



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS
CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

MAESTRÍA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
ORIENTACIÓN PROFESIONALIZANTE

El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae:
Mimosoideae) y su relación como hospedero de la
mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-
Baroniinae) en el estado de Morelos, México

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

M A E S T R A E N M A N E J O
D E
R E C U R S O S N A T U R A L E S

P R E S E N T A

BIÓL. DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO

DIRECTOR DR. ALEJANDRO GARCÍA FLORES

CODIRECTOR DR. LUC LEGAL



CUERNAVACA, MORELOS

SEPTIEMBRE DE 2020

DEDICATORIA

A mis padres, Susana y Jaime, que han sido una guía incansable en mi vida, y me han brindado todos los elementos necesarios para desarrollarme personal y profesionalmente.

A mis hermanos, Bib y Bray, que han crecido y soñado junto conmigo, dándome impulso siempre que lo he necesitado.

A Salvador Mol, que desde que nos tropezamos, me has acompañado y brindado apoyo incondicional en mis noches de desvelo.

Los amo

Al Dr. Jaime Bonilla...que descansa sobre lirios acuáticos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco profundamente al Dr. Óscar Dorado y al Dr. Luc Legal por compartir su invaluable experiencia y conocimientos conmigo, y por ser una guía y apoyo durante la realización de este proyecto. Gracias por su confianza y su amistad. También agradezco de manera especial al Dr. Jaime Bonilla, por su disposición y amabilidad para mejorar este proyecto.

Agradezco mucho a los miembros del jurado revisor, el Dr. Antonio Guerrero, la Mtra. Adriana Trejo, la Dra. Dulce Ma. Arias y el Dr. Alejandro Flores García, por tomarse el tiempo de revisar este documento, ser una guía y contribuir amablemente a mejorarlo.

Agradezco especialmente al Dr. Ricardo Reyes Chilpa del Instituto de Química de la UNAM, por brindarme todos los elementos necesarios para realizar los experimentos químicos de esta investigación.

A mis amigos del grupo Trópico Seco: Chema de Jesús-Almonte, Gera Cuevas, Panchito Ortíz, Jair López, Liz Soriano y Alexis Florentino, enormes GRACIAS por regalarme de su tiempo y esfuerzo para hacer posible el inmenso trabajo de campo que implicó este trabajo, así como Aldahir Ortíz, Gris Oaxaca, Dani Guerrer y Saraguato García. Inmensas gracias a Tony Gaspar por, además de su apoyo en campo, ser fundamental en el arduo proceso de medición del material colectado. Y de manera enfática quiero agradecer a Chema, por compartirme su apoyo y gran experiencia durante todo el proceso, particularmente el trabajo de campo; ha sido muy importante para mi formación profesional. Gracias a todos ustedes por la paciencia, la compañía y las risas.

Kari Díaz y Esaú Leyva, por su gran amistad y sus acertados consejos que hicieron mucho más llevadero este proceso.

Marianita Pascual, gracias por brindarme, de un día a otro, tu amistad tan cálida que me hizo sentir mucho más acompañada y segura.

Gracias Romy, por tu paciencia, guía y apoyo durante todo el camino de la maestría.

ÍNDICE

1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	3
3. INTRODUCCIÓN	5
4. ANTECEDENTES	12
4.1 <i>Baronia brevicornis</i> Salvin	12
4.1.1 Aspectos biológicos	12
4.1.2 Distribución y aspectos ecológicos	15
4.1.3 Aspectos taxonómico-evolutivos	18
4.1.4 Aspectos químico-evolutivos de la planta hospedera	19
4.1.5 Cubateras: hábitat de <i>Baronia brevicornis</i>	20
4.1.6 Factores de riesgo y conservación de <i>Baronia brevicornis</i>	23
4.2 El complejo de plantas involucradas	25
4.2.1 El género <i>Vachellia</i>	25
4.2.1.1 El complejo <i>Vachellia macracantha</i>	26
4.2.2 Descripción de las especies de interés	29
4.2.2.1 <i>Vachellia campechiana</i>	29
4.2.2.2 <i>Vachellia pennatula</i>	31
4.2.3 Morfología intermedia en el género <i>Vachellia</i>	35
4.2.4 Otros casos de morfología intermedia en leguminosas de Morelos	38
5. OBJETIVOS E HIPÓTESIS	39
5.1 Objetivo general	39
5.1.1 Objetivos particulares	39
5.2 Hipótesis	39
6. MÉTODOS	40
6.1 Área de estudio	40
6.1.1 Localidad modelo: El limón de Cuauichinola	41
6.2 Estudio de plantas atípicas de <i>Vachellia</i>	43

6.2.1 Localidades adicionales	43
6.2.2 Colecta de muestras botánicas	44
6.2.3 Tratamiento del material colectado	47
6.2.4 Obtención de datos morfométricos	47
6.2.4.1 Análisis estadísticos	50
6.2.5 Búsqueda de marcadores químicos	51
6.2.5.1 Obtención de extractos	51
6.2.5.2 Cromatografía de capa fina	52
6.3 Evaluación de la relación <i>Baronia brevicornis</i> – complejo <i>Vachellia macracantha</i>	53
6.3.1 Localidades adicionales	53
6.3.2 Muestreo de orugas de <i>Baronia brevicornis</i> sobre plantas de <i>Vachellia</i>	54
6.3.2.1 Análisis estadísticos	56
7. RESULTADOS	57
7.1 Estudio de plantas atípicas de <i>Vachellia</i>	57
7.1.1 Marcadores morfométricos	57
7.1.2 Marcadores químicos	61
7.2 Evaluación de la relación <i>Baronia brevicornis</i> – complejo <i>Vachellia macracantha</i>	63
8. DISCUSIÓN	67
8.1 Estudio de plantas atípicas de <i>Vachellia</i>	67
8.2 Evaluación de la relación <i>Baronia brevicornis</i> – complejo <i>Vachellia macracantha</i>	71
8.2.1 Implicaciones ecológicas, evolutivas y de conservación	74
9. CONCLUSIONES	79
10. ANEXOS	82
11. LITERATURA CITADA	85

1. RESUMEN

Baronia brevicornis Salvin (Lepidoptera: Papilionidae) es una especie de mariposa endémica de la Cuenca del Río Balsas de México (Soberón y Townsend-Peterson, 2005), cuyas peculiaridades biológicas, ecológicas y evolutivas la vuelven una pieza fundamental para el estudio del origen y evolución de las mariposas a nivel mundial (Puttick *et al.*, 2018). Lo anterior derivado, particularmente, de que representa el linaje más antiguo dentro de los Papilionidae (Heikkilä *et al.*, 2012). Actualmente se encuentra dentro de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) como una especie en peligro de extinción <En>, principalmente como consecuencia de su limitada distribución (Puttick *et al.*, 2018) asociada a su alta especificidad (Legal *et al.*, 2014). En términos generales, *B. brevicornis* ha sido considerada como una especie monófaga de *Vachellia campechiana* (Pérez-Ruíz, 1972, 1977, 1978; Vázquez-García, 1975; de la Maza *et al.*, 1987; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014; Legal *et al.*, 2017), una especie de leguminosa pionera de la vegetación secundaria de la selva baja caducifolia de México (Dorado *et al.*, 2005; Rico-Arce, 2007), donde forma comunidades casi monoespecíficas denominadas cubateras sobre las que se establece *B. brevicornis* (Legal *et al.*, 2014).

Observaciones realizadas Morelos, estado donde se encuentra una de las poblaciones más grandes de esta mariposa, sugieren la presencia de orugas sobre plantas de *V. pennatula*, una especie filogenéticamente hermana de *V. campechiana*, así como en plantas cuya clasificación se ha dificultado por presentar una morfología atípica, aparentemente intermedia, entre las especies antes mencionadas. Ante este escenario, los objetivos del presente estudio se centraron en determinar mediante análisis morfométricos y marcadores químicos la relación de dichas plantas atípicas con *V. pennatula* y *V. campechiana*, así como discutir la posible explicación a dicha morfología. También se buscó describir comparativamente el consumo de estos grupos taxonómicos de *Vachellia* por *B. brevicornis*.

Nuestros resultados sugirieron que las plantas con morfología atípica corresponden a un grupo estadísticamente distinto y morfométricamente intermedio entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, y la hipótesis más robusta para explicar su origen es el proceso de hibridación entre

ambas especies. No se encontraron diferencias entre los perfiles químicos de los tres grupos, por lo que no fue posible establecer relaciones a partir de este rasgo. Además, sorprendentemente, se determinó que *B. brevicornis* no mostró selectividad por *V. campechiana*, su planta hospedera típica, sino que se alimenta de manera oportunista de los tres grupos.

Esto modifica nuestra percepción de *B. brevicornis* como una especie altamente especializada por su planta hospedera, monófaga de *V. campechiana*. También sugiere la posibilidad de que *B. brevicornis* no se establezca en poblaciones puras de *V. pennatula* debido a limitantes geográficas y climáticas, pues no parecen existir barreras químicas entre las especies, incluyendo a los posibles híbridos. Sin embargo, también deben considerarse otras explicaciones que incluyan limitantes morfológicas, así como la posibilidad de que las plantas híbridas estén funcionando como un “puente” entre *V. campechiana* y *V. pennatula* para que las orugas paulatinamente acepten esta última (Floate y Whitham, 1993). Deben considerarse monitoreos futuros debido a que la hibridación en plantas puede tener fuertes efectos ecológicos y evolutivos en las comunidades de herbívoros asociados (Floate *et al.*, 2016); además de encaminar líneas de investigación hacia el esclarecimiento de la relación de *B. brevicornis* con su complejo de plantas hospederas. Lo anterior será fundamental para el desarrollo de estrategias de conservación de *Baronia* acorde con las necesidades locales, con un enfoque multidisciplinario que reconozca a las cubateras como un recurso natural cuyo manejo adecuado podría ser definitivo para la preservación de la mariposa más ancestral del planeta.

2. ABSTRACT

Baronia brevicornis Salvin (Lepidoptera: Papilionidae) is a species of butterfly endemic to the Balsas River Basin of Mexico (Soberón and Townsend-Peterson, 2005), whose biological, ecological and evolutionary peculiarities make it a fundamental piece for the study of the origin and evolution of butterflies worldwide (Puttick *et al.*, 2018). This is due, in particular, to the fact that it represents the oldest lineage within the Papilionidae (Heikkilä *et al.*, 2012). It is currently within the International Union for the Conservation of Nature's Red List as an endangered species <En>, mainly as a result of its limited distribution (Puttick *et al.*, 2018), associated with its high specificity (Legal *et al.*, 2014). In general terms, *B. brevicornis* has been considered a monophagous species of *Vachellia campechiana* (Pérez-Ruíz, 1972, 1977, 1978; Vázquez-García, 1975; de la Maza *et al.*, 1987; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014; Legal *et al.*, 2017), a pioneer legume species of the secondary vegetation of the low deciduous forest of Mexico (Dorado *et al.*, 2005; Rico-Arce, 2007); in these ecosystems, this plant usually forms almost monospecific communities called “cubateras”, on which *B. brevicornis* is established (Legal *et al.*, 2014).

Observations carried out in Morelos, a state where one of the largest populations of this butterfly is located, suggest the presence of *B. brevicornis* caterpillars on plants of *V. pennatula*, a phylogenetically sister species of *V. campechiana*, as well as on plants whose taxonomical classification has been impossible due to their atypical morphology, apparently intermediate, between the aforementioned species. In view of this scenario, the objectives of this study were focused on determining, through morphometric analysis and chemical markers, the relationship of such atypical plants with *V. pennatula* and *V. campechiana*, as well as discussing the possible explanation to such morphology. It was also sought to describe comparatively the consumption of these taxonomic groups of *Vachellia* by *B. brevicornis*.

Our results suggested that the plants with atypical morphology correspond to a statistically distinct and morphometrically intermediate group between *V. campechiana* and *V. pennatula*, and the most robust hypothesis to explain their origin is the hybridization process between both species. No differences were found between the chemical profiles of the three groups, so it

was not possible to establish relationships based on this feature. In addition, it was determined that *B. brevicornis* did not show selectivity for *V. campechiana*, its typical host plant, and that instead it feeds opportunistically on all three groups.

This modifies our perception of *B. brevicornis* as a highly specialized species to its host plant, monophagous of *V. campechiana*. It also suggests the possibility that *B. brevicornis* is not established in pure populations of *V. pennatula* due to geographical and climatic limitations, since there do not appear to be chemical barriers between the species, including possible hybrids. However, other explanations that include morphological limitations must also be considered, as well as the possibility that the hybrid plants are functioning as a “bridge” between *V. campechiana* and *V. pennatula* so that the caterpillars gradually accept the latter (Floate and Whitham, 1993). Future monitoring should be considered because hybridization in plants can have strong ecological and evolutionary effects on associated herbivore communities (Floate *et al.*, 2016); in addition to directing lines of research towards the clarification of the relationship of *B. brevicornis* with its host plant complex. This will be fundamental for the development of conservation strategies for *Baronia* according to local needs, with a multidisciplinary approach that recognizes the “cubateras” as a natural resource whose appropriate management could be definitive for the preservation of the most ancient butterfly on the planet.

3. INTRODUCCIÓN

La pérdida de biodiversidad derivada de las actividades antropogénicas se ha convertido en uno de los temas más preocupantes de las últimas décadas (Pimm *et al.*, 1995; Butchart *et al.*, 2010; Galetti y Dirzo, 2013; Pimm *et al.*, 2014; Young *et al.*, 2016). La elevada tasa de extinción a la que están desapareciendo la flora y fauna ha sugerido que hemos entrado en el sexto periodo de extinción masiva de la tierra (May *et al.*, 1995; Wake y Vredenburg, 2008; Barnosky *et al.*, 2011; Dirzo *et al.*, 2014; Ceballos *et al.*, 2015). Como parte de las estrategias para frenar esta tendencia, han surgido numerosos esfuerzos alrededor del mundo con planes locales para la preservación de ecosistemas o especies particulares, sobre todo de aquellas más vulnerables (Butchart *et al.*, 2010; Hoffmann *et al.*, 2010; Geldmann *et al.*, 2013). No obstante, estas acciones de conservación focalizadas sólo pueden ser efectivas con información detallada sobre las especies, en varios aspectos como la biología básica, distribución, abundancia, sistemática, ecología, estado de conservación y factores de amenaza (Margules y Pressey, 2000; Böhm *et al.*, 2013; Böhm *et al.*, 2016; Young *et al.*, 2016).

En este tenor, la carencia de dicha información ha vuelto aún más vulnerables a varios grupos de organismos, como los invertebrados, conformados en un 70% por especies de insectos, de las cuales menos del 1% han sido evaluadas en términos de conservación (Hadfield, 1993; Thomas *et al.*, 2004; Dunn, 2005; Cardoso *et al.*, 2011; Gerlach *et al.*, 2012; IUCN, 2019-3). Uno de los grupos de insectos en donde se ha documentado mejor esta problemática es el orden Lepidoptera (Gerlach *et al.*, 2012; Dirzo *et al.*, 2014), al que pertenecen las mariposas (Rhopalocera) y las polillas (Heterocera). Numerosos estudios a escala local han reportado la acelerada pérdida de especies, así como la disminución de la abundancia, biomasa y área de distribución de mariposas y polillas alrededor del mundo (ver ejemplos en Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019). La compilación y revisión de estos reportes, así como monitoreos globales a largo plazo, han permitido establecer que cerca del 25% de las especies de lepidópteros están desapareciendo (Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019) y que, en términos de abundancia, las mariposas han disminuido un 35% en menos de 40 años (Dirzo *et al.*, 2014). Del mismo modo, se han podido observar algunas tendencias en cuanto a reducción de poblaciones; por ejemplo,

tanto las especies de hábitos especialistas (de ambiente y de planta hospedera), como las especies endémicas, son las más afectadas ante las perturbaciones, en comparación con las generalistas que incluso pueden aumentar su distribución (Warren *et al.*, 2001; Mattila *et al.*, 2006; van Swaay *et al.*, 2006; Franzén y Johannesson, 2007; Kuussaari *et al.*, 2007; Brereton *et al.*, 2011). Es importante mencionar que, como ocurre con el resto de los insectos, la mayoría de las evaluaciones que arrojan este tipo de datos se han desarrollado en regiones de Europa y América del Norte, donde la biodiversidad es relativamente bien conocida (p. ej. Warren *et al.*, 2001; Conrad *et al.*, 2006; van Swaay *et al.*, 2010; Fox *et al.*, 2011; Gilburn *et al.*, 2015; Swengel y Swengel, 2015; Melero *et al.*, 2016; Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019), a diferencia de países de los trópicos en donde los estudios son sumamente escasos, aunque la biodiversidad sea exponencialmente mayor (Sánchez-Bayo y Wyckhuys, 2019).

México es un país con una importante biodiversidad en el grupo de los lepidópteros. Cuenta con alrededor de 14,500 especies descritas y se estiman cifras de hasta 23750, lo que equivale casi al 10% de la diversidad mundial descrita y estimada (Llorente-Bousquets *et al.*, 2014). De las mariposas (que son el grupo mejor conocido con respecto a las polillas), México alberga una diversidad de 1,825 especies, ocho veces el valor promedio por superficie a nivel mundial (Legal *et al.*, 2017), de las cuales alrededor de 260 (14.8%) especies y seis géneros: *Baronia*, *Prestonia*, *Eucheira*, *Zobera*, *Aegiale* y *Turnerina*, son endémicos del país (Luis-Martínez *et al.*, 2003). Dentro de éstos, destaca el género *Baronia*, ya que es el único representante en el mundo de la subfamilia Baroniinae (Papilionidae), y está conformado por una sola especie: *Baronia brevicornis* Salvin. La distribución de esta mariposa se restringe a la cuenca del Río Balsas en el sur de México, sobre los estados de Morelos, Guerrero y Puebla, y algunas poblaciones aisladas en Jalisco, Colima, Michoacán y Oaxaca (Soberón y Townsend-Peterson, 2005). También existe una población en el valle central de Chiapas, que por motivos principalmente geográficos y de coloración, se ha descrito como una subespecie (*Baronia rufodiscalis*) (de la Maza *et al.*, 1987).

Esta mariposa se encuentra incluida en la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN) como “Especie de menor riesgo/casi amenazada” <LR/nt> desde 1996 (Dixon, 1996); sin embargo, debido a su vulnerabilidad evidenciada en

los últimos estudios y a sus peculiaridades evolutivas, biológicas y ecológicas, su estatus fue modificado a “Especie en peligro de extinción” <En> en el 2018 (Puttick *et al.*, 2018). Uno de los aspectos más interesantes de esta especie, es que, de acuerdo con diversos estudios filogenéticos, conforma el linaje más antiguo de todas las especies de mariposas (Papilionoidea) que habitan el planeta en la actualidad; con una edad estimada en 65-75 millones de años, se sugiere que fue contemporánea de los últimos dinosaurios (Heikkilä *et al.*, 2012; Condamine *et al.*, 2013; Espeland *et al.*, 2018). Esta particularidad convierte a *Baronia* en una pieza clave para el estudio de la historia evolutiva y el origen de las mariposas a nivel mundial (Puttick *et al.*, 2018). Además, gracias a sus tasas de especiación y extinción extraordinariamente bajas, esta especie ha conservado prácticamente los mismos rasgos biológicos desde sus orígenes, por lo que es considerada un "fósil viviente" (Eisner, 2003; Heikkilä *et al.*, 2012).

Otro rasgo característico de esta mariposa es el nivel de la especificidad que presenta hacia su planta hospedera y el hábitat particular que ocupa. Históricamente se le ha descrito como una especie monófaga, cuyas orugas se alimentan exclusivamente de la planta *Vachellia campechiana* (Fabaceae-Mimosoideae; antes *Acacia cochliacantha*) (Pérez-Ruiz, 1972, 1977, 1978, Vázquez-García, 1975; de la Maza *et al.*, 1987; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014; Legal *et al.*, 2017), una especie de leguminosa arbustiva muy común de la Selva Baja Caducifolia (SBC) de México (Rico-Arce, 2007), particularmente de las zonas con perturbación (Dorado *et al.*, 2005a). No obstante, León-Cortés y colaboradores (2004) identificaron a *V. pennatula* y *V. macracantha* como las plantas hospederas para la subespecie *Baronia rufodiscalis* de Chiapas, dos especies filogenéticamente muy cercanas de *V. campechiana* que crecen en condiciones similares (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, 2005a; Gómez-Acevedo *et al.*, 2010).

