). *Systematic Entomology* 27: 437-467.
- Von Ellenrieder, N. 2009. Databasing dragonflies: state of knowledge in the Neotropical región. *Agrion* 13(2): 58-72.

- Von Ellenrieder, N. 2014. Evolución y diversificación de los odonatos. En: M. Fabrezi. [Ed.]. Tópicos sobre la evolución. Universidad Nacional de Salta, Argentina. p 22-25.
- Ware, J. L., S. W. Ho y K. Kjer. 2008. Divergence dates of libelluloid dragonflies (Odonata: Anisoptera) estimated from rRNA using paired-site substitution models. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47(1): 426-432.
- Ware, J. L., M. L. May y K. Kjer. 2007. Phylogeny of the higher Libelluloidea (Anisoptera: Odonata): An exploration of the most speciose superfamily of dragonflies. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45(1): 289-310.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology* 35: 532-543.
- Warwick, R. M. y K. R. Clarke. 2001. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species. *Oceanography and Marine Biology* 39: 207-231.
- Warwick, R. M. y J. Light. 2002. Death assemblages of mollusks on St Martin's Flats, Isles of Sicilly: a surrogate for regional diversity? *Biodiversity and Conservation* 11: 99-112.
- Westfall, M. J. Jr y M. L. May. 1996. Damselflies of North America. Scientific Publishers, Gainesville, Florida. E.U.A. 649 p.
- Wheeler, W. C., M. Whiting, M. D. Wheeler y J. M. Carpenter. 2001. The phylogeny of the extant hexapod orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251.
- Willkommen, J. y T. Hörnschemeyer. 2007. The homology of wing base sclerites and flight muscles in Ephemeroptera and Neoptera and the morphology of the pterothorax of *Habroleptoides confusa* (Insecta: Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Arthropod Structure and Development* 36: 253-269.

10. ANEXOS

Anexo A.

Abreviaturas de los estados de la República Mexicana y de los estados del sur de Estados Unidos de América utilizadas en los registros de las especies de los análisis panbiogeográficos del Anexo C.

Aguascalientes = AGS	Guanajuato = GTO	Querétaro = QRO
Arizona = AZ	Guerrero = GRO	Quintana Roo = QR
Baja California Norte = BCN	Hidalgo = HGO	San Luis Potosí = SLP
Baja California Sur = BCS	Jalisco = JAL	Sinaloa = SIN
California = CA	Estado de México = MEX	Sonora = SON
Campeche = CAM	Michoacán = MICH	Tabasco = TAB
Chiapas = CHIS	Morelos = MOR	Tamaulipas = TAMS
Chihuahua = CHIH	Nayarit = NAY	Texas = TX
Coahuila = COAH	Nuevo León = NL	Tlaxcala = TLAX
Colima = COL	Nuevo México = NM	Veracruz = VER
Distrito Federal = DF	Oaxaca = OAX	Yucatán = YUC
Durango = DGO	Puebla = PUE	Zacatecas = ZAC

Anexo B.

Números asignados a cada trabajo del que se obtuvieron los registros de las especies con referencia en el Anexo C. Los trabajos que se citan a continuación están en orden conforme van apareciendo en el Anexo C. En el caso de las colecciones fueron consultadas en bases de datos que tienen disponibles en internet.

1. Presente tesis
2. Novelo y Peña, 1991
3. Gloyd, 1944
4. González *et al.*, 2011
5. Novelo com. pers.
6. González com. pers.
7. Beatty y Beatty, 1962
8. Escoto-Moreno *et al.*, 2009
9. Calvert, 1901-1908
10. González y Paulson, 2011
11. Behrstock *et al.*, 2007a
12. González y Novelo, 1991
13. Novelo y Gómez-Anaya, 2013
14. Peña y Novelo, 1993
15. Behrstock, 2009
16. Paulson y González, 1994
17. Abbott, 2005
18. Upton *et al.*, 2007
19. Escoto-Moreno *et al.*, 2014a
20. NMNH Smithsonian Collection
21. Novelo y Gómez-Anaya, 2009
22. Villeda-Callejas *et al.*, 1998
23. Paulson, 2002
24. OSUC Ohio State University Collection
25. Escoto-Moreno y Márquez, 2013
26. Cuevas, 2007
27. Anderson *et al.*, 2012
28. Novelo, 2008
29. Munguía *et al.*, 2010
30. González y Novelo, 2011
31. González, 1997
32. Gómez-Anaya y Novelo, 1993
33. Novelo, 1988
34. González y Montiel, 2000
35. Paulson, 2009
36. Garrison, 1994b
37. Peña, 2001
38. Escoto Moreno *et al.*, 2015
39. Novelo y González, 1991
40. Quiroz *et al.*, 2013
41. Behrstock *et al.*, 2007b
42. SMNH University of Puget Sound Collection
43. EMEC University of Berkeley Collection
44. González *et al.*, 2008
45. Behrstock, 2005
46. Stevens y Bailowitz, 2009