V. campechiana, comúnmente llamada “cubata roja”, es una especie pionera de vegetación secundaria que coloniza áreas en donde la vegetación original de SBC ha sido eliminada, llegando a formar, ocasionalmente como parte de una fase de sucesión, asociaciones casi monoespecíficas llamadas cubateras (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, 2005a). Estas asociaciones vegetales dominadas principalmente por *V. campechiana*, son precisamente sobre las que se establece *Baronia* (Legal *et al.*, 2014). De acuerdo con Legal y colaboradores (2014) las poblaciones de esta mariposa sólo son viables si la planta hospedera cubre al menos el 65% de

la vegetación; por lo tanto, aunque *V. campechiana* mantiene una distribución casi continua sobre la SBC, la ocurrencia de *Baronia* es interrumpida en congregaciones individuales que parecen ser independientes (Soberón, 2010; Legal *et al.*, 2014). Estas congregaciones de *Baronia* se caracterizan por un alto número de individuos, pero con poca migración (Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014), situación que puede ser explicada por su limitada capacidad de dispersión por factores como el vuelo torpe y de cortas distancias, la territorialidad en los machos, el desarrollo de una sola generación principal al año, y la distancia entre poblaciones, además de las barreras naturales y antropogénicas (Pérez-Ruiz, 1977; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014).

Aunado a esto, el hecho de que su planta hospedera crezca en vegetación secundaria hace que la idoneidad del hábitat para la distribución y establecimiento a largo plazo de *Baronia* sea dependiente de actividades antropocéntricas, principalmente de la agricultura y la ganadería (Janzen, 1986; Dorado *et al.*, 2005a). De acuerdo con León-Cortés y colaboradores (2004) el manejo humano para el mantenimiento del hábitat de esta mariposa en Chiapas es fundamental, ya que, por un lado, las actividades agrícolas dejan claros en donde crece su planta hospedera, y por otro, el pastoreo contribuye al mantenimiento de esta vegetación, pues durante la temporada de sequía los frutos de estas leguminosas sirven como alimento para el ganado, quienes posteriormente dispersan las semillas. Originalmente, este proceso de dispersión pudo haber dependido de mamíferos ahora extintos (Janzen y Martin, 1982; Greenberg *et al.*, 1997).

En términos de conservación, estos requerimientos ecológicos vuelven la preservación de *Baronia* un asunto peculiarmente complejo, pues la protección del hábitat *per se* podría no ser suficiente para garantizar su supervivencia (León-Cortés *et al.*, 2004; van Swaay *et al.*, 2006; Legal *et al.*, 2014). Además, se ha demostrado que *Baronia* sólo ocupa alrededor de una cuarta parte de su hábitat disponible (Legal *et al.*, 2014), lo que quiere decir que existen otros factores, climáticos y geográficos, por ejemplo (Pérez-Ruiz y Sánchez, 1986; Legal *et al.*, 2014), aunados a su restringida capacidad de dispersión, que limitan su distribución. Por lo tanto, las poblaciones establecidas en la actualidad deberían ser una prioridad para la conservación; sin embargo, la vegetación secundaria, aún dentro de Áreas Naturales Protegidas (ANP's) no se rige bajo las mismas medidas de protección que la vegetación nativa (Dorado *et al.*, 2005b). En

este sentido, las acciones de conservación efectiva de *Baronia* podrían requerir el apoyo de los propietarios de las tierras que habita esta mariposa (León-Cortés *et al.*, 2004), antecedido por el conocimiento detallado de los requerimientos locales de las poblaciones, las condiciones bajo las que se desarrollan y las amenazas particulares de cada una (Puttick *et al.*, 2018).

Particularmente en el estado de Morelos, en donde la SBC es la vegetación predominante, es relativamente común observar cubateras en las planicies, donde habitualmente se presenta la vegetación secundaria. Sobre algunas de estas asociaciones vegetales es que se encuentran establecidas congregaciones de *Baronia brevicornis*, principalmente dentro de la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla (REBIOSH), ubicada al sur del estado. Como se mencionó anteriormente, las cubateras sobre las que vive *Baronia* son dominadas por *V. campechiana*, y están asociadas comúnmente, aunque en mucho menor abundancia, con otras especies arbustivas como *Mimosa polyantha* (“uña de gato”), *V. farnesiana* (“huizache”), *V. bilimekii* (“tehuixtle”), *Havardia acatensis* (“cola de iguana”) y *V. pennatula* (“cubata blanca”), todas ellas leguminosas (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, 2012). Sin embargo, los estudios realizados en esta entidad han descrito a *V. campechiana* como la única planta hospedera de esta mariposa (Pérez-Ruiz, 1977, Legal *et al.*, 2017); inclusive, se ha sugerido que el registro de otras plantas hospederas, como *V. pennatula* y *V. macracantha* para la subespecie de Chiapas, podrían ser resultado de errores de identificación (Legal *et al.*, 2017).

No obstante, durante algunas exploraciones botánicas realizadas en los últimos años por el grupo Trópico Seco de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), se han observado aleatoria y esporádicamente algunas orugas de *Baronia* sobre plantas de *V. pennatula*. Estas observaciones se realizaron específicamente en el ejido de El Limón de Cuauhichinola, municipio de Tepalcingo, al sur del estado de Morelos, en donde ambas especies (*V. campechiana* y *V. pennatula*) son simpátricas; es decir, que comparten distribución.

Del mismo modo, a lo largo de numerosas exploraciones realizadas en esta misma localidad por el grupo de trabajo de Óscar Dorado, botánico experto en leguminosas de Morelos, se han observado algunas plantas con morfología atípica y confusa entre *V. campechiana* y *V. pennatula*. Éstas resultan de especial interés porque sobre ellas también se han observado orugas de *Baronia*, pero dada su condición morfológica, no ha sido posible

identificar a qué especie pertenecen o si conforman un grupo taxonómico distinto. De acuerdo con las observaciones de campo respaldadas por la experiencia taxonómica de los botánicos que participan en este estudio, estas plantas atípicas parecen presentar rasgos (vegetativos, de flores y frutos) intermedios (en distintos niveles) entre las contrastantes formas y tamaños de las estructuras “típicas” de *V. campechiana* y *V. pennatula*; especies que a pesar de ser filigenéticamente “hermanas” presentan una morfología bien diferenciada.

Si estas plantas atípicas presentaran realmente rasgos intermedios, existen varios procesos que podrían explicar esta condición, como la ancestría compartida, la convergencia evolutiva, la plasticidad fenotípica (Ross *et al.*, 2005), la existencia de una tercera especie ó un evento de hibridación (Rieseberg y Wendel, 1993). Cabe señalar que ya se han documentado anteriormente varios casos de hibridación dentro del género *Vachellia*, y algunos de ellos involucran a las especies de interés en este documento (Janzen, 1974; Seigler y Ebinger, 1988; Ebinger y Seigler, 1992; Seiger y Ebinger, 1995; Casiva *et al.*, 2004). Sin embargo, no existe ningún estudio publicado que evidencie la dificultad para circunscribir *V. campechiana* y *V. pennatula*, la existencia de individuos intermedios, o sobre procesos de hibridación entre estas especies, que en caso de estarse llevando a cabo, no sólo implicaría complicaciones en la identificación de la planta hospedera de *Baronia*, sino que también podría tener importantes efectos ecológicos sobre las poblaciones de esta mariposa.

A partir de lo anterior se decidió realizar un estudio cuyo objetivo fuera responder a las siguientes preguntas: a) ¿Las plantas con morfología atípica encontradas en ese sitio pertenecen a *V. campechiana*, *V. pennatula*, o conforman un grupo distinto?, b) ¿Cuáles son las posibles explicaciones a su morfología?, c) ¿Las orugas de *Baronia* se alimentan de estas plantas atípicas?, y d) ¿*V. pennatula* es hospedera de *Baronia* en el estado de Morelos?, e) ¿Cuál es el uso que da *B. brevicornis* a estos tres posibles grupos de plantas de acuerdo con su disponibilidad? Dichas preguntas están enfocadas en analizar las implicaciones ecológicas, evolutivas y de conservación de la relación entre esta mariposa y este complejo de plantas (*V. campechiana*, *V. pennatula* e individuos atípicos) en el estado de Morelos. Esto nos permitirá caracterizar de manera más detallada los requerimientos alimenticios de *Baronia* en una localidad modelo, que servirán para ampliar los conocimientos ecológicos básicos de esta especie de interés mundial

y sumar al desarrollo de planes de acción eficientes para su preservación, con la particularidad de sus plantas hospederas podrían estarse encontrando bajo un proceso ecológico-evolutivo aún desconocido.

Finalmente, aunque *Baronia* es una pieza clave en el entendimiento del origen y evolución de las mariposas, se han realizado muy pocos estudios relacionados con sus limitaciones ecológicas, lo que puede dificultar aún más el desarrollo de estrategias de protección. Puttick y cols. (2018) refieren que hace falta investigación para identificar los factores limitantes adicionales que afecten la distribución de esta especie, los requerimientos locales de las poblaciones, las condiciones bajo las que se desarrollan y las amenazas particulares de cada una. También señalan que los esfuerzos de conservación deben centrarse en proteger la planta alimenticia, y recomiendan que un monitoreo continuo de la misma puede ser crucial para la preservación de esta emblemática mariposa a nivel mundial.

4. ANTECEDENTES

4.1 *Baronia brevicornis* Salvin

Baronia brevicornis Salvin (1893) es una mariposa perteneciente a la familia Papilionidae, es endémica de México y sus particularidades ecológicas y evolutivas la convierten en una especie emblemática del país, principalmente porque se encuentra datada como el linaje más antiguo dentro de las mariposas del planeta.

4.1.1 Aspectos biológicos

Los adultos (fig. 1) pueden ser observados en campo durante el verano, comenzando a finales de mayo y alcanzando su máxima abundancia en el mes de julio. Durante este periodo ocurre la reproducción y las hembras depositan los huevos individualmente sobre las ramas largas de su planta hospedera (Vázquez y Pérez 1961; León-Cortés *et al.*, 2004). Cuando los huevos eclosionan, las orugas comienzan a alimentarse del follaje de la planta, principalmente de los brotes; esta actividad la realizan durante la noche y durante el día se mantienen quietas sobre las hojas, protegidas por una estructura en forma de tubo (fig. 1-e) que construyen al entrelazar las pinnas de las hojas con hilos de seda (Vázquez y Pérez, 1961). *Baronia* es una de las pocas especies dentro de la familia Papilionidae que crea este tipo de estructuras, y se ha demostrado que son efectivas en la protección contra insectos depredadores (Covarrubias-Camarillo *et al.*, 2016). Una vez que alcanzan su quinto estadio de crecimiento, las orugas bajan al suelo, entre la tierra y la hojarasca para convertirse en pupas (fig. 1-f); así es como pasan la mayor parte de su vida, invernando en diapausa hasta emerger como adultos con las primeras lluvias del próximo verano (Vázquez y Pérez 1961). Generalmente se desarrolla una sola generación al año, acompañada de generaciones parciales con densidades significativamente más bajas hasta el mes de octubre (Vázquez y Pérez 1961; Pérez-Ruiz, 1977; de la Maza *et al.*, 1987; Legal *et al.*, 2014).

El vuelo de los adultos es torpe y limitado (Pérez-Ruiz, 1977), y su desplazamiento promedio no va más allá de los 220 m, aunque en escasas ocasiones se han registrado distancias de 900 m (Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014). Los machos son territoriales, y aunque vuelan vigorosamente, siempre vuelven a proteger la misma rama (Legal *et al.*, 2014).

A diferencia de otros papilionidos, las orugas de *Baronia* carecen de glándulas defensivas (Eisner, 2003), sin embargo, se han documentado altas concentraciones de glucósidos cianogénicos en sus cuerpos, que son metabolitos secundarios tóxicos que obtiene de la planta de la que se alimenta, y que podrían ser utilizados como protección ante depredadores mientras la sustancia se mantiene en su tracto digestivo (Bermudez-Torres *et al.*, 2013; Legal *et al.*, 2014). Como adultos, los individuos son polimórficos, es decir, que presenta diversos patrones de coloración; esta variación es mucho más evidente en las hembras y se ha sugerido que podría ser resultado de una estrategia de protección, pues sus diferentes combinaciones de anaranjado, amarillo, café y negro las hacen confundibles con especies tóxicas, como las de los géneros *Danaus* (Nymphalidae) y *Battus* (Papilionidae), que acumularon en sus tejidos los metabolitos secundarios de sus plantas hospederas cuando orugas para ser desagradable ante sus depredadores (de la Maza *et al.*, 1987; Eisner, 2003; Legal *et al.*, 2017).

Hasta el momento se han registrado muy pocos depredadores tanto de orugas como de adultos, incluyendo chinches del género *Brochymena* Amyot y Serville (Hemiptera: Pentatomidae), el escarabajo *Calosoma sayi* Dejean (Coleoptera: Carabidae) (Legal *et al.*, 2014) y dos especies de lagartija: *Aspidoscelis communis* Cope y *Aspidoscelis deppeii* Wiegmann (Squamata: Teiidae) (Chávez-Juárez *et al.*, 2010); no se ha reportado ninguna especie de ave. También se ha observado un parasitoide: una avispa del género *Trichogramma* (Hymenoptera/Trichogrammatidae), pero es posible que ésta no sea una interacción natural debido a que este género es muy utilizado como controlador biológico en la región de observación (Legal *et al.*, 2014).

Los adultos se alimentan principalmente de las inflorescencias de *Vachellia campechiana* y *Lysiloma divaricatum*, aunque también se les puede observar alimentándose de otras plantas, particularmente aquellas con flores de color blanco o amarillo (Legal *et al.*, 2017) como *Lysiloma tergeminum* o árboles del género *Bursera*.

Como oruga, *Baronia* es una de las pocas especies de la familia Papilionidae que se alimenta de leguminosas (Fabaceae), específicamente del género *Vachellia* (Mimosoideae). La especie se han considerado por mucho tiempo monófaga de la planta *Vachellia campechiana* (Pérez-Ruíz, 1972, 1977, 1978, Vázquez-García, 1975; de la Maza *et al.*, 1987; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014), un arbusto espinoso que crece en la selva baja perturbada (Seigler y Ebinger 1988; Dorado *et al.*, 2005a; Rico-Arce, 2007, Dorado *et al.*, 2012); no obstante, León-Cortés y cols. reportaron en 2004 que en algunas zonas de Chiapas en donde se distribuye la subespecie *Baronia rufodiscalis*, no crece *V. campechiana*, y las plantas hospederas son dos especies filogenéticamente muy cercanas a ésta (Gómez-Acevedo *et al.*, 2010), que crecen bajo condiciones de vegetación perturbada similares (Seigler y Ebinger 1988; Dorado *et al.*, 2005a): *V. pennatula* y en pequeña proporción *V. macracantha*.

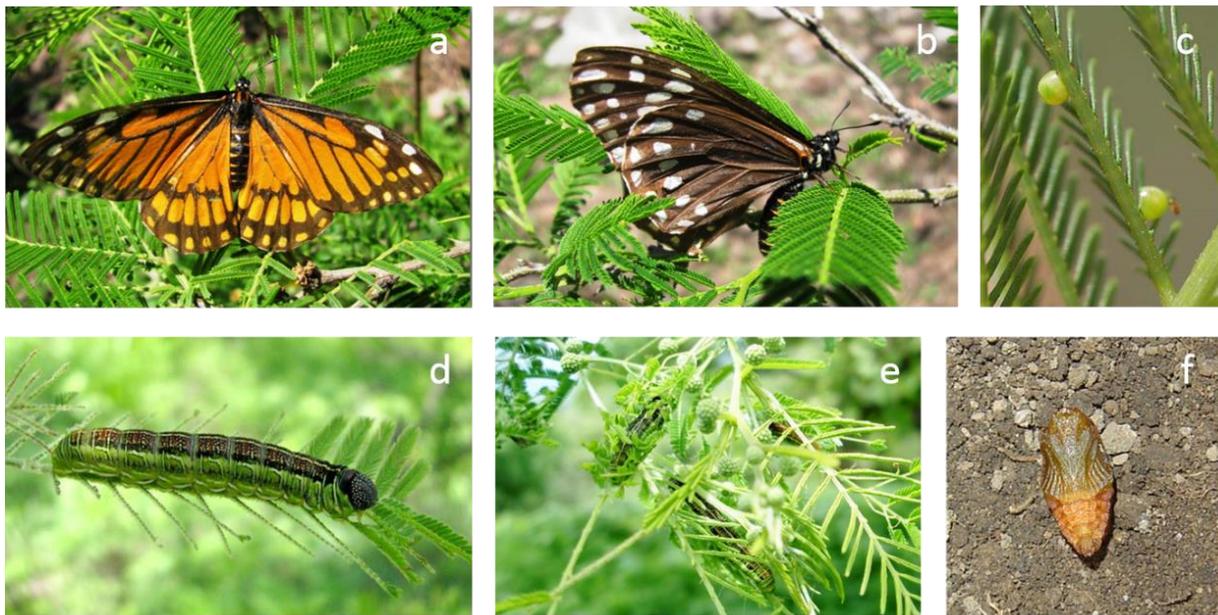


Figura 1. *Baronia brevicornis*: a) vista dorsal de una hembra, b) vista ventral de una hembra, c) huevos, d) oruga, e) orugas dentro de sus refugios, f) pupa extraída de la tierra. Fotos de Legal, Albre y Dorado, 2014.

4.1.2 Distribución y aspectos ecológicos

Vachellia campechiana, la principal hospedera de esta mariposa, es una de las especies de leguminosas más comunes de la SBC de México; sin embargo, aunque su distribución se extiende sobre la selva seca a lo largo de la costa del pacífico y el centro del país (Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Estado de México, Morelos, Guerrero, Puebla, Oaxaca y Veracruz y Chiapas (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, en proceso), *Baronia* mantiene una distribución interrumpida y altamente localizada, formada por poblaciones que a su vez están conformadas por subpoblaciones locales dispersas. Estas poblaciones aisladas se restringen básicamente a la Cuenca del Río Balsas, sobre los estados de Morelos, Guerrero y Puebla (Vázquez y Pérez, 1961; Soberón y Townsend-Peterson, 2005), en donde se pueden encontrar parcelas con miles de individuos (Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014) (fig. 2). Existen otras pequeñas poblaciones aisladas de unos cientos de individuos, también en estados periféricos como Jalisco, Colima, Michoacán, Oaxaca y Chiapas (Soberón y Townsend-Peterson, 2005) (fig. 2). Cabe mencionar que, por motivos geográficos y morfológicos, las poblaciones de Chiapas se han descrito como una subespecie: *Baronia rufodiscalis* (de la Maza *et al.*, 1987); aunque existe evidencia que sugiere que esta población puede ser resultado de una introducción antropogénica reciente (Pérez-Ruíz, 1977; Legal *et al.* 2014, Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014).

También se ha discutido que poblaciones aisladas como Jalisco, Colima y Oaxaca, pueden ser resultado de fuertes cambios en la precipitación durante el pleistoceno. Dos grandes periodos de sequía extrema, uno hace 6000 años y otro hace 1000 años, pudieron causar reducciones importantes de la SBC (hábitat de *Baronia*), dejando algunas poblaciones a manera de islas (Legal *et al.*, 2014).

Estudios como el de León-Cortés y cols. (2004) y modelos de distribución como el de Soberón y Townsen-Petersen (2005), han señalado que *Baronia* no ocupa más del 5–10% de la distribución total de su planta hospedera, demostrando que la sola presencia de su alimento no determina el establecimiento de sus poblaciones, y que existen otros factores que limitan su distribución. En 2014, Legal y colaboradores realizaron un estudio en Morelos que mostró que

las poblaciones de esta mariposa solo son viables si *V. campechiana* cubre al menos el 65% de la vegetación, y cuando se toman en cuenta únicamente áreas con estas densidades en la cobertura vegetal, la ocupación de *Baronia* alcanza valores de alrededor del 23%. A su vez, las áreas con cobertura mayor a 65% de *A. campechiana* a lo largo de los dos transectos evaluados fue de 10.6% y 5.3% (Legal *et al.*, 2014).



Figura 2. Distribución de *Baronia brevicornis*. En rojo las poblaciones de la subespecie nominal, en azul la población de la subespecie *Baronia brevicornis rufodiscalis*, y en verde la distribución de la planta hospedera *Vachellia campechiana*. Extraído de Legal *et al.*, 2014.

En este mismo estudio describen de manera específica algunos otros factores abióticos que pueden jugar un papel determinante, como el clima. Legal y cols. (2014) encontraron que las condiciones esenciales para el desarrollo de *Baronia* incluyen una temperatura promedio anual de 24° C, precipitaciones de alrededor de 920 mm/año, y elevaciones promedio de 1204 ± 153 m, nunca sobrepasando los 1400 msnm. Estos valores corresponden a la categoría climática más seca de las áreas tropicales subhúmedas del hemisferio norte, Aw0 en la clasificación climática de Köppen (Pérez-Ruíz y Sánchez, 1986). También observaron que la

incidencia de luz solar derivada de la orientación del terreno parece ser un factor importante, ya que la mayoría de los parches poblacionales estudiados se encontraron en laderas orientadas hacia el sureste; y aunque no encontraron una clara relación entre la presencia de *Baronia* y el tipo de suelo, sí reportan una tendencia a una distribución más regular en áreas de suelo calcáreo y de origen volcánico.