- | | |
|---|-----------------------------------|
| 47. Pérez-Rodríguez <i>et al.</i> , 2001 | 56. Garrison, 1994a |
| 48. González <i>et al.</i> , 2004 | 57. González, 1999 |
| 49. Escoto-Moreno <i>et al.</i> , en prensa | 58. Garrison <i>et al.</i> , 2006 |
| 50. Needham <i>et al.</i> , 2000 | 59. Novelo, 1995 |
| 51. González y Novelo, 1998 | 60. Garrison, 1990 |
| 52. Escoto-Moreno <i>et al.</i> , 2014b | 61. Novelo <i>et al.</i> , 2002 |
| 53. Von Ellenrieder, 2003 | 62. Gómez <i>et al.</i> , 2000 |
| 54. González <i>et al.</i> , 2009 | 63. Garrison, 1996 |
| 55. Novelo, 2005 | |

Anexo C.

Distribución geográfica de las especies de Odonata utilizadas en el análisis de los trazos individuales (se excluyen los registros al sur y al norte de México, con excepción de algunos en los alrededores de la frontera con U.S.A). El orden de las familias es de acuerdo a la clasificación actual de los odonatos realizada por Dijkstra *et al.* (2013) basados en los principios de estabilidad taxonómica y monofilia de los grupos existentes. Los géneros y especies llevan un orden alfabético. Los estados tienen las abreviaturas en mayúsculas y corresponden al anexo A, en el caso de ser sólo un registro estatal solo figura la abreviatura. Los números entre paréntesis son la referencia de donde se obtienen los registros y corresponden a los trabajos del anexo B.

Lestidae

- Archilestes regalis* Gloyd, 1944. HGO: Calnali, Chapulhuacán, Tlanchinol (1), Molango (2); SLP: Huehuetlán (3), Tamazunchale, Xilitla (4); VER: Martínez de la Torre (5), Papantla (6), Orizaba, Córdoba (7).
- Lestes alacer* Hagen, 1861. AGS: Aguascalientes, Calvillo, San José de Gracia (8); AZ (9); CHIS: Ixhuatán, Ixtapa (10); CHIH: Janos, Madera, Nuevo Casas Grandes, Ocampo, Temósachi (11); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DF: Tlalnepantla, Tacuba (9); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Acámbaro, Irapuato, León, San Miguel de Allende (13); HGO: La Misión, San Agustín Metzquitlán, Tepehuacán de Guerrero (1), Zacualtipán de Ángeles (14); MEX (16); MICH: Uruapan (9); MOR: Cuernavaca (9); NM: Gila National Forest, San Gerónimo (17); OAX (16); PUE: Cholula (9); SON: Agua Prieta, Cananea, Huatabampo, Naco, Sahuaripa, Yécora (18); TAMS (16); TX: Pecos (17).

Platystictidae

- Palaemnema paulicoba* Calvert, 1931. HGO: Chapulhuacán, Tepehuacán de Guerrero (1), Atlapezco, San Felipe Orizatlán (19); NL: Santiago (20); OAX: Valle Nacional, La Chinantla (7); SLP: Ciudad del Maíz, Ciudad Valles, Huehuetlán, Tamasopo, Tancanhuitz de Santos (4); VER: Córdoba (9).

Calopterygidae

- Hetaerina capitalis* Selys, 1873. CHIS: Cintalapa, Independencia, Tonalá, Unión Juárez, Villaflores (10); GRO (16); HGO: Molango (14), Calnali, Chapulhuacán, La Misión, Tepehuacán de Guerrero, Tlanchinol (1); MICH: Aquila, Coalcomán, Tepalcatepec (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); NAY: San Blas, Santa María del Oro y Tepic (23); OAX: Valle Nacional (7); SLP: Tamazunchale (4); VER: Coscomatepec, Huatusco, Los Tuxtlas (9).
- H. cruentata* Rambur, 1842). CHIS: Acala, Ángel A. Corzo, Arriaga, Bochil, Cacahuatán, Cintalapa, Escuintla, Ixhuatán, La Concordia, La Trinitatia, Motozintla, Ocosingo, Ocozocuautila, Tonalá, Unión de Juárez (10); COL (16); DF (16); GRO (16); HGO: Calnali, Ixmiquilpan, Lolotla,

Molango de Escamilla, Tecozautla, Tlanchinol, Zacualtipán de Ángeles (14), Pisaflores (11), La Misión, San Agustín Metzquititlán, Tepehuacán de Guerrero (1); JAL (16); MEX (16); MICH: Chinicuila, Coalcomán (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR (16); NAY: Santa María La Cofradia (23); OAX (16); PUE: Huauchinango, Piedras Negras, Xicotepec de Juárez (32), Zihuateutla (26); QRO (16); SLP: Tamazunchale, Xilitla (4); TAB (16); VER: Los Tuxtlas (31).