Adicionalmente, el mantenimiento de su distribución interrumpida en congregaciones que parecen ser independientes puede verse reforzado por factores como la limitada capacidad de dispersión de esta mariposa, el hecho de que sólo presente una generación principal al año, la distancia entre poblaciones y las barreras naturales y antropogénicas entre ellas (Pérez-Ruiz, 1977; Legal *et al.*, 2014; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014). Como consecuencia, estas congregaciones de *Baronia* se caracterizan por un alto número de individuos, pero una cantidad muy reducida de migrantes.

En Morelos existen dos áreas principales de distribución de *B. brevicornis*, se ubican en el centro sur del estado y están separadas por el río Amacuzac. Además, son notables otras dos áreas con densidades mucho menores tanto de parcelas como de individuos, una al sureste del estado y la otra en "Cañón de lobos" en Sierra de Montenegro, al centro del estado (Legal *et al.*, 2014). Basados en el estudio de 26 parcelas ocupadas por *Baronia* en el centro y sur de Morelos, Legal y cols. (2014) concluyeron que la distancia promedio entre éstas es de 16.5 ± 10.9 kilómetros, con un tamaño promedio por área de 2.8 hectáreas; sin embargo, algunas de las más pequeñas no sobrepasan las 0.5 hectáreas. Ellos también señalan que pueden existir parcelas ocupadas temporalmente por uno o dos años sobre vegetación con bajas densidades de árboles hospederos, y aunque no representan congregaciones estables, deben cumplir un importante rol en la conectividad entre parcelas estables (más de cinco años). En cuanto a la densidad de adultos por parcela, estimaron un promedio de 840 individuos/hectárea en hábitats favorables; por lo tanto, las congregaciones en Morelos estarían conformadas por un promedio de 2400 individuos, con mínimos de 400 y máximos de 6500. De acuerdo con León-Cortés y cols. (2004), la densidad de adultos puede tener relación directa con el tamaño de parche vegetal: en un estudio en donde compararon poblaciones de Chiapas y Guerrero, observaron que, aunque no existían diferencias significativas en la cobertura de la planta

hospedera, la densidad de adultos era menor en Chiapas (localidad de San Fernando), en donde los parches que cubría la planta hospedera eran sustancialmente menores (1.12 ha) que los de Guerrero (aproximadamente 8.3 ha).

La distribución de la planta huésped de *Baronia* en Morelos (*Vachellia campechiana*) está frecuentemente relacionada con actividades antropogénicas como la agricultura y la ganadería (Léon-Cortés *et al.*, 2004); al ser una especie pionera de zonas perturbadas es muy común encontrarla en campos abandonados o en bordes de los caminos, y no en la selva primaria. Debido a esto, es difícil imaginar el hábitat original de esta planta antes de la agricultura y la urbanización. Legal y cols. (2014) señalan que los informes locales históricos, confirmados por los agricultores más antiguos de la región, sugieren que el arbusto ocupaba las áreas de tierras bajas del estado de Morelos, escenario que se pudo verificar en las pocas áreas planas conservadas de Morelos (como el área de conservación ecológica "Parque Estatal El Texcal", en Jiutepec) y algunas en el estado vecino más conservado, Guerrero.

4.1.3 Aspectos taxonómico-evolutivos

Diversos estudios han reconocido a la familia Papilionidae como la más antigua dentro de la superfamilia Papilionoidea (Regier *et al.*, 2013), que incluye a los tradicionales Rhopalocera (Papilionidae, Nymphalidae, Pieridae y Lycaenidae), a los HesperIIDae y los Hadyliidae. Dentro de la familia Papilionidae se reconocen tres subfamilias: Baroniinae, Parnassiinae y Papilioninae, relación que ha sido sometida a un constante cuestionamiento (p. ej. Caterino *et al.*, 2001; Nazari *et al.*, 2007; Michel *et al.*, 2008; Simonsen *et al.*, 2012). Los estudios más recientes que combinaron caracteres moleculares y morfológicos han confirmado la relación de Parnassiinae y Papilioninae como grupos hermanos, y la separación de Baroniinae (Simonsen *et al.*, 2011; Heikkila *et al.*, 2012). Baroniinae es una subfamilia monoespecífica conformada únicamente por *Baronia brevicornis* Salvin 1893 y numerosos estudios la han posicionado como el linaje más ancestral dentro de los Papilionidae, con una edad estimada en 65-75 millones de años (Nazari *et al.*, 2007; Michel *et al.*, 2008; Simonsen *et al.*, 2012; Heikkila *et al.*, 2012; Condamine *et al.*, 2013; Espeland *et al.*, 2018). Esto sugiere que esta mariposa fue

contemporánea de los últimos dinosaurios, cuando las placas terrestres de Norteamérica y Eurasia estaban todavía conectadas (Nazari *et al.*, 2007). Nazari y cols. (2007) sugieren que *Baronia* pudo ser el único sobreviviente de un linaje antiguo hermano de Parnassiinae que sobrevivió a la extinción masiva del cretácico-terciario.

La posición filogenética de *Baronia* y su antigüedad la convierten en una pieza clave para el estudio de la historia evolutiva y el origen de las mariposas a nivel mundial (Puttick *et al.*, 2018). Se considera una especie pancrónica, que gracias a sus tasas de especiación y extinción extraordinariamente bajas ($r = 1.528 \times 10^{-16}$), ha conservado prácticamente los mismos rasgos biológicos desde sus orígenes (Heikkilä *et al.*, 2012). Es posible que el mantenimiento de sus características primitivas tanto morfológicas como ecológicas básicas, sean consecuencia de la estabilidad climática y la constancia del bosque seco tropical desde el cretácico tardío, especialmente en la cuenca del río Balsas (Metcalf *et al.*, 2000; Becerra, 2005).

En la actualidad, las poblaciones del estado de Chiapas se encuentran descritas como una subespecie (*Baronia rufodiscalis*) desde 1987 (de la Maza *et al.*, 1987), distinción que se basó principalmente en la diferenciación de los patrones de coloración, particularmente de las hembras, que tienden a ser altamente polimórficas.

4.1.4 Aspectos químico-evolutivos de la planta hospedera

La dieta de las orugas de *Baronia* también es un aspecto peculiar debido a que la familia Fabaceae (leguminosas) no es usual como alimento de los papiliónidos (Muto-Fujita *et al.*, 2017); en el caso particular de esta mariposa resulta aún más interesante si consideramos que el origen del género *Acacia* (Fabaceae) está datado en 40 millones de años, es decir, unos 30 millones de años después de la aparición de *Baronia*. Esto supone un posible cambio de hospedero, y Legal y cols. (2014) discutieron cómo el contenido químico de las plantas ofrece un panorama de lo que pudo haber ocurrido: los glucósidos cianogénicos son metabolitos secundarios tóxicos, que debido a sus efectos sobre la cadena respiratoria, son aprovechados a menudo como método de defensa por algunos organismos (Gleadow y Woodrow, 2002); estos químicos están presentes en varias familias de plantas, incluyendo Crassulaceae, Aristolochiaceae y Zygophyllaceae, que son familias de las que se alimentan las especies de

mariposas más cercanas a *Baronia*, particularmente las de la subfamilia Parnassiinae (por ejemplo, la mariposa *Hypermnestra helios* Nickerl). Curiosamente, se ha descrito una amplia variedad de estos mismos glucósidos dentro de la familia Fabaceae. A su vez, el origen de las Crassulaceae coincide con la aparición de *Baronia* (69-77 millones de años), y el centro de distribución de una de las tribus más antiguas de esta familia (Echeverioideae y algunos *Sedum*) está limitado a zonas áridas de México. Bajo este escenario, se desarrolla la hipótesis de que *Baronia* pudo alimentarse originalmente de alguna o algunas especies de Crassulaceae antes de sustituirlas por leguminosas acacias. La diversificación repentina de leguminosas arbustivas en América ofrecería un nuevo y abundante recurso con características químicas favorables, motivando el cambio de hospedero, que probablemente también le permitió establecerse en la distribución que conocemos actualmente.

4.1.5 Cubateras: hábitat de *Baronia brevicornis*

En diferentes regiones de México donde abunda la SBC, existen asociaciones vegetales peculiares formadas por la abundante presencia de algunas especies particulares, principalmente arbustivas. Se consideran áreas de vegetación secundaria porque crecen posterior a un evento de perturbación de selva primaria, como el desmonte para uso temporal agrícola. Existen muy pocos estudios acerca de estas asociaciones, pero las observaciones generales indican que están conformadas comúnmente por especies de leguminosas (Fabaceae), familia predominante en la SBC de México (Rzedowski, 2006; Pennington *et al.*, 2009), entre las que encontramos a *V. farnesiana* (“Huizache”), *Mimosa polyantha* (“Uña de gato”), *V. bilimekii* (“Tehuixtle”), *Havardia acatlensis* (“Cola de iguana”), *Prosopis laevigata* “Mezquite”, *V. pennatula* “Cubata blanca” y *V. campechiana* “Cubata roja” (Dorado *et al.*, 2010; Dorado *et al.*, 2012). La mayoría de ellas comparten la característica de poseer aguijones o espinas estipulares que funcionan como defensa contra herbívoros de gran tamaño, como los mamíferos. En algunas ocasiones estas comunidades vegetales están dominadas por una especie particular: *V. farnesiana* (“Huizache”), por lo que se les acuña el nombre de “huizacheras”; sin embargo, en la mayoría de las regiones, como el estado de Morelos, son

dominadas notablemente por la “Cubata roja” (*V. campechiana*), y reciben el nombre de cubateras (Dorado *et al.*, 2010; Dorado *et al.*, 2012) (fig. 3).



Figura 3. Cubatera dominada por *V. campechiana* localizada en las faldas del Cerro del Higuerrón, al sur de Jojutla, Morelos.

En Morelos, donde abunda la SBC, y particularmente en la REBIOSH al sur del estado, es relativamente común observar este tipo de vegetación secundaria (principalmente en las planicies) por debajo de los 1400 msnm. Investigaciones en el ejido de El Limón de Cuauchichinola, Tepalcingo, arrojaron que este tipo de selva secundaria presenta una densidad de árboles promedio de 264 individuos por hectárea de unas 14 especies, de las cuales *V. campechiana* es la más abundante (~75 p/ha), seguida por *Ipomoea pauciflora* (“Cazahuate blanco”) (Convolvulaceae), *V. farnesiana* (“Huizache”) y *Mimosa benthamii* (“Uña de gato”) (Fabaceae) (Martínez-Garza *et al.*, 2011), además de la frecuente presencia de las otras especies de leguminosas arbustivas antes mencionadas como *Mimosa polyantha*, *V. bilimekii*, *Havardia acatlensis* y *V. pennatula* (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, 2012). De acuerdo con Arias-Medellín y cols. (2014), la selva secundaria en la REBIOSH es resultado de la tala de grandes áreas de

vegetación primaria desde hace más de 50 años, que se utilizaron para el cultivo de maíz y que al cabo de unos seis años fueron abandonados.

Se considera que a menudo estas comunidades conforman sólo una fase más de un proceso en curso de sucesión secundaria, que ocurre cuando en un área natural se elimina la vegetación nativa de SBC y ésta se va regenerando poco a poco de forma natural (si no existe un agente destructor constante). Es decir que, las cubateras suelen ser una fase temporal de transición hacia la SBC primaria que paulatinamente será sustituida por otro grupo de especies. Sin embargo, se ha observado que en algunas ocasiones las cubateras se mantienen el área, evitando la continuación de la sucesión hacia la fase final por un proceso denominado “arresto sucesional” (Dorado *et al.*, 2010; Dorado *et al.*, 2012). No se conocen las condiciones determinantes para que ocurra este arresto, ni si se puede revertir este estado, y tampoco se conocen los factores que determinan qué especies conforman estas asociaciones o la dominancia de alguna de ellas.

Es posible que, en algunos lugares, el manejo humano esté promoviendo el mantenimiento de estas comunidades. León-Cortés y cols. (2004) mencionan que, en la localidad de San Fernando, en Chiapas, las cubateras, en este caso dominadas por *V. pennatula*, son un recurso aprovechado en el pastoreo. Los ganaderos utilizan las vainas de las acacias maduras como alimento para su ganado, por lo que trasladan a sus animales hacia las cubateras durante los meses de la maduración y caída del fruto (enero-abril). El ganado se alimenta y posteriormente actúa como agente dispersor de semillas, una acción que pudo ser llevada a cabo originalmente por grandes mamíferos ahora extintos (Janzen y Martin, 1982; Greenberg *et al.*, 1997). Al mismo tiempo, el ganado evita alimentarse de plantas jóvenes de acacias que están provistas de grandes espinas rojas, pero sí se alimenta de otras menos nocivas, probablemente aquellas que fomentarían el cambio a la fase siguiente de sucesión secundaria. De esta manera podrían estarse manteniendo “permanentemente” algunas cubateras en muchas partes del sur de México (Greenberg *et al.*, 1997). En la localidad de El limón, REBIOSH, se ha reportado que cerca de 600 cabezas de ganado de pueblos vecinos son llevados para alimentarse en sus bosques secundarios (~7 por hectárea) cada año durante la temporada de lluvias, aunque

cabras, cerdos y caballos suelen pastar en estos bosques de manera permanente (Martínez-Garza *et al.*, 2011; Arias-Medellín *et al.*, 2014).

4.1.6 Factores de riesgo y conservación de *Baronia brevicornis*

Baronia brevicornis está incluida en la Lista Roja de la *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) como “Especie de menor riesgo/casi amenazada” <LR/nt> desde el año 1996 (Dixon, 1996); sin embargo, en el 2018 su estatus fue modificado a “Especie en peligro de extinción” <En> debido a su vulnerabilidad evidenciada en los últimos estudios y a sus peculiaridades evolutivas, biológicas y ecológicas (Puttick *et al.*, 2018). Su alta especificidad por el hábitat y su limitada capacidad de dispersión por vuelo lento y corto, aunado a las barreras naturales y antropogénicas, han promovido que la especie presente poblaciones fragmentadas en pequeños parches aislados en el centro de México y al este en Chiapas (Puttick *et al.*, 2018), algunas incluso con unos pocos cientos de individuos (Legal *et al.*, 2014). Este escenario ha conducido a una estructura genética compleja, y subpoblaciones susceptibles a la extinción local (Thomas *et al.*, 2000; León-Cortés *et al.*, 2004; Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014).

Asimismo, debido a que las plantas hospedera de *Baronia* crecen en vegetación secundaria y son especies pioneras en áreas perturbadas, la idoneidad del hábitat para su distribución y establecimiento a largo plazo depende de actividades antropogénicas como la agricultura y la ganadería (Janzen, 1986; Dorado *et al.*, 2005a). León-Cortés y cols. (2014) demostraron cómo es que la ganadería, a través del pastoreo, es una actividad fundamental para el mantenimiento de cubateras sobre las que vive *Baronia*.

Bajo estas condiciones, la conservación de *B. brevicornis* se vuelve un asunto especialmente complejo, ya que la protección *per se* de su hábitat podría no garantizar la supervivencia de sus poblaciones. De hecho, programas de restauración y reforestación que favorecen la sucesión en áreas perturbadas, sobre todo dentro de ANP's, como la REBIOSH, podrían reducir significativamente las cubateras, afectando gravemente sus poblaciones (León-Cortés *et al.*, 2004; van Swaay *et al.*, 2006; Legal *et al.*, 2014). En poblaciones de Chiapas, por ejemplo, en donde las cubateras incluían una mezcla de especies arbóreas (p. ej. *Guazuma ulmifolia* Lam.,

Jacquinia lauratifolia Jacq., *Leucaena spp.*, *Lisiloma divaricatum* Jacq. Macbr, etc.), como ocurriría en un proceso de sucesión, la abundancia de *Baronia* fue menor, a diferencia de cubateras en Guerrero donde la distribución de la planta hospedera es más uniforme.

Además, aunque la perturbación por actividades antropogénicas también es frecuente dentro de áreas naturales, contribuyendo a una expansión constante del hábitat de *Baronia*; se ha demostrado que esta mariposa solo ocupa alrededor de una cuarta parte de su hábitat disponible (Legal *et al.*, 2014), lo que quiere decir que existen otros factores (climáticos y geográficos, por ejemplo (Pérez-Ruiz y Sánchez, 1986; Legal *et al.*, 2014)) que determinan su distribución. En este sentido, las poblaciones establecidas en la actualidad deberían ser una prioridad para la conservación.

Otra problemática que enfrenta esta mariposa es que la vegetación secundaria, aún dentro de ANP's, no se rige bajo las mismas medidas estrictas de protección que la vegetación nativa. Por ejemplo, en el Plan de Manejo de la REBIOSH, en Morelos, las áreas de vegetación secundaria están definidas como “Zona de aprovechamiento sustentable de los ecosistemas” (Dorado *et al.*, 2005b), lo que implica que pueden ser taladas en cualquier momento por la comunidad con fines de explotación de la tierra. León-Cortés y cols. (2014) señalan que las acciones de conservación efectiva de *Baronia* podrían requerir la coordinación con la administración y/o los propietarios de las tierras que habita esta mariposa. Legal y cols. (2014) recomienda adaptar las áreas protegidas para incluir áreas adyacentes adecuadas para soportar la planta huésped y las poblaciones estables de esta mariposa.

Finalmente, aunque *Baronia* es una pieza clave en el entendimiento del origen y evolución de las mariposas, se han realizado muy pocos estudios relacionados con sus limitaciones ecológicas, lo que puede dificultar aún más el desarrollo de estrategias de protección. Puttick y cols. (2018) refieren que hace falta investigación para identificar los factores limitantes adicionales que afecten la distribución de esta especie, los requerimientos locales de las poblaciones, las condiciones bajo las que se desarrollan y las amenazas particulares de cada una. También señalan que los esfuerzos de conservación deben centrarse en proteger la planta alimenticia *Acacia*, y recomiendan un monitoreo continuo de la misma.

4.2 El complejo de plantas involucradas

V. campechiana y *V. pennatula* corresponden a la familia de las leguminosas (Fabaceae), grupo dominante en algunas zonas de vegetación tropical como la SBC, ecosistema que se distribuye en México cubriendo amplias extensiones desde el sur de Sonora y suroeste de Chihuahua hasta Chiapas (Rzedowski, 2006). Dentro de las fabáceas ha sobresalido históricamente el género *Acacia* Mill. sensu lato, tanto por el número de especies, como por su abundancia (Dorado *et al.*, 2005a). De hecho, hasta hace poco se había considerado al género *Vachellia* como sinonimia de *Acacia* Mill., posicionándose como el segundo género con mayor riqueza dentro de la familia (Rico-Arce, 1994). Pero gracias al uso de marcadores moleculares, estudios recientes revelan que *Acacia* Mill. es polifilético, es decir, que proviene que varios ancestros en común y por lo tanto, debería ser dividido en al menos cinco géneros monofiléticos: *Acacia* Mill. sensu estricto, *Acaciella* Britton y Rose, *Mariosousa* Seigler y Ebinger, *Senegalia* Raf. y *Vachellia* Wight y Arn. (Maslin, 2015). Actualmente es aceptada esta división, puesto que se ha robustecido enormemente con datos moleculares más complejos, morfológicos, palinológicos y bioquímicos. No obstante, la posibilidad de dividir aún más el género esta latente (Maslin, 2015).

4.2.1 El género *Vachellia*

Se trata de un género con distribución pantropical, representado por 30 especies en Asia, 84 en África, ocho en Australia y 57 en América (Murphy, 2008; Maslin, 2015). Vassal (1972), definió al género en base a dos caracteres morfológicos principales: la presencia de espinas estipulares y hojas bipinnadas, además incluyo algunos caracteres del polen. Seigler y Ebinger (1988) mencionan algunos otros caracteres diagnósticos, meramente morfológicos, como espinas estipulares, hojas compuestas bipinnadas, elevado número de pinnas y numerosos pequeños foliolos, en algunos casos hojas con glándulas peciolares, flores axilares, pequeñas, globosas, con pedicelo corto, fruto seco, con dehiscencia levemente curvados y comprimidos. Miller y Bayer (2001), con base en las secuencias de nucleótidos de los genes de cloroplasto (*trnK/matK*) y de núcleo (histone H3-D), ratificaron que *Vachellia* es un grupo monofilético

alejado taxonómicamente de los otros géneros, es el grupo hermano de *Neptunia* y ambos son miembros de la tribu Mimosea. A partir de esto, se han realizado un elevado número de revisiones taxonómicas y nuevas combinaciones para el género, los cuales se han realizado con morfometría y análisis moleculares (Seigler y Ebinger, 2005).