6. *H. infecta* Calvert, 1901. CHIS: Ixhuatán, Ocozocuautila, Palenque (10); HGO: Calnali, Molango (2), Chapulhuacán, La Misión, Tlanchinol (1); OAX: Valle Nacional la Chinantla (20); QRO: (16); SLP: Xilitla (4); VER: Atoyac (24), Córdoba (20), Presidio (9).

7. *H. vulnerata* Hagen in Selys, 1853. CHIH: Ocampo (11); CHIS: Acala, Bochil, Ángel A. Corzo, Independencia, Rayón, San Cristóbal de las Casas (10), COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); DF (16); GRO (16); GTO: Abasolo, León, Xichú (13); HGO: San Agustín Metzquititlán, Zacualtipán de Ángeles, Tecozautla (14), Zimapán (62), Molango de Escamilla, Omitlán de Juárez (49); JAL (16); MEX (16); MOR (16); MICH: Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); NL: Parque Nacional Cañon de La Huasteca Monterrey (60), Santiago (40); PUE: Huauchinango (32); SON: Nácori Chico, Sahuaripa, Yécora (18); VER (16).

Thaumtoneuridae

8. *Paraphlebia zoe* Selys in Hagen, 1861. HGO: Chapulhuacán, Molango (2), Tenango de Doria, Tepehuacán de Guerrero, Tlanchinol (25); PUE: Zihuateutla (26); QRO: Landa de Matamoros (25); SLP: Tamazunchale, Xilitla (4); VER: Cosautlán, Coscomatepec (27), Huatusco (20), Misantla (9), Tlapacoyan, Teocelo (28), Xico (29).

Coenagrionidae

9. *Acanthagrion quadratum* Selys, 1876. CAM: Calakmul (34); CHIS: Arriaga, Bochil, Escuintla, Independencia, Huitiupan, Huixtla, Ixhuatán, Izapa, La Trinitaria, Ocosingo, Ocozocuautila, Tapachula, Tuxtla Gutiérrez, Villaflores (10); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); HGO: Lolotla, Molango de Escamilla (14), Atlapexco, Huehuetla, San Felipe Orizatlán, Tlanchinol (49), Pisaflores (11); PUE: Zihuateutla (26), Piedras Negras, Xicotepec de Juárez (32); QR: Reserva de Sian Kaán (33); QRO (16); SLP: Ciudad Valles, Tanchahuitz de Santos, Tamazunchale (4); TAB (16); TAMS (16); VER: Los Tuxtlas (31); YUC (16).

10. *Apanisagrion lais* (Brauer in Selys, 1876). AGS: Aguascalientes, Calvillo, Jesús María, Pabellón de Arteaga (8); CHIH: Madera (11); CHIS (16); GTO: León, Pénjamo, Villa Apaseo el Alto (13); GRO (16); HGO: Molango de Escamilla, San Agustín Metzquititlán, Tecozautla, Tlanchinol, Zacualtipán de Ángeles (14), Zimapán (62), La Misión, Tenango de Doria, Tepehuacán de Guerrero (49); JAL (16); MEX (16); MICH: Chinicuila, Coalcomán (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Sierra de Huautla (44); NAY: San Pedro Lagunillas, Santa María (23); NL (16); OAX (16); PUE: Zihuateutla (26), Piedras Negras (32); QRO: Agua Zarca (11); SLP: Tamasopo (4); SIN (16); SON: Sierra de San Javier (54), Agua Prieta, Cananea, Sahuaripa, Onavas, Yécora (18); TAMS (16); VER (16); ZAC: Juchipila (38).