4.2.1.1 El complejo *Vachellia macracantha*

De las aproximadamente 57 especies americanas que incluye el género *Vachellia* bajo esta nueva clasificación, se encuentra *V. campechiana* (antes *Acacia cochliacantha* (Mill.) Seigler y Ebinger) (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2010), una de las leguminosas más comunes del Trópico Seco (TS) de México (Dorado, 1983; Dorado *et al.*, 2005a). Por su cercanía filogenética, *V. campechiana*, *V. pennatula* han sido agrupadas por los taxónomos, junto con *V. macracantha* (Humb. y Bonpl. ex Willd.) Seigler y Ebinger, especie no registrada en Morelos, en un complejo que lleva el nombre de esta última (Seigler y Ebinger, 2005; Gómez-Acevedo *et al.*, 2010): complejo *Vachellia macracantha* (fig. 4). Estas tres especies, ampliamente distribuidas en el TS de México, crecen bajo condiciones muy similares y comparten distribución en algunas regiones del país. Como se mencionó anteriormente, en la Cuenca del Río Balsas, particularmente en el estado de Morelos, *V. campechiana* cubre amplias extensiones de paisaje de la entidad, integrada principalmente en comunidades vegetales casi monotípicas conocidas como cubateras (Dorado *et al.*, 2005a); en algunas de estas cubateras también podemos encontrar a *V. pennatula*, pero en significativamente menor abundancia (Dorado *et al.*, 2012).

Existen antecedentes sobre las complicaciones taxonómicas para circunscribir claramente estas tres especies, siendo motivo de debate a la hora de realizar un estudio sistemático basado en su morfología, que podría estarse complicando aún más por posibles eventos de hibridación simpátrica (Seigler y Ebinger, 1988, 2012).

En un estudio realizado por Seigler y Ebinger (1988), en el que se utilizaron caracteres morfológicos para aclarar las relaciones dentro de este complejo (*Vachellia macracantha*, *V. pennatula* y *V. campechiana*) en México, se encontró que *V. pennatula* se subdivide en dos grupos: *V. pennatula* sub. *pennatula* (forma típica) y *V. pennatula* sub. *parvicephala*. Esta última distribuida

de manera casi alopátrica en el sur de México y Centro América, desde Yucatán hasta Venezuela, pasando por El Salvador, Honduras y Nicaragua; en contraste con *V. pennatula* sub. *pennatula* cuya distribución abarca gran parte del noroeste y suroeste del país, desde Sonora hasta Chiapas. El análisis discriminante basado en caracteres morfológicos también subdividió a *V. campechiana* en dos grupos: *V. campechiana* f. *campechiana* (forma típica) y *V. campechiana* f. *houghii*. Éstas se distribuyen de manera simpátrica en los estados de Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán y Sinaloa.

Además, se pone a discusión que *V. pennatula* sub. *parvicephala* y *V. campechiana* f. *houghii* sean producto de hibridación de las formas típicas de cada especie con *V. macracantha*, respectivamente. Por un lado, el análisis discriminante posiciona a *V. pennatula* sub. *parvicephala* como intermedia entre *V. pennatula* sub. *pennatula* y *V. macracantha* o *V. campechiana*. Sin embargo, *V. campechiana* no es conocida para Yucatán, a diferencia de *V. pennatula* sub. *pennatula* y *V. macracantha* que son al menos un poco comunes en esta zona. A partir de esto, se sugiere la posibilidad de que *V. pennatula* sub. *parvicephala* sea resultado de hibridación antigua entre estas especies, y que actualmente existe como una subespecie distinta independientemente de sus parentales putativos. Esta hipótesis resultó fortalecida por el hecho de que el 50% de los individuos de esta subespecie sometidos a la prueba de cianuro resultaron positivos con el compuesto cianogénico proacacipetalin, mismo que está presente en *V. macracantha*. Con respecto a *V. campechiana* f. *houghii*, esta forma únicamente ocurre en zonas de simpatría de los putativos parentales: *V. campechiana* f. *campechiana* y *V. macracantha*, por lo que se especula que esta forma alterna podría haber resultado de eventos de hibridación pasados, sobre todo por algunos caracteres morfológicos como la pubescencia (presente en *V. macracantha* pero no en la “típica” *V. campechiana*).

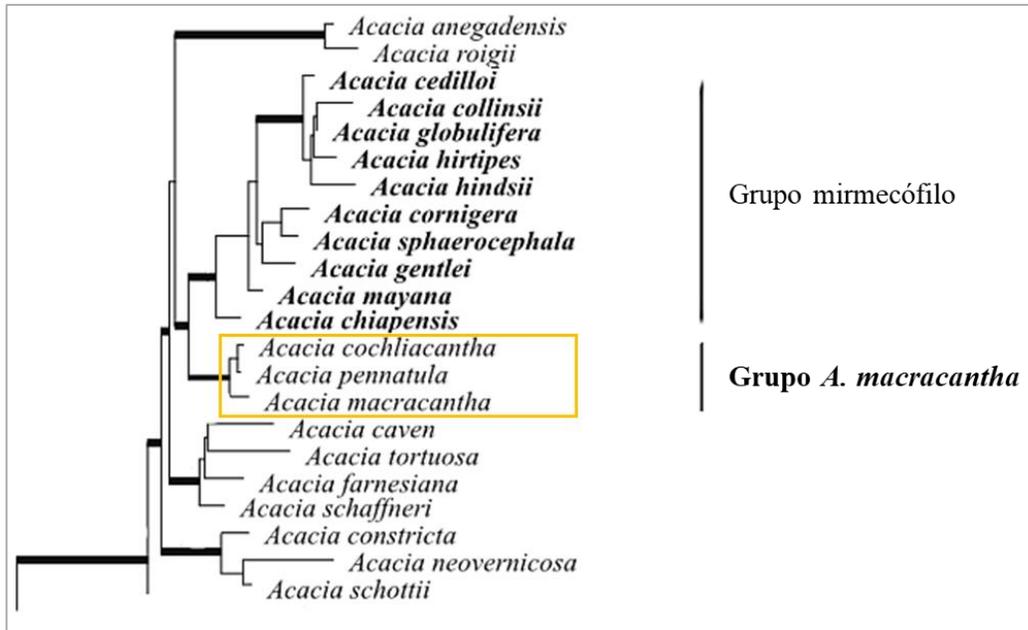


Figura 4. Relación filogenética de *V. campechiana*, *V. pennatula* y *V. macracantha* entre sí y con otros grupos de *Vachellia* (*Acacia*). Extraído y modificado de Gómez-Acevedo *et al.*, 2010; los autores manejan aún la clasificación *Acacia* sensu lato.

4.2.2 Descripción de las especies de interés

4.2.2.1 *Vachellia campechiana* (Mill.) Seigler y Ebinger

Nombre común: “Cubata roja”

Arbusto, algunas veces árbol, hasta de 4.5 m de alto, armado con espinas estipulares cóncavas (en forma de bote o cuchara), hasta de 3.5 cm de largo y 1.3 cm de ancho, blanquecinas o pardo-rojizas; pecíolo de 4-8 mm de largo, glándula erecta cerca al primer par de pinnas; raquis de (2.5) 4-13.8 cm de largo, 9-28 pares de pinnas de 1-3 cm de largo, con 1-2 glándulas entre los últimos pares de pinnas; folíolos 22-39 pares por pinna, de 1.5-3 (-3.5) mm de largo, 0.6-0.8 mm de ancho. Inflorescencia en capítulos axilares o en fascículos de 2-4, cabezuelas de 5-7 mm de diámetro en anthesis, flores amarillas. Legumbre (fruto) de 8-17 cm de largo, 0.8-1.4 cm de ancho y 2.5-4 mm de grueso, indehiscente, septada en el interior con un tejido rígido, sin márgenes evidentes. Ver Fig. 5.

Fenología. Florece de abril a junio, fructifica de octubre a enero.

Hábitat. Asociada a vegetación de SBC perturbada, muy abundante en lugares alterados

Distribución. En México se registra en los estados de Chiapas, Colima, Edo. de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Sinaloa, Sonora y Veracruz. En Morelos se localiza en los municipios de Amacuzac, Axochiapan, Ayala, Coatlán del Río, Cuautla, Jantetelco, Jiutepec, Jojutla, Jonacatepec, Mazatepec, Miacatlán, Puente de Ixtla, Temixco, Tepalcingo, Tepoztlán, Tetecala, Tlaltizapán, Tlaquiltenango, Tlayacapan, Xochitepec, Yautepec, Yecapixtla y Zacatepec.

Usos. La corteza tiene uso medicinal; el tallo es utilizado como combustible.

Descripción de Dorado, 1983



Figura 5. Lámina ilustrativa de *Vachellia campechiana*.

4.2.2.2 *Vachellia pennatula* (Schltdl. y Cham.) Seigler y Ebinger

Nombre común: “Cubata blanca”, “Espino blanco”

Arbusto o árbol hasta de 4.5 m de alto, corteza amarillenta cuando arbusto, oscura fisurada cuando árbol, tallo armado con espinas estipulares cilíndricas o planas, rectas y rígidas. Estípulas hasta de 1.5 cm de largo, frecuentemente negras o rojizas, tomentulosas por lo menos en la base; pecíolo 3-11 mm de largo, tomentoso, algunas veces sedoso, con una glándula; raquis 3.7-15 cm de largo, tomentuloso, 14-41 pares de pinnas; pinnas 1.3-3.2 cm de largo, con 1-2 glándulas entre los últimos pares de pinnas; folíolos 27-44 pares por pinna, 1.5-2.6 mm de largo y 0.5-0.7 mm de ancho. Flores en capítulos, arregladas en fascículos axilares; cabezuelas 0.8-1 cm de diámetro; flores amarillas. Legumbre (fruto) 6.5-13 cm de largo, 1.5-2.5 cm de ancho y 0.5-1 cm de grueso, túrgida, compresada pero no plana, algunas veces ligeramente curva, valvas gruesas, leñosas, negras, oscuras o rojizas, glabra o estrigosa, puntos glandulares rojizos, indehiscentes en ambas suturas, septos leñosos de tejido poroso. Ver Fig. 6.

Fenología. Florece de enero a mayo; fructifica de agosto a diciembre.

Hábitat. Esta especie crece, principalmente, de manera natural en zonas alteradas de SBC, no obstante, puede encontrarse en lugares alterados de bosque de pino-encino.

Distribución. En México se presenta en los estados de Aguascalientes, Campeche, Chiapas, Durango, Jalisco, Nayarit, Oaxaca, Querétaro, Quintana Roo, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tabasco, Yucatán y Zacatecas. En Morelos se localiza en los municipios de Amacuzac, Atlatlahucan, Ayala, Cuernavaca, Jiutepec, Mazatepec, Miacatlán, Ocuituco, Puente de Ixtla, Temoac, Tepalcingo, Tepoztlán, Tetecala, Tlayacapan y Yautepec.

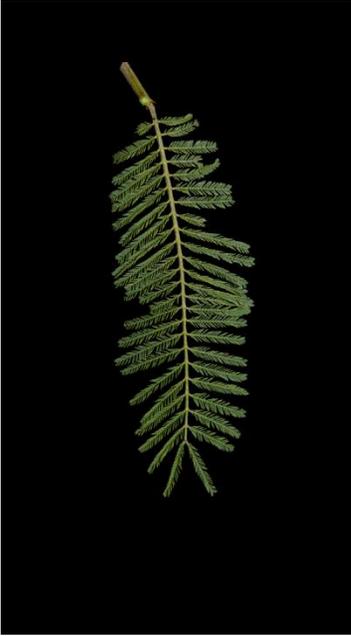
Usos. El tallo es utilizado como combustible; a la corteza y a las hojas se les atribuyen propiedades medicinales.

Descripción de Dorado, 1983



Figura 6. Lámina ilustrativa de *Vachellia pennatula*.

Tabla 1. Comparación de estructuras de los individuos atípicos con *V. campechiana* y *V. pennatula*.

	<i>V. campechiana</i>	Atípicos intermedios	<i>V. pennatula</i>
Hoja			
Glándula			
Pubescencia			
Inflorescencia			

Continúa...

V. campechiana

Atípicos intermedios

V. pennatula

Fruto



Espinas



Semillas



4.2.3 Morfología intermedia en el género *Vachellia*

Existen antecedentes sobre la presencia en la naturaleza de individuos con morfología intermedia entre especies del género *Vachellia* (fig. 7). Algunos de los reportes más antiguos pueden observarse en el informe de Janzen (1974) dedicado a las acacias de espinas anchas o espinas mirmecófilas (“Swollen-Thorn Acacias”) de Centro América, en donde menciona al menos tres ejemplos de individuos con rasgos morfológicos intermedios encontrados en zonas de simpatria entre alguna de estas especies y alguna del grupo no-mirmecófilo, específicamente del complejo *V. macracantha*. Las plantas reportadas presentaban rasgos entre los siguientes pares de especies: *V. hindsii* y *V. pennatula*, *V. hindsii* y *V. campechiana*, y *V. chiapensis* y *V. macracantha*. Además, reportó la observación de un individuo intermedio entre *V. cornigera* y *V. sphaerocephala* y algunos más entre *V. cornigera* y *V. chiapensis*, todas mirmecófilas (Janzen, 1967). La intermediación observada corresponde mayormente a tamaños de caracteres vegetativos como hojas, foliolos, espinas y ramificaciones, y en algunos casos de las inflorescencias. La explicación que sostiene Janzen para estos individuos intermedios es la hibridación; de hecho, de acuerdo con sus observaciones, lo considera un proceso relativamente frecuente dentro de este género (Janzen, 1967, 1974), especialmente entre mirmecófilas y no-mirmecófilas.

Más tarde, Ebinger y Seigler (1992) analizaron morfométricamente numerosos ejemplares de herbario de *Vachellia* de México y Centro América. Los resultados reafirmaron la existencia de individuos intermedios (tanto en rasgos vegetativos como florales) en sitios donde especies mirmecófilas y no mirmecófilas (complejo *V. macracantha*) compartían distribución. Basados principalmente en la mezcla de caracteres observada en los ejemplares, los autores señalan a la hibridación como el proceso que dio origen a estos individuos, reafirmando así la idea propuesta anteriormente por Janzen (1967, 1974), además de un par de combinaciones nuevas: *V. hindsii* x *V. pennatula*, *V. hindsii* x *V. campechiana*, *V. cornigera* x *V. pennatula* y *V. collinsii* x *V. pennatula* (Seigler y Ebinger, 2013).

En 1995, Seigler y Ebinger realizaron una revisión taxonómica de las especies de *Vachellia* mirmecófilas de México y Centro América, en donde nuevamente mediante el análisis morfométrico de ejemplares de herbario y algunas nuevas colectas, describieron intermedios

entre las parejas señaladas en su trabajo anterior (Ebinger y Seigler, 1992), además de la detección de nuevos individuos con mezcla de rasgos morfológicos entre dos parejas de especies: *V. chiapensis* y *V. pennatula* y *V. collinsii* y *V. hindsii*.

Un ejemplo de este tipo de morfología son las plantas reportadas para regiones de Chiapas, Jalisco, Nayarit y Oaxaca, que muestran espinas, pecíolos, raquis, pedúnculos y brácteas densamente pubescentes muy similares a *V. pennatula*, además de brácteas florales espatuladas y glándulas petiolares columnares de ápice deprimido típicas de esta especie, pero también con numerosas características de la especie con la que cohabita, *V. hindsii*: espinas estipulares agrandadas, de uno a dos cuerpos de Beltian en las hojas inferiores de la mayoría de las pinnas, glándulas del raquis bien desarrolladas y una inflorescencia alargada en forma de espiga (Seigler y Ebinger, 1995).

En los últimos años se han reportado otros casos de hibridación basados en la intermediación de caracteres morfológicos (Seigler y Ebinger, 2012, 2015) y la alta variación morfológica dentro de algunos grupos (Casiva *et al.*, 2004), pero hasta ahora no existen antecedentes sobre la existencia de plantas con morfología atípica-intermedia entre *V. pennatula* y *V. cochliacantha*.

Como se mencionó en el subtema anterior, en 1988, Seigler y Ebinger realizaron un estudio para conocer específicamente las relaciones dentro del complejo *V. macracantha* en México, y el análisis morfométrico de numerosos ejemplares de herbario arrojó agrupaciones que sugerían que tanto *V. campechiana* como *V. pennatula* se dividen en dos subespecies con rangos de distribución distintos: por un lado *V. campechiana* sub. *campechiana* y *V. campechiana* sub. *houghii*, y por otro *V. pennatula* sub. *pennatula* y *V. pennatula* sub. *parvicephala*.

Las nuevas subespecies son diferenciables por una serie de rasgos morfológicos, y los autores, algunos como la presencia de pubescencia en *V. campechiana* sub. *houghii*, podría ser un indicio de un evento de cruzamiento antiguo entre *V. campechiana* y *V. macracantha*, resultando en individuos que posteriormente se “independizaron”. Esto se fundamenta en la intermediación de rasgos, y la observación de algunos como la pubescencia, que está presente en *V. macracantha* pero no en la típica *V. campechiana*, además de que el rango de distribución de este grupo se limita a las zonas de simpatría entre las posibles parentales. Algo similar ocurre

con *V. pennatula* sub. *parvicephala*, ya que además de los rasgos morfológicos tanto florales como vegetativos intermedios, al utilizar pruebas de contenido de cianuro resultó que cerca del 50% de los individuos eran positivos, como los de *V. macracantha*, pero no los de *V. pennatula*.

El contenido de cianuro también ha sido utilizado en otros estudios como marcador para establecer relaciones entre grupos de *Vachellia* (Ebinger y Seigler, 1992; Seigler y Ebinger, 1995).

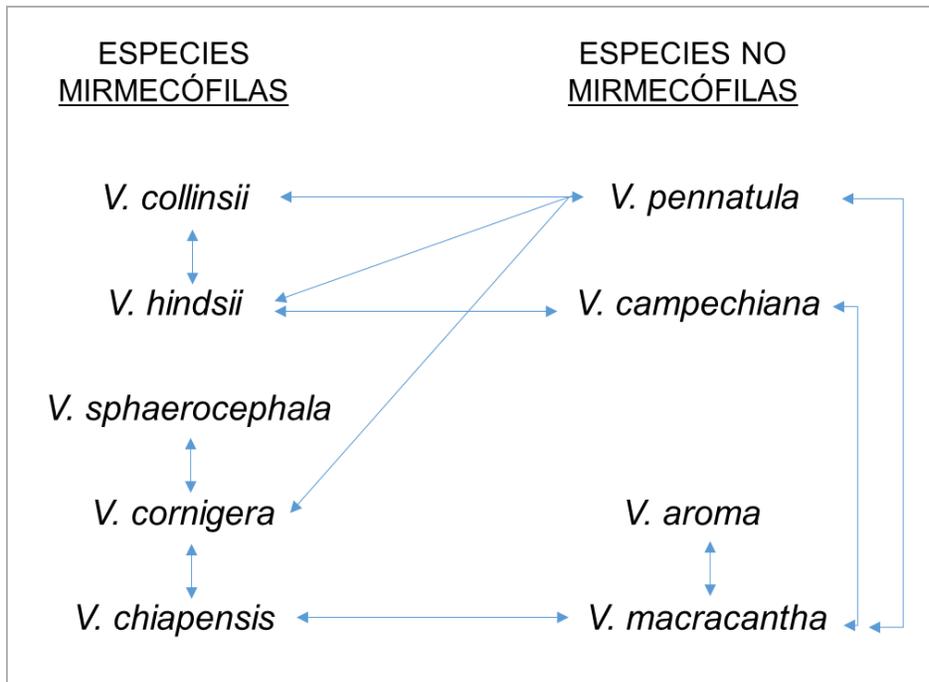


Figura 7. Combinaciones de hibridación dentro del género *Vachellia*. Modificado de Ebinger y Seigler, 1992.

Otras explicaciones para morfometría intermedia en plantas: Además del flujo genético horizontal, la presencia de individuos con mezcla de rasgos en plantas (Rieseberg y Wendel, 1993) podría ser explicado por otros procesos. Uno de ellos es la **ancestría compartida**, que se refiere a cuando un grupo de plantas representen restos de una población ancestral a partir de la cual se originaron otras dos, y por lo tanto, muestra rasgos de las dos especies derivadas. Otra posibilidad es que se trate de una **nueva especie** aún no descrita, y que por cercanía filogenética a las especies en cuestión, presente similitudes con ambas. Por otro lado, también es posible un proceso de **convergencia evolutiva**, en donde una población

desarrolla características intermedias debido a que crecen en un ambiente intermedio a los ocupados por dos especies. Por último, la **plasticidad fenotípica**, que se refiere a la capacidad de los individuos de modificar su su fenotipo en respuesta a factores ambientales, originando plantas con rasgos atípicos (Ross *et al.*, 2005).