11. *Argia anceps* Garrison, 1996. AGS: Aguascalientes, Calvillo, Jesús María, San José de Gracia (8); CHIH: Madera, Ocampo (11); CHIS: Ángel A. Corzo, Bellavista, Chiapa de Corzo, Escuintla, Independencia, La Concordia, La Trinitaria, Ocozocuautila, Tapachula (10), Cintalapa, Tuxtla Gutiérrez (63); COL (16); GRO: Taxco (63); GTO: Abasolo, Comonfort, Cuerámaro, Juventino Rosas, León, Pénjamo, San Miguel de Allende, Victoria, Villa Apaseo el Alto (13); HGO: Calnali, Ixmiquilpan, Lolotla, Molango de Escamilla, Tlanchinol (14), Zimapán (62), Tecozautla (63), Huehuetla, La Misión, Tepehuacán de Guerrero, Zacualtipán de Ángeles (49); JAL: Chamela (48), Sierra de Autlán (63); MEX (16); MICH: Aguila, Coalcomán, Tepalcatepec, Villa Victoria (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Cuernavaca, Jiutepec, Itzamatitlán, Yautepec (63); NAY: Tecuitata, San Pedro Lagunillas, Santa María del Oro (23); NL (16); OAX: Tehuantepec (63); PUE: Huauchinango, Piedras Negras, Xicotepec de Juárez (32), Zihuateutla (26); QRO: Landa de Matamoros (11); SLP: Xilitla (4); SIN (16); SON: Sierra de San Javier (54), Alamos, Sahuaripa,

Onavas, Yécora (18); TAMS (16); VER: Córdoba, Fortín, Huatusco, Jalapa (30), Los Tuxtlas (31); ZAC: Juchipila (38).

12. *A. chelata* Calvert, 1902. CHIS: Ángel A. Corzo, Bochil, Pichucalco, San Cristóbal de las Casas (10), Jitolol (20). HGO: Tlanchinol (1); OAX: Valle Nacional (7); VER: Coatepec (30).

13. *A. cuprea* (Hagen, 1861). CHIS: Ocosingo, Ocozocuautila, Palenque, Pichucalco (10); HGO: Calnali, Molango de Escamilla, Lolotla, Tlanchinol (14), Chapulhuacán (1); MICH: Chinicuila (21); NAY (16); NL (16); PUE: Zihuateutla (26); QRO (16); SLP: Ciudad Valles, Xilitla (4); SON: Yécora (18); TAB (16); TAMS: Ciudad Victoria (11); VER: Córdoba (30), Los Tuxtlas (31).

14. *A. extranea* (Hagen, 1861). AGS: Aguascalientes, Calvillo, Jesús María (8), CHIH: Madera (18); CHIS: Ocosingo, Pueblo Nuevo Solistahuacán (10); COL (16); GTO: Abasolo, León, Pénjamo; GRO (16); HGO: Calnali, Lolotla, Molango de Escamilla, San Agustín Metzquitlán, Tlanchinol (14), Chapulhuacán, La Misión, Tepehuacán de Guerrero, Tenango de Doria (1); JAL (16); MEX (16); MICH: Aquila, Chinicuila, Coalcomán, Tepalcatepec, Villa Victoria (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Cuernavaca, Cocoyutla (62); NAY: Tepic (62), San Pedro Lagunillas, Santa María del Oro (23); OAX (16); PUE: Zihuateutla (26), Huauchinango, Piedras Negras, Xicotepec de Juárez (32); QRO (16); SIN: La Guayanera, Potrerillos (62); SLP: Ciudad del Maíz, Ciudad Valles, Tamasopo, Tamazunchale, Huehuetlán (4); SON: Sierra de San Javier (54), Onavas, Oquitoa (18); TAMS (16); VER: Coscomatepec, Teocelo (62), Los Tuxtlas (31); ZAC: Jalpa (38).

15. *A. frequentula* Calvert, 1907. CAM: Calakmul (31); CHIS: La Concordia, Ocosingo, Ocozocuautila, Palenque, Pichucalco, Salto de Agua, San Cristóbal de las Casas (10); GRO (16); HGO: Atlapexco, Calnali, San Felipe Orizatlán (19), Chapulhuacán, Tlanchinol (1); MOR: Jojutla (9); OAX (16); PUE: Zihuateutla (26), Piedras Negras, Xicotepec de Juárez (32); QR: Reserva de la Biósfera Sian Ka'an (33); SLP: Ciudad Valles, Huenuetlán el Chico, Tancanhuitz de Santos (4); TAB (16); VER: Catemaco, Los Tuxtlas (31).

16. *A. fumipennis violacea* (Hagen, 1861). AGS: Aguascalientes, Calvillo, Jesús María, San José de Gracia (8); AZ (35); CHIH: Buenaventura, Janos, Temósachi (11); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DGO: Pueblo Nuevo (36), Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Juventino Rosas, León, Pénjamo, San Felipe, San Miguel de Allende, Santa Cruz (13); HGO: Ixmiquilpan, Tecozautla (37), Zacualtipán de Ángeles (1); NM (17); SLP (16); SON: Agua Prieta, Cananea, Naco (18); TX: Pecos (17); ZAC: Jalpa, Jerez (38).

17. *A. lacrimans* (Hagen, 1861). AZ: Leslie Creek, Huachuca, Garden Canyon, Chiracahua (20); CHIH: Pinos Altos, Ocampo (11); DGO (16); GRO: Omilteme (9); HGO: Tlanchinol, San Agustín Metzquitlán (1), Tecozautla, Zacualtipán de Ángeles (14); JAL (16); MEX (16); MICH: Coalcomán (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22), Uruapan (9); MOR: Cuernavaca (9), Jiutepec (20); NL (16); SIN (16); SON: Agua Prieta, Cananea, Nácori Chico, Yécora (18); VER: Córdoba, Huatusco (20).

18. *A. munda* Calvert, 1902. AGS: Calvillo, San José de Gracia (8); CHIH: Casas Grandes, Madera (11); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (39); HGO: Carpinteros, San Agustín Metzquitlán (1); SLP: Río Verde (9); SON: Yécora (18); VER: Huayacocotla (1).

19. *A. oculata* Hagen in Selys, 1865. CHIS: Arriaga, Chiapa de Corzo, Huixtla, Independencia, Ocosingo, Ocozocuautila, Palenque (10); COL (16); GRO (16); HGO: Lolotla, Molango de Escamilla (14), Calnali, Tlanchinol, Tepehuacán de Guerrero (49); JAL: Chamela (48); MEX (16); MICH: Apatzingán, Aquila, Chinicuila, Coalcomán, Tepalcatepec, Villa Victoria (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR (16); NAY: Singaita, Tecuitata, Santa María del Oro (23); NL (16); PUE: Zihuateutla (26); SLP: Aquismón, Ciudad Valles, Huehuetlán, Tamasopo, Tamazunchale (4); SON: Sierra de San Javier (54), Guaymas, Onavas, Alamos, Yécora (18); TAB (16); TAMS: Ciudad Victoria, Gómez Farías (45); VER: Los Tuxtlas (31).

20. *A. plana* Calvert, 1902. AGS: Aguascalientes, Calvillo, San José de Gracia (8); AZ: Coronado National Memorial (20); CHIH: Madera (11); CHIS: Cintalapa (10); COAH: Maderas del Carmen,

Ocampo (15); DF (16); GRO: Omilteme (9); GTO: Guanajuato, León, Pénjamo, San Miguel de Allende, Xichú (13); HGO: Ixmiquilpan, Tasquillo, Tecozautla (37), Tlanchinol (14), La Misión, San Agustín Metzquititlán, Tenango de Doria (1), Huasca de Ocampo, Omitlán de Juárez (19); JAL: Ixtlahuacán de los Membrillos (20); MEX (16); MICH: Chinicuila (21), Uruapan (9); MOR: Cuernavaca (9); NL: Santiago (40); NM: Hidalgo (17); QRO (16); SIN (16); SLP: Ciudad Valles, Xilitla (4); SON: Agua Prieta, Cananea, Cucurpe, Guaymas, Huachineras, Naco, Nácori chico, Yécora (11); TAMS: Ciudad Victoria (41); TX: Pecos (17); ZAC: Genaro Codina (38).

21. *A. tarascana* Calvert, 1902. AGS: Aguascalientes, San José de Gracia (8); AZ: Cochise (20); CHIH: Madera (11); HGO: Ixmiquilpan, Tecozautla (37), La Misión (1); JAL: Tamazula (42); MEX (9); MICH: Aquila, Apatzingán, Chinicuila, Coahuayana, Coalcomán (21), Uruapan (43); MOR: Cuernavaca (9), Xochitepec, Tetecala (20); GRO: Malinaltepec; GTO: Acámbaro (9), Cuerámaro, San Miguel de Allende (13); OAX (20); PUE: Izúcar de Matamoros (9); SON: Agua Prieta, Alamos, Arizpe, Cucurpe, Guaymas, Rosario, Yécora (11); VER (16).

22. *A. tonto* Calvert, 1902. AGS: Calvillo, San José de Gracia (8); CHIH: Madera (11); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Guanajuato, Xichú (13); Omitlán de Juárez (19), San Agustín Metzquititlán (1); MOR: Cuernavaca (9); MICH: Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); NL: Santiago (40); NM: Catron, Grant (17); SON: Nácori Chico, Yécora (18); VER: Huayacocotla (1).