4.2.4 Otros casos de morfología intermedia en leguminosas de Morelos

La observación de individuos con morfología atípica-intermedia en leguminosas en el TS de Morelos no es nueva. Además de este caso en el género *Vachellia*, Óscar Dorado y su equipo de botánicos de la UAEM han detectado al menos otros dos. Uno de ellos es dentro del género *Lysiloma*, con un solo individuo encontrado en Tlaquiltenango, al sur del estado, que presenta estructuras de tamaños y formas foliares, florales y frutales evidentemente intermedias entre *L. divaricatum* y *L. terginum* (López, 2012). El otro corresponde al género *Mimosa*, pues se han encontrado varios individuos con características intermedias en rasgos vegetales, pero más conspicuamente florales entre *M. benthamii* y *M. promiscua*; estas plantas se han observado en algunas localidades del sur de Morelos. Estos casos ya han sido estudiados morfométricamente, y en ambos se ha confirmado la intermediación de los rasgos y se ha propuesto a la hibridación como la hipótesis más robusta para explicarlos (Rangel, 2008; López, 2012).

5. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

5.1 Objetivo general

Determinar la entidad taxonómica a la que pertenecen las plantas con morfología atípica entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, y describir el papel comparativo de estos tres posibles grupos taxonómicos en la alimentación de *Baronia brevicornis* en el estado de Morelos.

5.1.1 Objetivos particulares

1. Determinar mediante datos morfométricos y químicos si las plantas con morfología atípica pertenecen a *V. campechiana*, *V. pennatula*, o conforman un grupo distinto, y discutir las posibles explicaciones a su morfología.
2. Describir si *Baronia* se alimenta de las plantas con morfología atípica.
3. Describir si *V. pennatula* es planta hospedera de *Baronia* en el estado de Morelos.
4. Si los dos anteriores se cumplen, conocer si *Baronia* presenta una alimentación selectiva hacia alguno de los tres grupos de hospederas (*V. campechiana*, *V. pennatula* e individuos atípicos), así como el uso en las poblaciones de *Vachellia* puras.
5. Discutir las implicaciones ecológicas, evolutivas y en conservación de la relación de *Baronia* con este complejo botánico (*V. campechiana*, *V. pennatula* e individuos atípicos).

5.2 Hipótesis

1. Los individuos atípicos sí son morfológicamente intermedios entre *Vachellia pennatula* y *V. campechiana*, y la hibridación es el proceso que mejor los explica.
2. *Baronia brevicornis* se alimenta de *V. campechiana*, *V. pennatula* e individuos atípicos (posibles híbridos), con una marcada selección por *Vachellia campechiana*, que es la planta típica de alimentación, seguida por los individuos intermedios y en menor grado *V. pennatula*.

6. MÉTODOS

6.1 Área de estudio

Este estudio se desarrolló en el estado de Morelos, ubicado al centro de la República Mexicana entre los paralelos 18°20' y 19°07' de latitud norte y los meridianos 98°37' y 99°30' de longitud oeste. Ocupa una extensión territorial de 4,961 km² equivalente al 0.3% de la superficie total del país (Contreras-MacBeath *et al.*, 2006) (fig. 8). La parte centro y sur del estado queda comprendida dentro de la Cuenca del Río Balsas, mientras que en la parte norte se localiza una fracción de la Faja Volcánica Transmexicana; esto le confiere al estado un gradiente altitudinal que va de los 720 msnm en el sur, hasta los 5432 msnm en la cima del volcán Popocatepetl (Aguilar, 1990). De esta manera, el territorio morelense comprende un mosaico climático diverso, con predominación de los climas cálidos (fig. 9).



Figura 8. Ubicación del estado de Morelos en la República Mexicana.

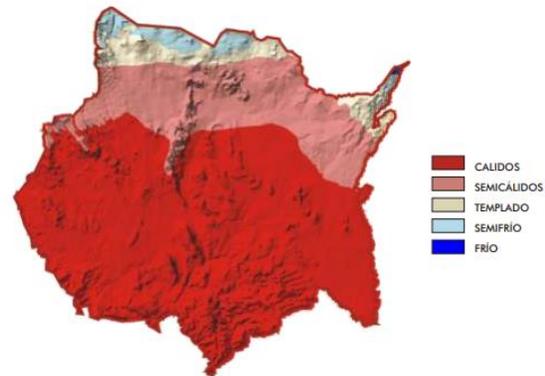


Figura 9. Tipos de climas en el estado de Morelos (Contreras-MacBeath *et al.*, 2006).

En las zonas de climas cálidos o semicálidos (fig. 9), en donde se encuentran principalmente nuestras especies de interés, se desarrolla la SBC, el tipo de vegetación predominante en el estado. Su extensión original abarcaba alrededor del 60% de la superficie (Trejo y Hernández, 1996) y se distribuye entre los 800 y 1500 msnm (Arias *et al.*, 2002). Presenta el clima Awo"(w) (i') g, que corresponde a un clima cálido subhúmedo, el más seco

de los subhúmedos (Dorado *et al.*, 2005a), con una temperatura media anual de 22.7°C y un rango que va de los 7 °C en las noches más frías de enero, hasta los 38 °C en los días más calurosos de abril (Servicio Meteorológico Nacional, 2010). La precipitación anual es de 900 mm y el 90% ocurre entre mayo y octubre, época en la que la vegetación luce exuberantemente verde, en contraste con el periodo de octubre a mayo, cuando la mayor parte de las especies vegetales pierden sus hojas (Dorado *et al.*, 2005a; Servicio Meteorológico Nacional, 2010). Esta vegetación presenta normalmente un sólo estrato arbóreo debido a que la mayoría de los árboles no sobrepasa los 15 metros de altura, aunque en algunas zonas húmedas puede presentar dos (Dorado *et al.*, 2012). Desde el punto de vista florístico destacan las familias Burseraceae, Poaceae, Asteraceae y especialmente Fabaceae, que sobresale tanto en cantidad de especies como de individuos, dentro de los estratos arbóreo (principalmente), arbustivo, y herbáceo, y tanto en vegetación conservada como perturbada (Rzedowski, 2006; Beltrán-Rodríguez *et al.*, 2018). El sustrato es ígneo (roca basáltica y andesita) y sedimentario (caliza, arenisca y lutita), con suelos son poco profundos (< 30 cm) de los tipos feozem háplico, regosol éutrico y litosol (Dorado *et al.*, 2005a).

Al sur del estado se ubica la REBIOSH, uno de los reservorios de SBC más importantes del país que consta de 59,000 ha (Arias *et al.*, 2002). El paisaje de la reserva se conforma por una mezcla de SBC primaria, rodeada por bosque secundario, tierras agrícolas y poblados pequeños. Cerca del 41.4% de su vegetación ha sido clasificada como intacta o en buen estado de conservación, el 22.4% como bien conservado, y el 36.2% restante muestra diferentes grados de degradación, siendo la mayor parte usada con fines económicos (Trejo y Dirzo, 2000; Dorado *et al.*, 2005a).

6.1.1 Localidad modelo: El limón de Cuauchichinola

El ejido de El limón de Cuauchichinola (El limón), ubicado en el municipio de Tepalcingo, fue tomado como sitio central de estudio debido a que ahí se han observado plantas de *Vachellia* con morfología atípica, y, por otro lado, ahí se encuentra bien documentada una población estable de la mariposa *Baronia*, con una antigüedad mayor a, por lo menos, 10 años (Legal *et al.*, 2014).

Este predio se ubica al sureste del estado (18°31'50.61" N, 98°56'13.42" O), dentro de la REBIOSH entre los 1200 y 1400 msnm (fig. 10). Comprende cerca de 4,300 ha (Maldonado-Almanza, 1997) y actualmente se encuentra cubierto en un 56% de selva en buen estado de conservación o intacta, 19% de selva perturbada, 12% de vegetación secundaria, y un 13% restante ocupado por la agricultura y la vivienda (Martínez-Garza *et al.*, 2011). Estas condiciones podrían ser similares para muchas otras localidades del sur de Morelos.

En El limón se encuentra bien representada la planta *V. campechiana* formando algunas cubateras, y también, aunque en mucho menor abundancia, *V. pennatula*; por lo tanto, esta localidad es una zona de simpatria (sim) para dichas especies.

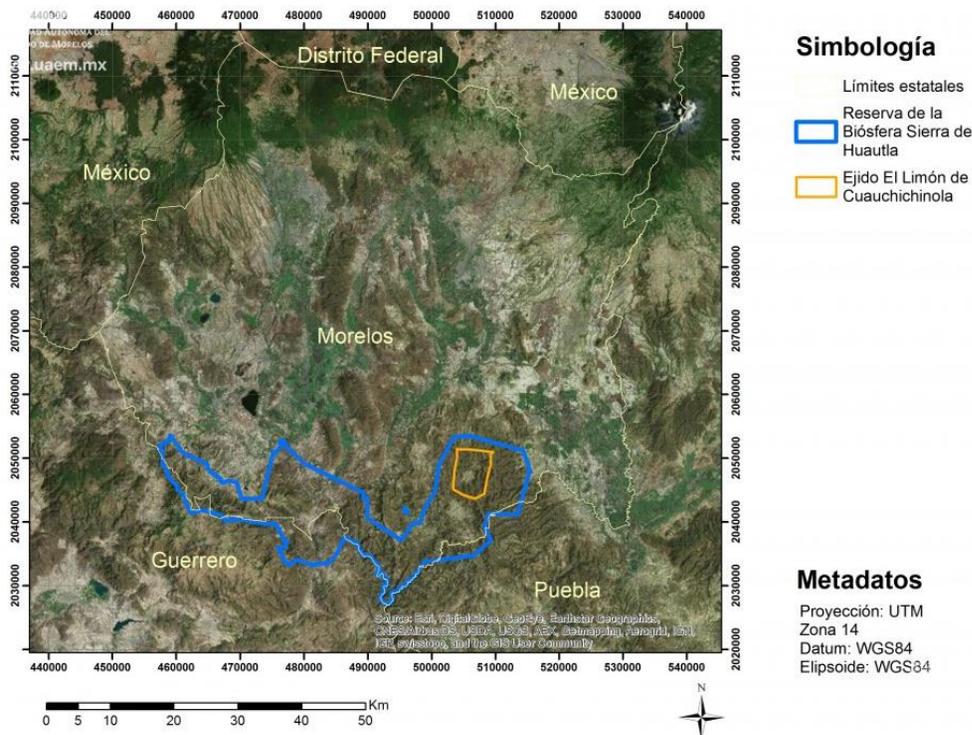


Figura 10. Ubicación de la localidad modelo El limón en el estado de Morelos dentro de la REBIOSH. Tomado de Moreno y colaboradores, 2015, Gaceta-UAEM.

A partir de este momento y con fines prácticos, los apartados de este documento se dividirán en dos secciones: **Estudio de plantas atípicas de *Vachellia***, que corresponde al estudio de los individuos aparentemente intermedios de *Vachellia* (objetivo número 1), y

Evaluación de la relación *Baronia* – Complejo *Vachellia macracantha* (objetivos 2, 3, 4 y 5). Cabe recordar que para este estudio la expresión “Complejo *V. macracantha*” hace referencia sólo a las especies presentes en Morelos: *V. campechiana* y *V. pennatula*.

6.2 Estudio de plantas atípicas de *Vachellia*

6.2.1 Localidades adicionales

Para incrementar las posibilidades de coleccionar las formas “típicas” de *V. campechiana* y *V. macracantha* y poder contar con marcadores específicos de cada una, se seleccionaron dos localidades adicionales de tipo alopátrica (alo), una por cada especie. Para *V. campechiana* (Vc) se eligió una zona de cubateras dentro de la localidad de Quilamula al sureste del estado, y para *V. pennatula* (Vp) se optó por una región dentro de la colonia Chamilpa, en Cuernavaca, hacia el norte del estado (tabla 2).

Tabla 2. Localidades de colecta para el análisis morfométrico y químico.

Especie	Localidad	Municipio	Georreferencia	msnm	Tipo de Vegetación
Vc y Vp (Sim)	El limón	Tepalcingo	18°31'50.61" N, 98°56'13.42" O	1200-1400	SBC perturbada con vegetación secundaria
Vc (Alo)	Quilamula	Tlaquiltenango	18°31'21.49" N, 99°01'54.80" O	1130	Vegetación secundaria de SBC
Vp (Alo)	Chamilpa	Cuernavaca	18°59'05.27" N, 99°13'56.79" O	1920	Transición de SBC-BT

El proceso para seleccionar los sitios alopátricos consistió en:

1. Mapeo mediante georreferencia de los registros de *V. campechiana* y *V. pennatula* en Morelos obtenidos de las bases de datos digitales de los herbarios HUMO (UAEM) y MEXU (UNAM), y mapeo de las poblaciones de *Baronia brevicornis* registradas por Legal y cols. (2014).

2. Ubicación de posibles sitios alopátricos para cada especie de planta, y que además coincidieran con subpoblaciones de *Baronia*.
3. Evaluación teórica de la viabilidad como localidades en colaboración con botánicos especialistas en la flora de Morelos del grupo TS (UAEM).
4. Visita a los sitios elegidos para corroborar las condiciones de alopatría al menos en un rango de 1 km², concentración considerable de la planta de interés, y evaluar aspectos técnicos como accesibilidad a la zona.

6.2.2 Colecta de muestras botánicas

Debido a que de manera natural *V. pennatula* es mucho menos abundante que *V. campechiana*, un muestreo azaroso reduciría sustancialmente las posibilidades de colectarla; por lo tanto, se comenzó con una búsqueda exhaustiva de individuos de esta especie a lo largo del sitio modelo de estudio, El Limón, así como de nuevos individuos con morfología atípica o dudosa. La búsqueda se realizó principalmente en las áreas cubiertas con SBC perturbada o con vegetación secundaria (fig. 9) mediante tres días de caminatas (~75 horas hombre). Todos los individuos localizados fueron mapeados mediante georreferencias en Google Earth, y a partir de la distribución de éstos se establecieron dos cuadrantes de 1km² cada uno, con una separación aproximada de 1.2 km entre ellos (fig. 10).

Los criterios de búsqueda y selección de individuos se basaron en la clave taxonómica de Seigler y Ebinger (1988), en donde los principales caracteres diagnósticos para *V. pennatula* es la densa pubescencia en la mayoría de sus estructuras, y para *V. campechiana* las espinas aplanadas o en forma de cuchara, así como la



Figura 9. Polígono de búsqueda de *V. pennatula* e individuos atípicos en El Limón.

presencia de estructuras glabras; además, el criterio de selección también se fundamentó en la experiencia florística de los botánicos que acompañaron dichos muestreos, integrantes del leguminólogo Óscar Dorado. Cuando un individuo presentó características que no permitieran incluirlo de manera concisa en alguna de las dos especies y se observara una mezcla de rasgos entre ambas especies o estructuras con tamaños aparentemente intermedios, éste fue registrado como una planta atípica.

Se seleccionaron de 15 a 20 individuos de *V. campechiana* y *V. pennatula* respectivamente dentro de cada cuadrante, y todos los individuos atípicos encontrados. Por su gran abundancia, los individuos de *V. campechiana* se seleccionaron aleatoriamente a lo largo de los cuadrantes. Debido a que la edad puede influir de manera importante en la morfología estas plantas (Janzen, 1974), en todos los casos se seleccionaron individuos cuyo perímetro a la altura de la base (PAB) fuera mayor a 20 cm.

Se colectaron ejemplares en prensas botánicas de cada planta seleccionada, incluyendo estructuras vegetativas y reproductivas, con al menos 10 hojas maduras completas, 10 inflorescencias y 10 frutos, ramas con estípulas y corteza. Para lograr colectar todas estas estructuras fue necesario visitar las plantas en diferentes épocas del año, por lo que se etiquetaron desde el comienzo con una placa de aluminio foliada para garantizar la colecta del mismo individuo. Las fechas de visita se eligieron de acuerdo con la fenología descrita por Dorado (1983).

Se registró la altura de las plantas y el perímetro del tronco a la altura de la base (PAB) y del pecho (PAP), además de los datos propios de cada ejemplar (fecha de colecta, localidad específica, georreferencia, altitud, especies asociadas). También se tomaron fotografías de los troncos (30 cm arriba de la superficie del suelo), las hojas y el individuo completo para tener un registro fotográfico de cada uno y capturar algunos rasgos como textura y coloración del tronco.

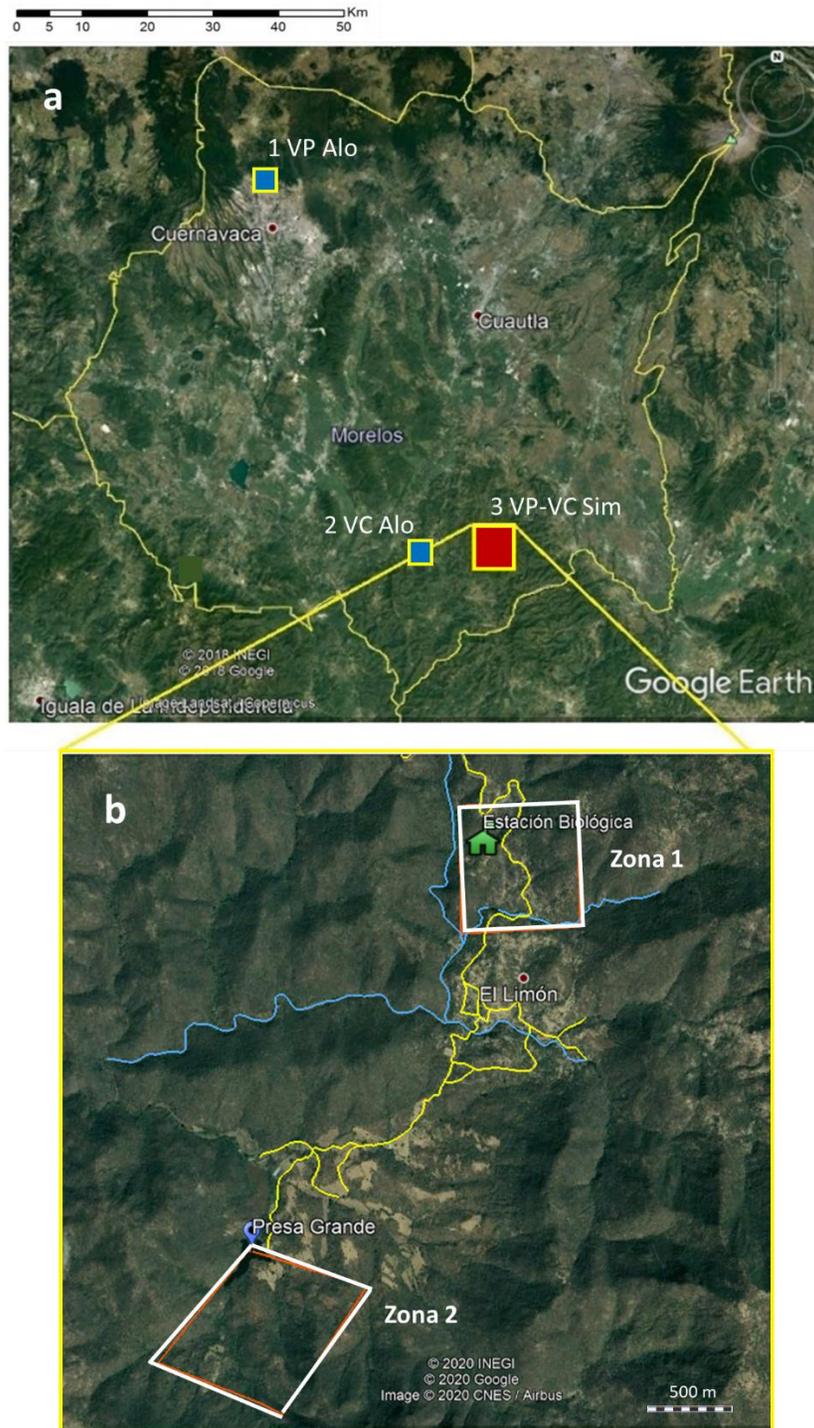


Figura 10. a) Mapa de Morelos con los sitios de colecta: 1) zona de poblaciones alopátricas de *V. pennatula* (VP Alo) 2) zona de poblaciones alopátrica de *V. campechiana* (VC Alo) 3) población simpátrica de ambas especies (VP-VC Sim) en El limón de Cuauichinola, 4) población simpátrica de ambas especies (VP-VC Sim) en El zapote; **b)** vista detallada de las zonas de colecta dentro de la población de El limón de Cuauichinola.

6.2.3 Tratamiento del material colectado

Los ejemplares colectados con hojas, inflorescencias y ramas se herborizaron en prensas botánicas dentro de una secadora de focos (fig. 11a, b, c). Los frutos fueron almacenados en bolsas de papel estraza, y debido a que no fue posible coleccionar frutos totalmente maduros para todos los individuos, se mantuvieron a la sombra para permitir un mayor grado de maduración en los casos necesarios (fig. 11d). Una parte importante de los ejemplares y los frutos fueron tratados con alcohol al 96% para la eliminación y prevención de crecimiento de hongos (fig. 11d, e, f).