23. *A. ulmeca* Calvert, 1902. CHIS: Ángel A. Corzo, Pijijiapan, Tapachula, Tonalá (10); HGO: Calnali, Molango, Tepehuacán de Guerrero (14), Pisaflores (37), Chapulhuacán, La Misión, San Agustín Metzquititlán, Tlanchinol, Tenango de Doria, Zacualtipán de Ángeles (1); GRO: Acahuizotla, Malinaltepec (9); MICH: Aquila, Chinicuila, Coalcomán (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Sierra de Huautla (44); NAY: La Galinda, Santa María del Oro (23); NL (16); PUE: Xicotepc de Juárez, Piedras Negras (32), Zihuateutla (26); QRO: Landa de Matamoros (41); SLP: Ciudad Valles, Tamasopo, Tamazunchale, Xilitla (4); SON: Yécora (18); TAMS: Gómez Farías (45); VER: Atoyac (9), Los Tuxtlas (31), Córdoba, Orizaba (7), Fortín de las Flores, Huatusco (20).

24. *Enallagma semicirculare* Selys, 1876. CHIS: Ixhuatán, Ocozocuautila, Tuxtla Gutiérrez (10); COAH (16); GRO (16); HGO: Tlanchinol (14), Calnali, Tepehuacán de Guerrero (49); JAL: Chamela (48); MEX (16); MICH: Apatzingán, Aquila, Coahuayana, Coalcomán, Tepalcatepec (21); MOR (16); NAY (16); PUE: Zihuateutla (26); SLP: Aquismón (4); SIN (16); SON: Sierra de San Javier (54), Huachineras (18); TAMS (16); VER: Los Tuxtlas (31).

25. *Hesperagrion heterodoxum* (Selys, 1868). AGS: Calvillo, San José de Gracia (8); AZ: Grand Canyon National Park (46); CHIH: Madera, Temósachi, Ocampo (11); COAH: Maderas del Carmen y Ocampo (15); DGO: Durango (9), Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Acámbaro, San Miguel de Allende, Xichú; HGO: Actopan, Tecozautla, Zacualtipán de Ángeles (14), San Agustín Metzquititlán (1); MICH: Uruapan (9), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Cuernavaca (9); NL: Santiago (40); NM: Catron, Grant, Sierra, Luna (17); OAX: Oaxaca (9); PUE: Huauchinango (32); SLP: San Luís Potosí (9); SON: Cucurpe, Sahuaripa, Yécora (18); TLAX: Apizaco (47); TX: Brewster, Culberson, Jeff Davis, Presidio (17); VER (9); ZAC: Genaro Codina (38).

26. *Ischnura capreolus* (Hagen, 1861). CHIS: Ixhuatán, Ocosingo, Tapachula, Tuxtla Gutiérrez (10); CAM: Reserva de la Biósfera Calakmul (34); COL (16); HGO: Zacualtipán de Ángeles (19); JAL: Chamela (48); MICH: Coahuayana (21); NAY: San Blas (43); OAX: Huatulco (6), San Miguel Soyaltepec (43); QR: Reserva de la Biósfera Sian Ka'an (33); SLP: Aquismón (4); TAB: Teapa (9); TAMS (16); VER: Jalapa (20), Los Tuxtlas (9).

27. *I. demorsa* (Hagen, 1861). AGS: Aguascalientes, Calvillo, San José de Gracia (8); AZ: Tonto National Monument (35); CHIH: Janos, Madera, Nuevo Casas Grandes, Ocampo, Temósachi (11); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DF: Tacuba (9); DGO: Durango (9), Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Acámbaro, León, San Miguel de Allende, Xichú (13); HGO: Molango, Tecozautla (14), Huasca de Ocampo (49); MICH: Morelia, Pátzcuaro (9); NM: Hidalgo,

Grant, Luna (17); OAX (16); QRO (16); SIN (16); SLP (16); SON: Hermosillo, Huatabampo, Yécora (18); TLAX: Atlangatepec, Tlaxco (47); TX: Brewster, Culberson, Jeff Davis, El Paso, Presidio, Reeves, Pecos (17); ZAC: Genaro Codina (38).

28. *Mecistogaster ornata* Rambur, 1842. CHIS: Chiapa de Corzo (10); DGO (16); GRO (16); HGO: Calnali, Huehuetla, La Misión (19); JAL: Chamela (48); MEX (16); MICH: Apatzingán, Aquila, Chinicuila, Villa Victoria (21); MOR (16); NAY (16); OAX (16); PUE: Zihuateutla (26); SIN: La Bajada (23); SLP: Ciudad del Maíz (4), El Salto (45); TAB (16); TAMS: Gómez Farías (45); VER: Los Tuxtlas (31).

29. *Pseudostigma aberrans* Selys, 1860. CHIS: Independencia, La Trinitaria (10); HGO: La Misión (19); NL: Santiago (40); OAX: Valle Nacional (20); PUE: Zihuateutla (26); SLP: Tamazunchale (4); TAB: Teapa (9); TAMS: Tampico (5); VER: Atoyac, Presidio, Misantla (9), Los Tuxtlas (31), Córdoba, Orizaba (7), Fortín de las Flores (20).

Aeshnidae

30. *Oplonaeschna armata* (Hagen, 1861). AZ (35); CHIH: Basin Toro Guerrero (50); CHIS: Ángel A. Corzo, Motozintla, San Cristóbal de las Casas (10); COAH: San Pedro (20); DF: La Marquesa Parque Nacional Las Cruces (20); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GRO: Omilteme (9); GTO: Guanajuato (13); HGO: San Agustín Metzquititlán, Zacualtipán de Ángeles (14); MICH: Chilchota (20), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Cuernavaca (9), Metepec, Tetela del Volcán, Tepoztlán (51); NM: Catron, Grant, Sierra, Socorro, Otero (17); OAX: Ixtlán de Juárez, Santa Catarina Lachatao (20); SIN (16); VER: Coscomatepec (20).

31. *Rhionaeschna jalapensis* (Williamson, 1908). CHIH: Ocampo (11); CHIS: San Cristóbal de las Casas (10), Ciudad Cuauhtémoc, Oxchuc (20); DGO: El Salto (11); GRO: Amula (9); HGO: Molango de Escamilla, Tlanchinol, Zacualtipán de Ángeles (14), San Agustín Metzquititlán (49); MOR: Parque Nacional Lagunas de Zempoala (20), Cuernavaca (9); PUE: Huauchinango (32); VER: Jalapa (20), Córdoba (7), Huayacocotla (1).

32. *R. multicolor* (Hagen, 1861). AGS: Aguascalientes, Calvillo, San José de Gracia (52); AZ (35); BCS (53); CA (35); CHIH: Madera, Temósachi (11); DF (53); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Acámbaro, León, Ocampo, San Miguel de Allende (13); HGO: Molango de Escamilla, Tlanchinol (14), La Misión (1), Huasca de Ocampo (49), Zimapán (37); MICH: Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Sierra de Huautla (44); NM: Catron, Grant, Luna, Sierra, Socorro, Otero (17); PUE (53); Agua Prieta, Guaymas, Naco, Yécora (18), Sierra de San Javier (54); TLAX: Apizaco (47); TX: Brewster, Reeves, El Paso (17); VER: Las Vigas (30).

Gomphidae

33. *Erpetogomphus elaps* Selys, 1858. CHIS: Ángel A. Corzo, Cacahoatán, Tonalá (10), San Gerónimo, Volcán Tacana (56); GRO: Chilpancingo, Tepetlapa (56); GTO: León, Victoria (13); HGO: Molango de Escamilla, Zacualtipán de Ángeles (14), Zimapán (61), La Misión (1); JAL: Palapita, San Diego, Tequila (56); MEX (16); MICH: Apatzingán, Aquila, Chinicuila, Coalcomán, Tepalcatepec (21), Uruapan (56); MOR: Alpuyeca, Cuernavaca, Cuahtla, Jojutla, Itzamatitlán (56); NAY: Acajoneta, Jumatán, Tepic (56), Santa María del Oro (23); NL: Monterrey (56); PUE: Zihuateutla (26); QRO (16); SIN: Concordia (56); SLP: Ciudad del Maíz (4); SON: Sierra de San Javier (54), Alamos, Sahuaripa, Yécora (18); TAMS: Ciudad Victoria; VER: Coscomatepec, Jalapa, Fortín de las Flores, Teocelo (56).

34. *E. erici* Novelo, 1999. HGO: Molango de Escamilla (55); Tlanchinol (1); VER: Tlapacoyan (55).

35. *E. liopeltis* Garrison, 1994. HGO: Molango de Escamilla (14), La Misión (1); MICH: Apatzingán (20); NL: Monterrey, Santiago (56), El Mirador (20); SLP: Xilitla (20).

36. *Phyllogomphoides suasus* (Selys, 1859). CHIS: Chiapa de Corzo, San Cristóbal de las Casas, Tonalá, Tuxtla Gutiérrez (10); GRO: Tepetlapa (9); HGO: Calnali (19), La Misión (1), Huejutla de Reyes (45), Pisaflores (37); NAY: Tepic (9); NL: Santiago (20); PUE: Piedras Negras (32),

Zihuateutla (26); SLP: Ciudad del Maíz, Ciudad Valles, Huehuetlán, Tamasopo, Tamazunchale (4); TAMS: Tampico (9); VER: Atoyac (9), Catemaco, Fortín de las Flores, Córdoba, Orizaba (7).