Figura 11. a-b) Colecta y toma de datos, c) herborización en secadora, d-e-f) revisión y limpieza con alcohol de estructuras.

6.2.4 Obtención de datos morfométricos

Con base en los caracteres utilizados por Seigler y Ebinger (1988) y el asesoramiento de Óscar Dorado, UAEM, especialista en Mimosoideae (subfamilia a la que pertenece *Vachellia*), se seleccionaron los 21 rasgos vegetativos y reproductivos que mejor pudieran funcionar como marcadores morfométricos entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, aunque al final, sólo se utilizaron 12 para los análisis de acuerdo con su significancia estadística (tabla 3, fig. 12). Para cada rasgo

se midieron cinco estructuras por individuo, excepto en los casos en que el material colectado fuera menor. Esto ocurrió principalmente con inflorescencias y frutos, ya que sólo se consideraron inflorescencias en antesis y frutos maduros, reduciendo la cantidad de estructuras utilizables.

Para las mediciones se utilizó un vernier digital tomando como unidad de medida los milímetros (mm). En el caso particular de la pubescencia se contó la cantidad de vellosidades por área (abundancia): las vellosidades fueron retiradas con cinta adhesiva del peciolo de las hojas, las cintas se fijaron en portaobjetos y se contaron bajo un microscopio estereoscópico. Los datos se vaciaron en una matriz de Excel.

Tabla 3. Caracteres vegetativos y reproductivos medidos; en negritas los que se utilizaron para los análisis morfométricos.

Tipo	Rasgo	Clave
Foliares	Longitud de hojas	LHoj
	Longitud de peciolo	LPec
	Longitud de raquis	LRaq
	Par de pinnas	Ppin
	Longitud de pinna basal	LpinBa
	Longitud de pinna intermedia	LpinIn
	Longitud de pinna apical	LpinAp
	Par de folíolos en pinna basal	PfolPinBa
	Par de folíolos en pinna intermedia	PfolPinIn
	Par de folíolos en pinna apical	PfolPinAp
	Longitud foliolo intermedio de la pinna intermedia	LfolPinInt
	Largo de glándula	Lgla
	Ancho de glándula	Agla
	Pubescencia	Pub
Florales	Díámetro de inflorescencia	DInf
	Longitud de pedúnculo	Lped
	Grueso aproximado de pedúnculo	Gped
Frutos	Largo de fruto	LFr
	Ancho mayor de fruto	AMFr
	Ancho menor de fruto	AmeFr
	Grueso de fruto	Gfru

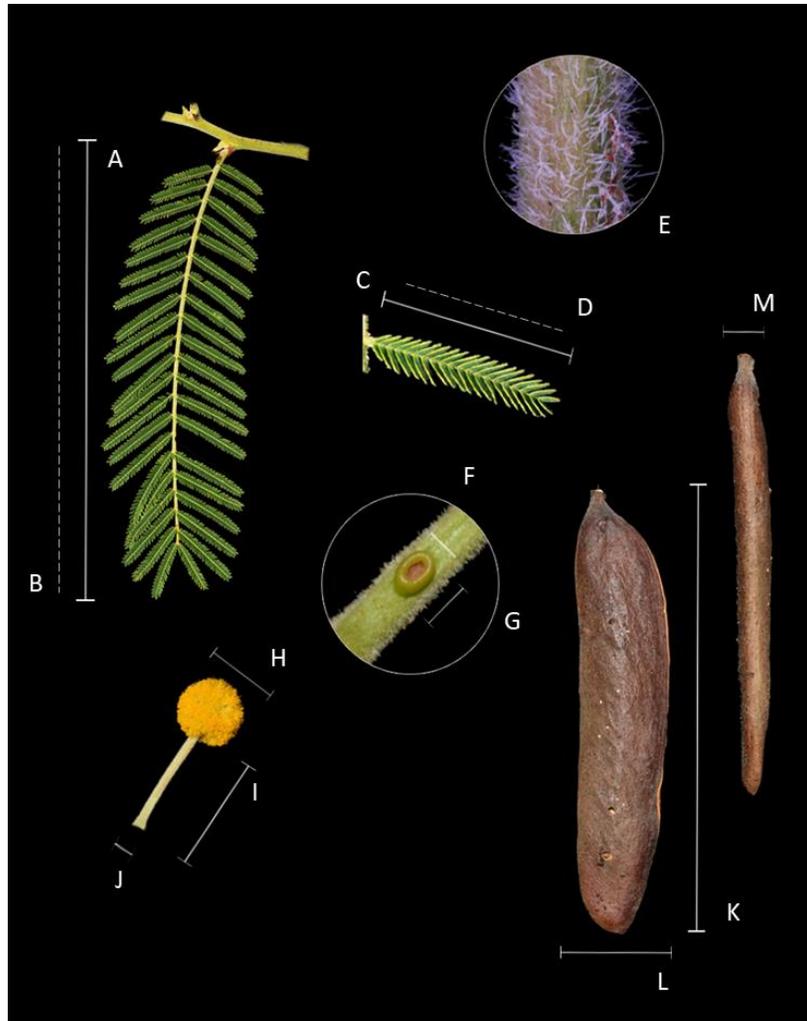


Figura 12. Rasgos utilizados en análisis morfométrico: A) largo de hoja, B) par de pinnas, C) largo de pinna intermedia, D) par de foliolos de pinna intermedia, E) pubescencia, F) ancho de glándula, G) largo de glándula, H) diámetro de inflorescencia, I) largo de pedúnculo, J) grueso de pedúnculo, K) largo de fruto, L) largo de fruto, M) grueso de fruto.

A pesar de que las estípulas son reconocidas en *Vachellia* como un rasgo importante en la distinción morfológica de especies (Dorado, 1983; Rico-Arce, 2007), pudimos observar que tanto en *V. pennatula* como en *V. campechiana* existe una gran variación en el tamaño, forma y color de estas estructuras en un mismo individuo; esto es especialmente evidente en *V. campechiana*. Inicialmente consideramos que la variación podía deberse a la edad de las ramas, sin embargo, existe evidencia de que esto no es una regla, ya que ramas del mismo grosor

pueden presentar espinas de diferente tipo. Por lo anterior, se decidió no incluir los rasgos correspondientes a las estípulas hasta desarrollar mejores criterios de selección y análisis.

6.2.4.1 Análisis estadísticos

Los datos morfométricos se utilizaron para realizar un Análisis de Componentes Principales (ACP) para identificar la agrupación de los individuos de acuerdo con la varianza morfométrica. También se realizó un Análisis de Función Discriminante (AFD) para evaluar las relaciones morfológicas entre los individuos intermedios y los de *Vachellia campechiana* y *V. pennatula*, tanto de poblaciones simpátricas como alopátricas, así como para verificar nuestra clasificación inicial, y también poder conocer cuáles son los rasgos más importantes para separar los grupos.

Para los análisis, primero se estandarizaron los datos usando logaritmo de base 10 (Log_{10}), y cada variable se evaluó con un ACP en el programa STATISTICA (StatSoft, 2002) para discriminar aquellas que no aportaran una varianza significativa y por lo tanto fueran menos informativas, teniendo finalmente un total de 12 variables idóneas. En el caso de las medidas de frutos, se sacó la proporción del tamaño dividiendo el largo entre el ancho, para evitar que el grado de maduración del fruto tuviera efectos engañosos sobre las medidas. Estos datos se utilizaron en lugar de Largo de fruto y Ancho mayor de fruto.

El ACP se realizó en el programa R-Studio versión 3.6.1 (R-Core-Team, 2019) utilizando el paquete con los datos estandarizados, y una vez obtenidos los valores de los CP, los valores de carga generados fueron representados en una gráfica bidimensional con el paquete “ggplot2” (Wickham, 2016). Adicionalmente, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA) en STATISTICA con los valores del componente principal 1 para cada individuo, para evaluar si existen diferencias significativas entre los tres grupos de plantas establecidos (V_p , V_c , V_x).

El AFD se llevó a cabo en STATISTICA con los datos estandarizados, generando una gráfica de dispersión para visualizar las relaciones entre grupos y que se pudieron valorizar mediante las Distancias Cuadradas de Mahalanobis, que miden la separación entre los centros de los grupos. Estas Distancias de Mahalanobis también miden la separación entre cada individuo con el centro de cada grupo, y junto con las Probabilidades Posteriores nos permiten

inferir si nuestra clasificación coincide con la separación morfométrica. También se obtuvo una tabla de puntuaciones sobre el peso de cada variable para la separación de los grupos.

6.2.5 Búsqueda de marcadores químicos

Para indagar si los individuos atípicos muestran diferencias a nivel químico, se generaron los perfiles de contenido de cada grupo mediante la técnica de Cromatografía de Capa Fina (CCF) (método modificado de Manríquez-Torres *et al.*, 2007), que permite separar sobre una placa los metabolitos secundarios contenidos en una planta de acuerdo con su peso, y así observar y comparar la presencia-ausencia y/o cantidad de metabolitos entre individuos y establecer relaciones entre ellos.

Para este proceso se utilizaron hojas y ramas secas de individuos de *V. campechiana* y *V. pennatula* provenientes de las localidades alopátricas respectivas, así como de individuos de morfología atípica. Una vez realizada la comparación entre estos individuos, el procedimiento se repitió incluyendo a dos especies más como grupos externos: *V. farnesiana* (Vf), que representa la especie en Morelos más cercana a las especies de interés, y *Senegallia riparia* (Sr), que representa uno de los grupos taxonómicos más alejados dentro del género *Acacia sensu lato* (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2010; Gómez-Acevedo *et al.*, 2010). Todas las muestras fueron colectadas en el estado de Morelos (anexo 1) y fueron identificadas por Óscar Dorado y José M. de Jesús-Almonte de la UAEM.

6.2.5.1 Obtención de extractos

Primero se obtuvieron extractos a partir de una muestra por individuo equivalente a un ejemplar herborizado (hojas y ramas). El material se maceró a temperatura ambiente en tres diferentes solventes de manera sucesiva durante cuatro días en total: hexano (Hx) por 24 horas, acetato de etilo (AcOEt) por 24 horas y metanol (MeOH) por 48 horas. Se utilizan tres solventes porque sus diferentes polaridades permiten la extracción de metabolitos distintos. Las tres soluciones resultantes por muestra se pusieron en un rotavapor de manera independiente para eliminar el solvente y los concentrados obtenidos se dejaron secar dentro

de una campana de extracción (fig. 13). En total se obtuvieron tres extractos por cada individuo, uno de Hx, otro de AcOEt y otro de MeOH.

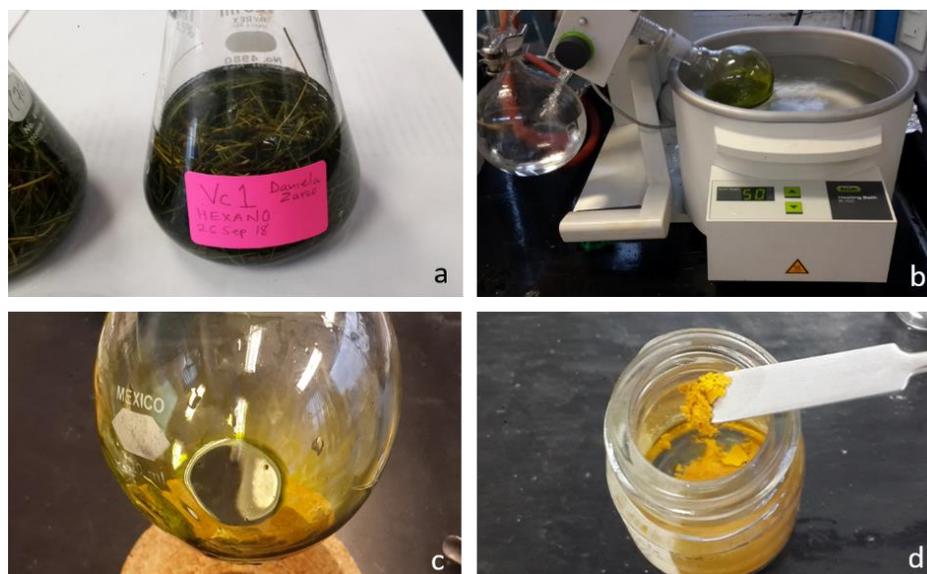


Figura 13. a) hojas en maceración, b) solución en rotavapor, c) concentrado, d) extracto seco.

6.2.5.2 Cromatografía de capa fina

De cada extracto obtenido se disolvieron 20 mg en 0.2 ml del solvente con el que fueron obtenidos (Hx, AcOEt o MeOH) y con ayuda de una micropipeta se aplicaron 2 μ l de esta dilución sobre una placa de gel de sílica 60 (fase estacionaria) de 5 x 8 cm. Todas las muestras con el mismo solvente se aplicaron sobre el extremo de una misma placa, con separaciones de un centímetro.

Posteriormente cada una de las tres placas se introdujo de manera independiente en una cubeta cromatográfica a la que previamente se le añadió un eluyente (fase móvil). El eluyente fue distinto para cada placa y se determinó a partir de numerosas pruebas: para la placa de Hx consistió en una combinación de hexano-acetato de etilo en proporción 9:1, para la de AcOEt fue hexano-acetato de etilo en proporción 8:2, y para la de metanol se utilizó metanol al 100%.

Una vez que el eluyente ascendió por capilaridad hasta el extremo opuesto a las muestras, la placa se extrajo de la cubeta, y tras dejar evaporar el disolvente se observó bajo tres reveladores para observar las manchas de los metabolitos: luz blanca, lámpara de UV, y usando un agente químico revelador (fig. 14). Como revelador químico se probaron tres agentes: sulfato cérico, que es un revelador muy generalista, vainillina, que facilita la visualización de terpenos, y cloruro férrico, que facilita la observación de fenoles; finalmente se utilizó la Vainillina porque permitió ver los metabolitos con mayor claridad.



Figura 14. a) viales con diluciones de extractos, b) introducción de la placa en la cubeta cromatográfica, c) placa lista para ser revelada.

6.3 Evaluación de la relación *Baronia brevicornis* – Complejo *Vachellia macracantha*

6.3.1 Localidades adicionales

Para conocer la relación de *Baronia* con *V. campechiana* (Vc) y *V. pennatula* (Vp) se seleccionaron poblaciones alopátricas de cada especie de planta complementarias a las utilizadas en la sección anterior. Para Vc se seleccionaron tres nuevas, una a las faldas del Cerro del Higuerón ubicado sureste de la comunidad de Jojutla, otra al este de la comunidad de Las bóvedas en Tlaquiltenango, y otra más al este del poblado Valle de Vázquez, también en Tlaquiltenango. Para Vp se eligieron dos localidades más, una sobre el cerro El Chalchi al sur de Tepoztlán, y

otra cerca de Oacalco en el tramo de la autopista Oacalco-Tepoztlán, en Yautepec (tabla 4). El proceso para la selección de los sitios alopatricos se muestra en la página 39.

Tabla 4. Localidades de muestreo para evaluar la relación entre *Baronia brevicornis* y el complejo *Vachellia macracantha*.

Especie	Localidad	Municipio	Georreferencia	msnm	Tipo de Vegetación
Vc y Vp (Sim)	El limón	Tepalcingo	18°31'50.61" N, 98°56'13.42" O	1200-1400	SBC perturbada con vegetación secundaria
Vc (Alo)	Quilamula	Tlaquiltenango	18°31'21.49" N, 99°01'54.80" O	1130	Vegetación secundaria de SBC
	Cerro del Higuerón	Jojutla	18°35'37.64" N, 99°08'28.37" O	939	Vegetación secundaria de SBC
	Las bóvedas	Tlaquiltenango	18°33'33.87" N, 99°06'56.62" O	963	Vegetación secundaria de SBC
	Valle de Vázquez	Tlaquiltenango	18°31'56.67" N, 99°05'08.69" O	1011	Vegetación secundaria de SBC
Vp (Alo)	Chamilpa	Cuernavaca	18°59'05.27" N, 99°13'56.79" O	1920	Transición de SBC-BT
	Cerro El Chalchi	Tepoztlán	18°58'42.79" N, 99°06'34.15" O	1910	BT con elementos de SBC
	Oacalco	Yautepec	18°56'25.88" N, 99°02'38.36" W	1340	SBC con elementos de BT

6.3.2 Muestreo de orugas de *Baronia brevicornis* sobre plantas de *Vachellia*

Para estimar el uso que *Baronia brevicornis* le da a cada grupo de *Vachellia*, así como determinar la selectividad en la zona simpátrica, se contaron las orugas presentes sobre árboles de *V. pennatula*, *V. campechiana* e individuos atípicos presentes en las ocho zonas de muestreo antes mencionadas, siendo cuatro poblaciones alopatricas de *V. campechiana*, tres de *V. pennatula* y la zona simpátrica de El limón. Los conteos se llevaron a cabo durante el mes de julio del 2019 y consistieron en lo siguiente:

se seleccionaron cuatro ramas por cada planta, una en dirección a cada punto cardinal, y se contaron el número de orugas sobre un metro en cada una (fig. 15a). Las orugas son bastante características de la especie, y son muy conspicuas gracias a la estructura protectora que forman con las hojas de la planta hospedera (fig. 15b). Las estructuras protectoras sin orugas en su interior también fueron consideradas en el conteo como una oruga, pues debieron pertenecer a individuos que sí se alimentaron de la planta, pero que la abandonaron para pupar.

Este procedimiento se realizó sobre 10 plantas con PAB mayor a 20 cm en cada localidad alopatrica tanto de *V. campechiana* como de *V. pennatula*. En las localidades en donde ya se había colectado para el análisis botánico (Quilamula y Chamilpa) se tomaron en cuenta 10 de los individuos etiquetados previamente. En la zona simpátrica de El limón se revisaron 65 individuos de *V. campechiana*, nueve de *V. pennatula* y cinco de individuos con morfología atípica. Se procuró que la cantidad de plantas por grupo en esta zona reflejara su abundancia en el campo. La mayoría ya habían sido muestreadas y etiquetados con anterioridad, y otras más fueron seleccionadas al azar.

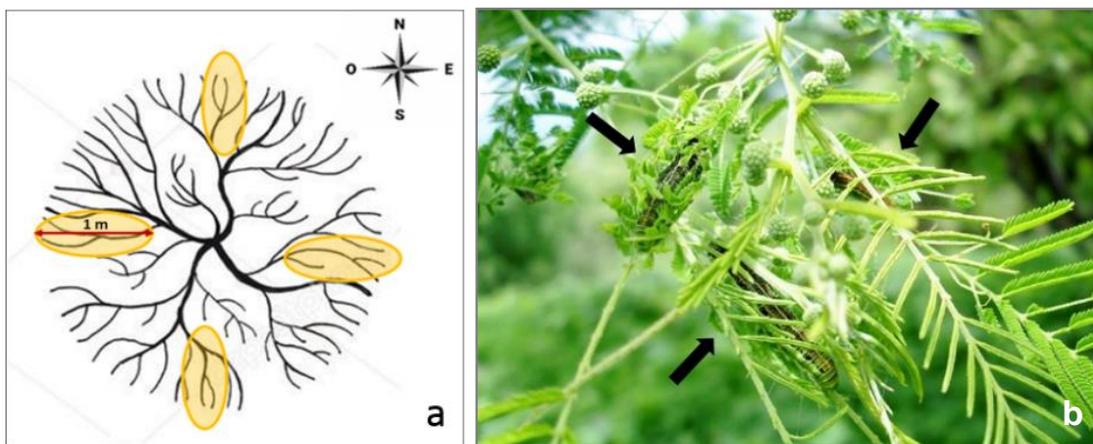


Figura 15. a) Esquema de modelo de selección de ramas para conteo de orugas de *Baronia brevicornis*; b) orugas de *Baronia* dentro de su estructura protectora. Foto: L. Legal, J. Albre y Ó. Dorado, 2007.

6.3.2.1 Análisis estadísticos

Para conocer qué tan diferentes eran las cantidades de orugas que encontramos entre grupos de plantas y entre zonas, se utilizó el programa STATISTICA (StatSoft, 2002) para realizar un análisis de varianza no paramétrico de grupos independientes, Kruskal-Wallis, así como un Análisis de Comparación Múltiple.

Para evaluar la selectividad de la planta hospedera de *Baronia*, se realizó una prueba de Ivlev (1961), que es considerada como un adecuado estimador de las preferencias alimenticias (Krebs, 1989). Se utilizó la frecuencia relativa de cada grupo vegetal en el área simpátrica como la oferta (o_i), y la cantidad de orugas sobre cada grupo como la demanda (d_i). Un grupo es preferido cuando constituye una proporción en la dieta mayor que la disponible en el ambiente (selectividad), rechazado cuando ocurre lo contrario, y consumido al azar (oportunismo) cuando su proporción en la dieta es similar a la existente en el ambiente (Krebs, 1989). Se utilizó la fórmula de Ivlev ($E = d_i - o_i / d_i + o_i$) que arroja un valor entre -1 y 1, que son el máximo rechazo y la máxima preferencia, respectivamente. Para la interpretación de estos resultados, sería considerado como seleccionado a un grupo de planta cuando los valores de E fueran ≥ 0.7 y rechazado cuando los valores fueran ≤ -0.7 , el resto se consideraría como alimentación oportunista (Franzel y Farji-Brener, 2000).