Cordulegastridae

37. *Cordulegaster diadema* Selys, 1868. CHIH: Ocampo (11); CHIS (5); COAH: Maderas del Carmen, Ocampo (15); DF: Santa Fé (9); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Guanajuato (13); HGO: Huasca de Ocampo, San Agustín Metzquititlán (49), Tenango de Doria, Tepehuacán de Guerrero (1), Zacualtipán de Ángeles (14); MEX: Temascaltepec (5); MICH: Ciudad Hidalgo (43); MOR: Cuernavaca (9); NM: Grant (17); SON: Bacoachi, Yécora (18); VER: Orizaba (9).

Libellulidae

38. *Brechmorhoga latialata* González, 1999. HGO: Pemuxtitla (2), Acuatitlán en Molango de Escamilla, Tlanchinol (1); VER: Teocelo, Parque Javier Clavijero en Jalapa (57).

39. *B. pertinax pertinax* (Hagen, 1861). CHIH: Madera (11); CHIS: Acala, Ángel A. Corzo, Ixhuatán, Jitotol, Ocozocuautila, Rayón (10); HGO: Tenango de Doria (19); MEX (16); MOR: Cuernavaca (9); NAY: Santa María del Oro (23); OAX (16); SON: Alamos, Huachineras, Nácori Chico, Yécora (18); VER: Atoyac, Orizaba (9), Coatepec (59), Teocelo (20), Coscomatepec, Huatusco, Fortín de las Flores (43).

40. *B. tepeaca* Calvert, 1908. HGO: Calnali, Chapulhuacán, Molango de Escamilla (19); MICH: Chinicuila (21), Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); NAY: Santa María del Oro (23); SON: Yécora (18); VER: Huatusco, Coatepec, Xico (9), Teocelo (56).

41. *B. vivax* Calvert, 1906. CHIS: Cacahoatán, Independencia, Unión de Juárez, Tuxtla Gutiérrez (10), HGO: Calnali, Lolotla, Molango de Escamilla (14), Chapulhuacán (1), San Felipe Orizatlán (19); MICH: Aquila (21); NAY: Santa María del Oro (23); PUE: Zihuateutla (26); SLP: Aquismón, Ciudad Valles, Huehuetlán, Xilitla (4); TAMS: Gómez Farías; VER: Los Tuxtlas (31), Atoyac, Jalapa (9).

42. *Cannaphila vibex* (Hagen, 1861). CHIS: Rayón, Tonalá (10); HGO: Calnali, Molango de Escamilla, Tlanchinol (14), Tasquillo (37), Tepehuacán de Guerrero (1); OAX: Sierra de Juárez (58); VER: Sierra de los Tuxtlas (31).

43. *Libellula herculea* Karsch, 1889. CAM (16); CHIS: Ocozocuautila, Salto de Agua (10); HGO: Huejutla de Reyes (45), Chapulhuacán, La Misión, Tepehuacán de Guerrero, Tlanchinol (1); OAX: Valle Nacional La Chinantla (7); PUE: Zihuateutla (26); SLP: Ciudad Valles (4); VER: Atoyac (9), Jalapa, Córdoba (20), Los Tuxtlas (31); YUC: Temax (9).

44. *L. saturata* Uhler, 1857. AGS: Aguascalientes, San José de Gracia (8); AZ (35); BCN (16); BCS (16); CHIH: Nuevo Casas Grandes, Ocampo (11); COAH: Cuatrociénegas, Maderas del Carmen (15); DGO: Reserva de la Biósfera La Michilía (12); GTO: Acámbaro, Apaseo el Alto, León, San Miguel de Allende (13); HGO: Actopan, Tlanchinol (14), Huasca de Ocampo (49), Zimapán (37); MICH: Los Azufres Ciudad Hidalgo (22); MOR: Sierra de Huautla (44); NAY: San Pedro Lagunillas (23); NM: Catron, Hidalgo, Grant, Luna, Sierra, Socorro, Otero (17); NL (16); OAX (16); TLAX: Apizaco (47); TX: Brewster, Culberson, El Paso, Presidio, Reeves; ZAC: Genaro Codina, Juchipila (38).

45. *Perithemis domitia* (Drury, 1773). CAM: Calakmul (34); CHIS: Tapachula (10); COL (16); HGO: Ixmiquilpan, Tecozautla, Tlanchinol (14), Zimapán (61), Atlapexco, Huehuetla, Pisaflores (49); JAL: Chamela (48); MICH: Apatzingán, Coalcomán, Tepalcatepec, Villa Victoria (21); MOR (16); NAY: Tecuitata, Santa Cruz (23); NL (16); PUE: Zihuateutla (26), Xicotepc de Juárez (32); QRO (16); QR: Reserva de Sian Kaán (33); SLP: Ciudad Valles, Huehuetlán(4), Xilitla (5); SON: Guaymas; TAB (16); TAMS: Bocatoma, La Poza Madre (11); VER: Los Tuxtlas (31).