7. RESULTADOS

7.1 Estudio de plantas atípicas de *Vachellia*

7.1.1 Marcadores morfométricos

Se obtuvieron todas las estructuras en buen estado, tanto vegetativas como florales, para 82 de las 175 plantas muestreadas, de las cuales, 33 corresponden a *V. campechiana* (24 de la zona simpátrica y 9 de la alopátrica), 38 a *V. pennatula* (28 de la zona simpátrica y 10 de la zona alopátrica) y 11 de individuos atípicos (zona simpátrica).

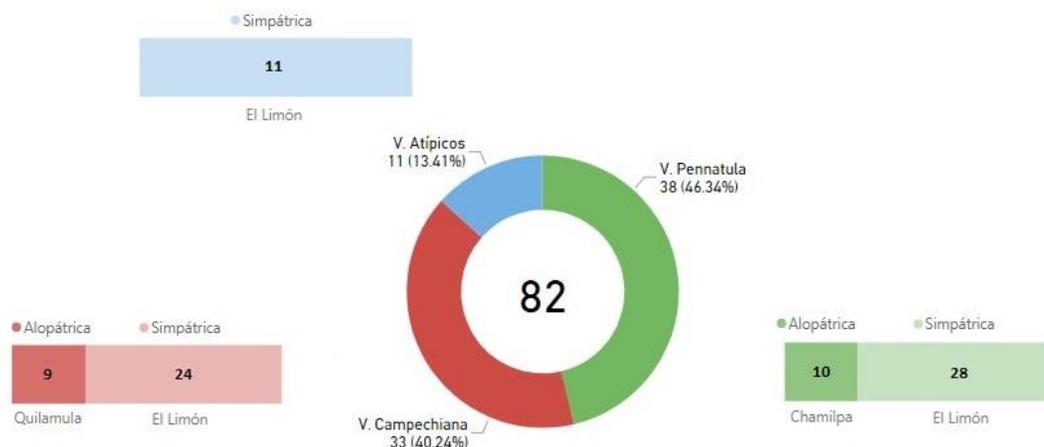


Figura 16. Proporción de los individuos de cada grupo y zona incluidos en los análisis de morfometría.

El ACP basado en las 12 variables, mostró que los dos primeros componentes concentran el 79% de la varianza total (74% y 5% respectivamente). De los 12 caracteres, ninguno mostró un nivel de importancia significativamente mayor para determinar el componente del primer eje.

En el gráfico (fig. 17) se puede observar a los individuos de *V. campechiana* (Vc) y *V. pennatula* (Vp) bien separados entre sí a lo largo del eje principal 1 (PC1), y a la mayoría de las plantas atípicas (Vx) distribuidas en medio de ellas. La homogeneidad de los valores de

importancia para las variables en el PC1 (que concentra el 75% de la varianza), refleja que se trata de un eje determinado por tamaño, representando hacia los valores negativos a los individuos con estructuras de menor tamaño y de manera contraria hacia los valores positivos. En el eje del PC2 (5% de la varianza) no se separan los grupos.

En el caso de *V. pennatula* no se observa una separación entre los individuos de la zona simpátrica (Sim) y la zona alopátrica (Alo), y en *V. campechiana* es posible observar a los ejemplares de la zona alopátrica distribuidos hacia los valores negativos más grandes del primer eje, es decir, se observa una pequeña diferencia entre los tamaños de los individuos de las zonas simpátricas y alopátricas.

A su vez, en el ANOVA realizado con los valores del PC1 para cada individuo, sí se observaron diferencias significativas ($F_{2, 79} = 312.85$, $p < 0.0001$) entre los tres grupos (Vc, Vp y Vx).

El AFD en el que se consideró a los individuos de las poblaciones alopátricas como grupos distintos, arrojó que los rasgos más importantes para separar los grupos (Vc-Sim, Vc-Alo, Vp-Sim, Vp-Alo y Vx-Sim) fueron la pubescencia (Pub) ($f = 28.54$, $p = 0.000$) y el par de pinnas (PPin) ($f = 5.46$, $p = 0.000$), seguidos por el largo del pedúnculo (LPed) ($f = 4.81$, $p = 0.001$), diámetro de la inflorescencia (DInf) ($f = 3.40$, $p = 0.013$) y el grueso del pedúnculo (GPed) ($f = 3.10$, $p = 0.02$).

De acuerdo con la matriz de clasificación del AFD, el 82% de las observaciones de Vx se clasificaron correctamente, es decir, coincidieron con nuestra clasificación taxonómica inicial como individuos atípicos intermedios (anexo 2). Dos individuos correspondientes al 18% restante, fueron clasificados en Vc-Alo y Vp-Sim respectivamente (anexo 3). Las distancias de Mahalanobis, que miden la separación entre los centros de los grupos, mostraron al grupo Vx más cercano a las poblaciones simpátricas de Vp y Vc en comparación con las alopátricas (tabla 5), y a su vez, un poco más cercano a las poblaciones de Vp que de Vc. Los grupos más cercanos entre sí son las poblaciones Vp-Sim y Vp-Alo. Estas relaciones pueden observarse en el gráfico de dispersión (fig. 18).

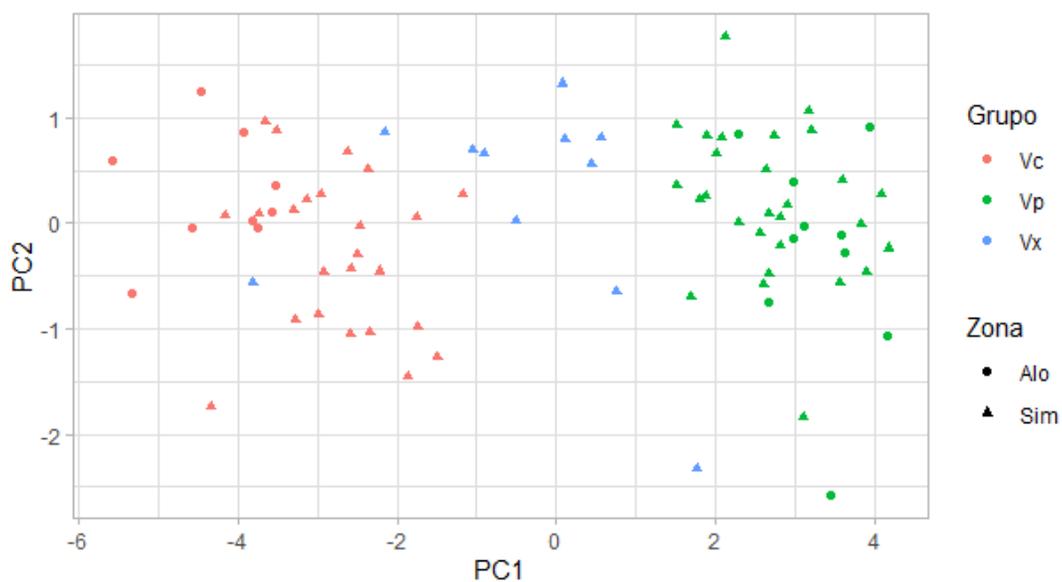


Figura 17. Gráfico de CP1 vs CP2 del ACP evaluando los 12 rasgos para 33 individuos de *V. campechiana*, 38 de *V. pennatula* y 11 individuos atípicos.

Tabla 5. Distancias de Mahalanobis al cuadrado entre grupos de plantas.

Distancias Cuadradas de Mahalanobis					
	Vc Sim	Vc Alo	Vp Sim	Vp Alo	Vx Sim
Vc Sim	0.00000	26.44470	84.52718	87.36532	32.78944
Vc Alo	26.44470	0.00000	93.87538	97.49991	38.50037
Vp Sim	84.52718	93.87538	0.00000	7.26975	21.02474
Vp Alo	87.36532	97.49991	7.26975	0.00000	22.15726
Vx Sim	32.78944	38.50037	21.02474	22.15726	0.00000

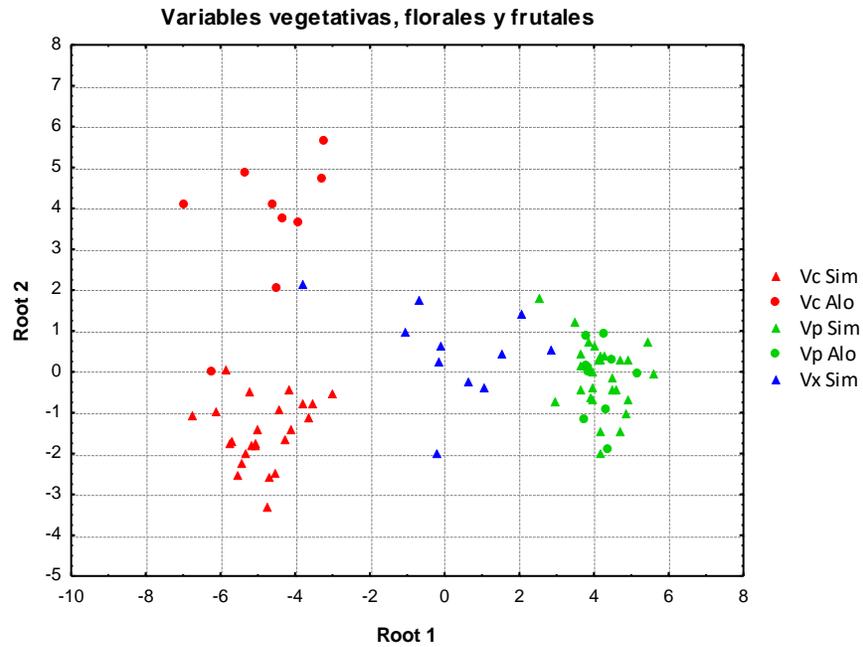


Figura 18. Gráfica de dispersión usando los 12 rasgos para 24 individuos de *V. campechiana* simpátrica, 9 de *V. campechiana* alopátrica, 28 de *V. pennatula* simpátrica, 10 de *V. pennatula* alopátrica y 11 individuos atípicos.

7.1.2 Marcadores químicos

Se caracterizaron los perfiles químicos de *V. campechiana*, *V. pennatula* e individuos atípicos mediante CCF con tres diferentes extractos. A continuación, se muestran las placas con los perfiles de un representante de cada grupo, revelados con vainillina y observados bajo luz UV de 365 y 454 nm. Como se puede observar en las figuras 19, 20 y 21, no se encontraron marcadores cualitativos (manchas en las placas) o cuantitativos (intensidad de manchas) diferenciales entre *V. campechiana* (Vc) y *V. pennatula* (Vp) en ninguno de los tres extractos; es decir que, al menos a este nivel de estudio, no es posible diferenciar una especie de la otra. Tampoco se encontraron cambios entre estas especies y los individuos atípicos (Vx), que no presentaron ausencias o novedades.

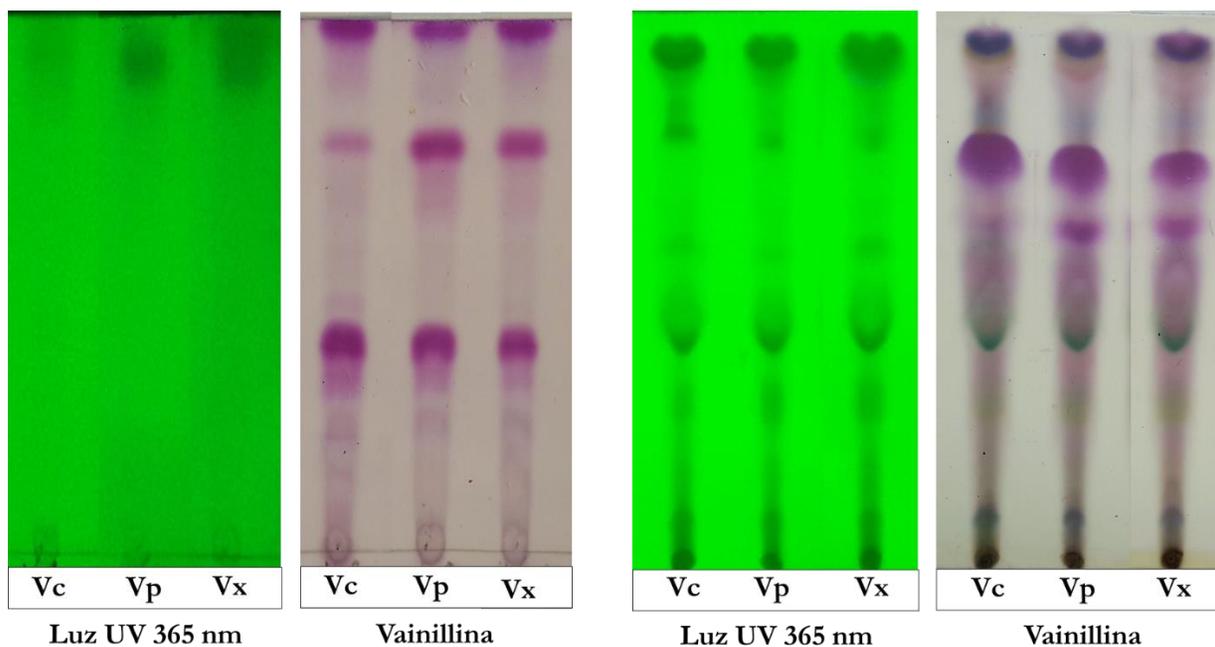


Figura 19. Caracterización del extracto de Hx.

Figura 20. Caracterización del extracto de AcOEt.

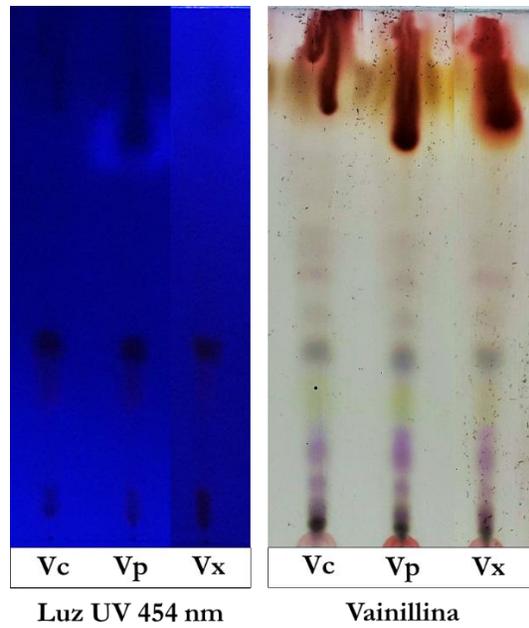


Figura 21. Caracterización del **extracto de MeOH**.

Por otro lado, como se muestra a continuación en la figura 22 de una placa de extracto hexánico, sí se observaron claras diferencias tanto cualitativas como cuantitativas entre el complejo *V. macracantha* (Vc, Vp y Vx) y los dos grupos externos: *V. farnesiana* (Vf) y *S. riparia* (Sr).

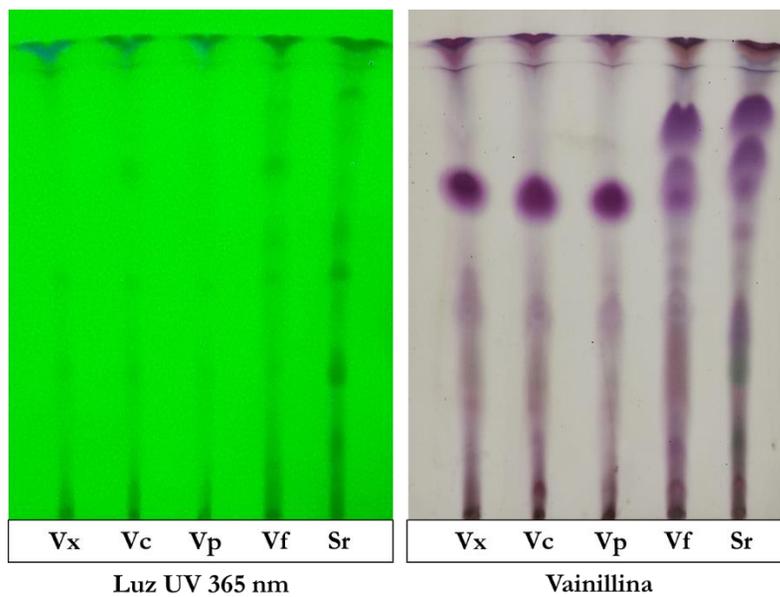


Figura 22. Caracterización del **extracto de Hx** con los grupos externos.

7.2 Evaluación de la relación *Baronia brevicornis* – Complejo *Vachellia macracantha*

Durante las visitas a la población simpátrica del Ejido de El Limón, se revisaron 85 plantas, de las cuales, 65 fueron clasificadas en campo como *V. campechiana*, nueve como *V. pennatula* y once como individuos atípicos. Considerando todos los individuos revisados por grupo, el promedio de orugas por planta fue de 11.2 para *V. campechiana*, habiendo registrado orugas en el 53.8% de los individuos; para el grupo *V. pennatula* el promedio fue de 19.8, con orugas en el 88.8% de los individuos examinados; y el promedio para las plantas atípicas fue de 11, con *Baronia* presente en el 72.7% de los individuos. Tomando en consideración únicamente a las plantas que sí presentaron orugas, el promedio de orugas por planta para *V. campechiana* fue de 20.8, para *V. pennatula* de 22.3, y 15 para los individuos intermedios (fig. 23). El menor número de orugas encontrado en las plantas de *V. campechiana* con presencia de *Baronia* fue de uno, y el máximo de 86; en *V. pennatula* el menor fue de uno y el mayor de 63; y para los atípicos el menor fue de cuatro y el mayor de 16 (fig. 24).

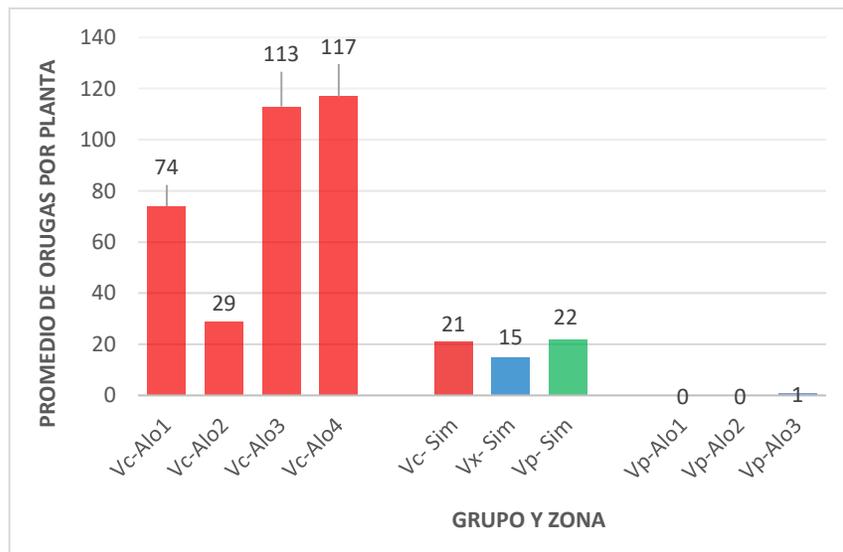


Figura 23. Gráfica de promedios de orugas por planta para cada grupo de la población simpátrica y las poblaciones alopátricas de *V. campechiana* y *V. pennatula*.

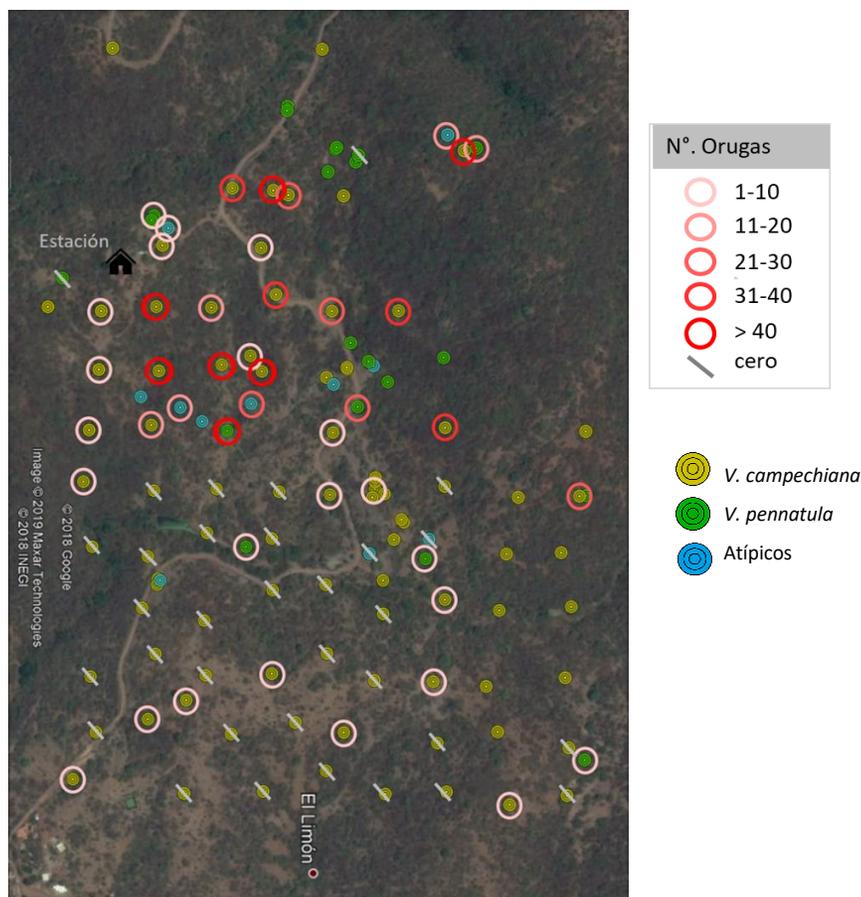


Figura 24. Representación del número de orugas de *Baronia* por planta de *Vachellia* en la población simpátrica de El Limón.

Para las poblaciones alopátricas de *V. campechiana* se revisaron un total de 38 plantas, 10 para Quilamula, Cerro del Higuierón y Las Bóvedas respectivamente, y ocho para Valle de Vázquez. El 100% de las plantas revisadas presentaron orugas (o “cocones”) de *Baronia*. La población que tuvo el mayor promedio de orugas por planta fue Valle de Vázquez, con 117; seguida por Las Bóvedas con 113; Quilamula con 74, y Cerro del Higuierón con 29. El número más bajo de orugas por planta en Valle de Vázquez fue de 42 y el más alto de ~200; en Bóvedas, el más bajo fue 21 y el más alto de ~200; en Quilamula el más bajo fue 37 y el más alto de 117; mientras que, en el Cerro del Higuierón, el más bajo fue 17 y el más alto 47. El promedio de orugas por planta para las poblaciones alopátricas de *Vc* fue de 81.

A su vez, se revisaron 30 plantas de las tres poblaciones alopátricas de *V. pennatula*, 10 en cada una. *Baronia* estuvo ausente en el 100% de las plantas de Chamilpa y el cerro El Chalchi,

sin embargo, en la población de Oacalco se observó un “cocon” de *Baronia* en un par de plantas respectivamente.

Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre el “uso” de Vc, Vp y Vx por *Baronia* en la zona simpátrica ($H_2, N=85=3.84, p=0.14$), sin embargo, sí hubo diferencias significativas entre éstas y las poblaciones alopátricas ($H_4, N=153=90.39, p=0.00$) (fig. 25).

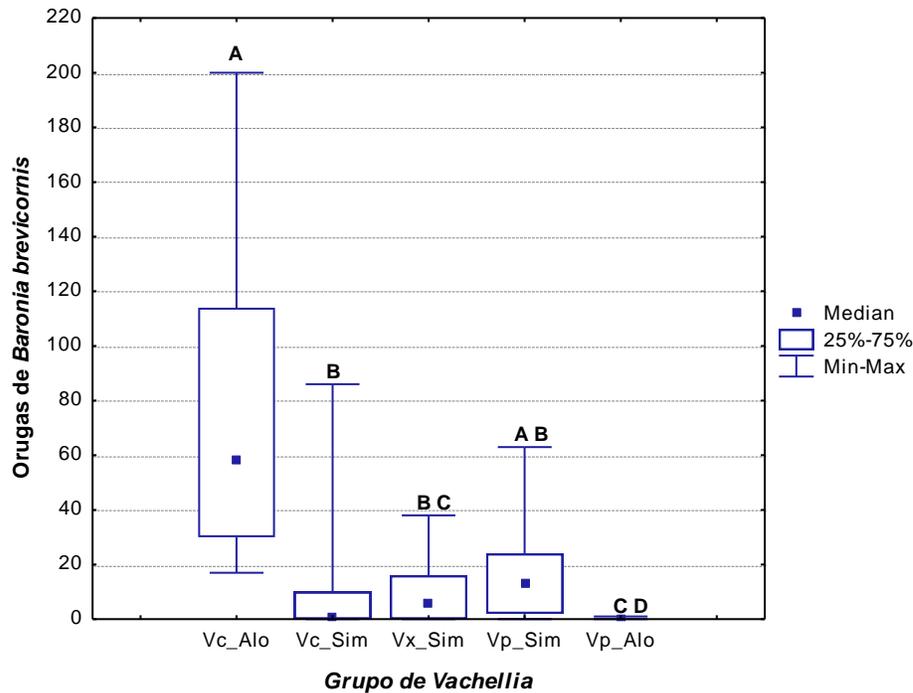


Figura 25. Uso de Vc y Vp alopátricas y Vx, Vc y Vp simpátricas por *Baronia* en el estado de Morelos.

De acuerdo con la evaluación de selectividad (índice de Ivlev) en la zona modelo de estudio, El limón, *Baronia brevicornis* se alimenta de forma oportunista tanto de *V. campechiana* como *V. pennatula* e individuos atípicos; es decir, que los aprovecha en proporción con su disponibilidad en el medio (fig. 26), con una ligera preferencia (no significativa) hacia *V. pennatula*. La disponibilidad proporcional de las plantas hospederas fue de 82% para Vc, 11% para Vp y 6% para Vx, y el uso proporcional por *Baronia* fue de 75%, 19% y 6% respectivamente.

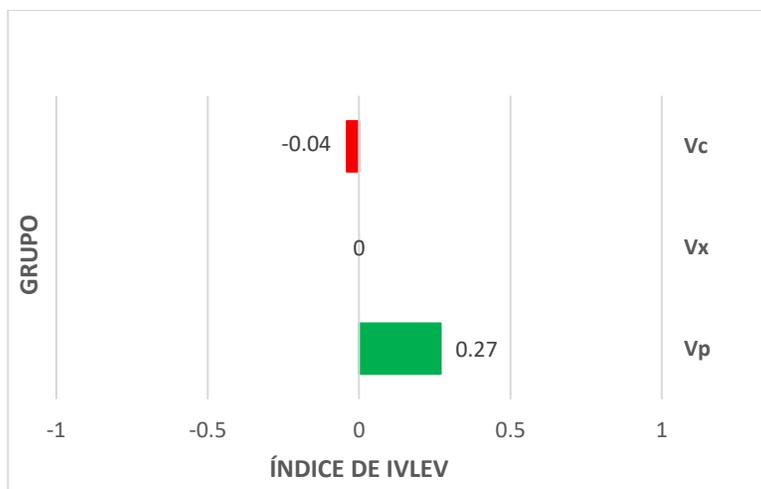


Figura 26. Selectividad de planta hospedera por *Baronia* en la localidad de El limón. Cuando un valor es ≥ 0.7 se considera que el grupo en cuestión está siendo seleccionado como hospedero, cuando el valor es ≥ -0.7 se considera un rechazo hacia el grupo como hospedero, y valores intermedios se considera alimentación oportunista.



Figura 27. Orugas de *Baronia brevicornis* sobre *Vachellia pennatula* en la localidad de El limón; **a)** se indican con una flecha las estructuras de protección de las orugas (“cocones”) en una rama de aproximadamente 50 cm; **b)** “cocon” cerrado con una oruga dentro; **c)** acercamiento de una oruga.

8. DISCUSIÓN

8.1 Estudio de plantas atípicas de *Vachellia*

V. campechiana y *V. pennatula*, especies filogenéticamente hermanas, son claramente diferenciables con base en diversos caracteres vegetativos, así como de flores y frutos (fig. 17 y 18). Es interesante ver que dichos rasgos son suficientes para ver esta separación aún sin incluir a las espinas, uno de los rasgos que suele utilizarse en estudios similares dentro del género (Seigler y Ebinger, 1988; Ebinger y Seigler, 1992; Seigler y Ebinger, 1995, 2012, 2013), y que se utiliza frecuentemente para distinguir entre estas especies en las descripciones taxonómicas (Dorado, 1983; Rico-Arce, 2007).

La ubicación de los individuos atípicos dentro del PCA (fig. 17), evidencia que éstos sí presentan una morfología intermedia entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, particularmente en el tamaño de sus estructuras. Esto coincide con lo percibido en la naturaleza, confirmando la complejidad para circunscribirlos de manera concisa en alguna de las dos especies, y sugiriendo la conformación de otro grupo de plantas, que, de hecho, es estadísticamente distinto (valores de ANOVA: $F_{2, 79} = 312.85$, $p < 0.0001$).

A nivel químico no se detectaron marcadores útiles para diferenciar entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, y tampoco se observaron elementos diferenciales entre éstas y las plantas atípicas. Es decir que, en este nivel de estudio, los tres grupos son iguales, y, por lo tanto, no es posible establecer relaciones entre ellos. Aunque la CCF es una metodología para conocer de manera general el perfil químico, ha sido utilizado en numerosos linajes de plantas para la detección exitosa de híbridos (Alston y Turner, 1961; Mc Hale y Alston, 1964; Levin, 1966; Hill y Rogers, 1973; Palacios y Bravo, 1981; Naranjo-Poggio y Zeiner, 1983; Dawar *et al*; Orians, 2000); sin embargo, ya se han observado anteriormente algunos ejemplos en que especies cercanas filogenéticamente, muestran un perfil químico idéntico, al menos a este nivel exploratorio (Reyes-Chilpa, comunicación personal).

Retomando los marcadores morfométricos, podemos destacar que los individuos atípicos sí presentar una morfología intermedia. Esta morfología en plantas puede tener diversas explicaciones (Rieseberg y Wendel, 1993), como la ancestría compartida, la existencia de una nueva especie, convergencia evolutiva, plasticidad fenotípica (Ross *et al.*, 2005), o un proceso de hibridación (Rieseberg y Wendel, 1993). La **ancestría compartida** implicaría que las plantas atípicas representan restos de una población ancestral a partir de la cual se originaron *V. campechiana* y *V. pennatula*, y por lo tanto, muestran rasgos de las dos especies derivadas; sin embargo, esta hipótesis resulta poco robusta debido -principalmente- a que, de acuerdo con Dorado (comunicación personal), se han observado otros individuos con morfología atípica intermedia entre *V. campechiana* y *V. pennatula* en al menos dos localidades más en donde convergen estas dos especies. Una de las localidades corresponde a “La nopalera” en el municipio de Yautepec, en Morelos, y la otra al oeste del estado de Jalisco (Dorado, comunicación personal). Resulta muy poco probable que se esté llevando a cabo el mismo proceso evolutivo de diversificación en dos lugares al mismo tiempo, sobre todo en áreas con una gran separación geográfica. Por otro lado, un proceso de **convergencia evolutiva** significaría que las plantas atípicas presentan morfología intermedia por crecer en ambientes intermedios de los típicos para *V. campechiana* y *V. pennatula* (por ejemplo, con altitud, temperatura y/o humedad intermedia); sin embargo, aunque pueden existir importantes diferencias ambientales entre las poblaciones alopátricas de estas especies, en poblaciones simpátricas, como El limón, se les encuentra creciendo bajo las mismas condiciones, incluso se pueden ver individuos de V_c creciendo contiguos a V_p , y lo mismo ocurre con los V_x (esto puede observarse en el mapa de la página 60, figura 24). En otras poblaciones simpátricas como “La nopalera”, tampoco es evidente una diferenciación entre el microhábitat de los individuos. Por esta misma razón descartamos la hipótesis de **plasticidad fenotípica**, que implicaría que los individuos atípicos en realidad pertenecen a *V. campechiana* o *V. pennatula*, pero expresan una morfología difetente como resultado de un ajuste a las condiciones ambientales.

La existencia de una **nueva especie**, aunque es posible, resulta muy poco probable por la baja abundancia de los individuos, y a que no presentan un patrón morfológico bien definido.

En este sentido, existen diversas razones para considerar a la **hibridación** como hipótesis más robusta y parsimoniosa para explicar a los individuos intermedios entre *V. pennatula* y *V. campechiana*. Por un lado, existen numerosos antecedentes de hibridación dentro del género *Vachellia*, particularmente entre las especies neotropicales del grupo mirmecófilo y las del complejo *V. macracantha* (Janzen, 1974; Ebinger y Seigler, 1992; Seiger y Ebinger, 1988, 1995, 2012, 2013; Casiva *et al.*, 2004). La frecuencia de este proceso podría sugerir barreras reproductivas débiles dentro del género, particularmente porque, de acuerdo con la evaluación de Gómez-Acevedo y cols. (2010), el complejo *V. macracantha* es el más reciente dentro del género (4.57 ± 2.14 ma), seguido por el grupo *V. acuífera* (5.42 ± 2.08) y las mirmecófilas (5.44 ± 1.93 ma). Esto podría ser evidencia de que aún no existe un fuerte reforzamiento de las barreras reproductivas, permitiendo el flujo génico horizontal en estos grupos. De hecho, la hibridación podría ser un importante proceso de especiación en las vachellias; en más de una ocasión se ha especulado que este proceso es el posible origen de algunas especies como *V. mayana* (Janzen, 1974).

Por lo tanto, es muy probable que exista compatibilidad de cruza entre especies hermanas, como *V. pennatula* y *V. campechiana*. Otro punto a favor de la hibridación es que los individuos intermedios sólo se han observado en zonas de simpatria entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, y a diferencia de procesos como la convergencia evolutiva, la hibridación puede llevarse a cabo en lugares diferentes al mismo tiempo con resultados similares entre sitios (Seigler y Ebinger, 1995). Adicionalmente, *V. campechiana* y *V. pennatula* son sincrónicas en al menos dos meses de su floración, aumentando las probabilidades de cruza cuando están cerca.

A su vez, la cruza entre híbridos y padres (introgresión), podría explicar por qué algunos individuos intermedios son muy parecidos a algún parental (fig. 18); pues es frecuente observar una intergradualidad entre parentales a nivel morfológico derivada de retrocruzas (p. ej. Johnston, 1975, Rushton, 1993; Ferreyra *et al.*, 2013). De acuerdo con el AFD, el 82% de los individuos clasificados morfológicamente en campo como atípicos intermedios, efectivamente corresponden a este grupo, mientras que uno de los individuos mostró un 98% de probabilidades de pertenecer a *V. campechiana*, y otro 97% de pertenecer a *V. pennatula* (anexo 2). Teóricamente, existen dos posibles explicaciones: que se trate de un error en la

identificación morfológica inicial, o que son plantas resultantes de un proceso de introgresión (F2, F3...). Sin embargo, debido al alto grado de concordancia, la primer hipótesis resulta la más parsimoniosa, y deberá revisarse posteriormente.

En este caso, los taxa no son fácilmente distinguibles con base en uno o algunos caracteres particulares, y es el conjunto de ellos lo que los separa, particularmente el tamaño de las estructuras. Esto contrasta con otros casos de hibridación en *Vachellia*, particularmente entre especies mirmecófilas y no mirmecófilas, en donde la presencia/ausencia de un carácter (como los cuerpos de Beltian presentes en vachellias mirmecófilas y ausentes en las no mirmecófilas) funcionan naturalmente como marcador diferencial (p. ej. Seigler y Ebinger, 2013). La pubescencia es probablemente el rasgo diferencial más conspicuo entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, ya que en *V. campechiana* esta prácticamente ausente, a diferencia de *V. pennatula* en donde le da un aspecto aterciopelado y blanquecino a todas sus estructuras. De hecho, la pubescencia ha sido uno de los rasgos más importantes para advertir la participación de *V. pennatula* en hibridación con especies glabras del grupo mirmecófilo cuando éstas comparten distribución (Seigler y Ebinger, 1995).

De acuerdo con Seigler y Ebinger (1988), los únicos que ha evaluado las relaciones dentro del complejo *V. macracantha*, los taxa del complejo presentes en el estado de Morelos son las subespecies nominales (típicas) *V. campechiana campechiana* y *V. pennatula pennatula*, y no las subespecies *V. c. boughii* y *V. p. parvicephala* (pág. 23). Al comparar nuestros datos morfométricos con las descripciones de Seigler y Ebinger (1988), los grupos que definimos como *V. campechiana* y *V. pennatula*, efectivamente coinciden con las subespecies típicas, con excepción de la pubescencia en *V. pennatula*, que en la mayoría de los individuos revisados, la pubescencia fue de color blanquecina-gris, como *V. p. parvicephala*, y no verde-amarillenta como *V. p. pennatula*. La posibilidad de que los individuos intermedios correspondan a alguna de las subespecies *V. c. boughii* o *V. p. parvicephala* es poco factible, ya que su distribución está señalada a zonas de simpatria de las formas típicas de cada especie con *V. macracantha*, situación que no ocurre en Morelos. Además, para que correspondieran a *V. c. boughii*, la única diferencia que tendrían que mostrar con *V. campechiana* sería estructuras cubiertas de densa pubescencia blanquecina, y no diferencia de tamaño. *V. p. parvicephala* presenta una densa pubescencia con

pelos cortos y enmarañados, condición que tampoco coincide el tipo de pubescencia en nuestros intermedios, en donde los pelos se observaron bien separados, y sólo un individuo presentó una pubescencia tan densa como los individuos menos pubescentes de *V. pennatula*.

Cuando existe una mayor cercanía morfológica de los híbridos con uno de los parentales, como ocurre en este caso con *V. pennatula* (fig. 18, tabla 5), podría significar que está sucediendo un proceso de retro cruza entre los híbridos y el parental en cuestión. En este caso, la baja abundancia de *V. pennatula* en la zona en contraste sugiere que este proceso es poco probable, ya que un polinizador que visitó una planta híbrida tendría mayores probabilidades de visitar después o haber visitado antes una de *V. campechiana*. Por otro lado, podría tratarse de un caso de dominancia genética, en donde los rasgos de *V. pennatula* se expresen sobre los de *V. campechiana*; esto podrá corroborarse mediante estudios moleculares que permitan determinar la carga genética de los híbridos y la generación a la que pertenecen.

Algunos casos de hibridación artificial con intermediación morfológica en los híbridos, particularmente entre vachellias africanas con importancia económica, han sido corroborados con marcadores moleculares, demostrando que la morfometría es un buen indicador de este proceso (Le *et al.*, 2016; 2017); sin embargo, también demuestran la importancia de los análisis moleculares para detectar retrocruzas de híbridos, sobre todo de generaciones avanzadas que pueden ser muy similares a alguno de los padres, más aún si los parentales presentan una elevada variación morfológica. Por lo tanto, consideramos necesaria la realización futura de análisis moleculares que respalden los resultados aquí presentados.

8.2 Evaluación de la relación *Baronia brevicornis* – Complejo *Vachellia macracantha*

La identidad de la planta hospedera de *Baronia brevicornis* se ha visto cuestionada en los últimos años para algunas poblaciones debido a las dificultades que existen para circunscribir algunas plantas de las especies del complejo *V. macracantha*, especialmente bajo la sospecha de posibles procesos de hibridación en los que ha estado involucrado dicho complejo (Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014;). En el estado de Morelos, esto se ve reflejado particularmente por la observación de plantas con morfología atípica intermedia entre plantas de estas vachellias. De acuerdo con

nuestros resultados para la zona modelo de estudio, El limón, las plantas de las que se alimenta *B. brevicronis* corresponden a tres grupos morfológicamente distintos: *V. campechiana*, *V. pennatula* y aparentes híbridos entre éstas.

Hasta el momento, solo se había registrado a *V. pennatula* como planta hospedera para la subespecie *B. b. rufodiscalis*, en San Fernando, Chiapas (León-Cortés *et al.*, 2004). La ausencia de *V. campechiana* en este sitio podría sugerir que *Baronia* utiliza a *V. pennatula* como alternativa cuando no está presente su planta hospedera “original”. Esto cobra más sentido si consideramos que la población de *Baronia* de San Fernando, pudo ser resultado de introducción artificial (Machkour-M'Rabet *et al.*, 2014), y bajo este escenario, los individuos pioneros habrían encontrado un recurso similar que les permitió establecerse. Sin embargo, nuestros resultados indican que las orugas también se alimentan de *V. pennatula* aún en presencia de *V. campechiana*. Algunas plantas de *V. pennatula* presentaron una cantidad de orugas igual, y otras incluso mayor, que algunos individuos de *V. campechiana*. Y aunque no se encontró un nivel de selección significativo con el índice de Ivlev hacia alguno de los grupos (Vc, Vp y Vx) (fig. 26), es un hallazgo notable que *V. pennatula* haya sido ligeramente “preferida” ($E = 0.27$) sobre *V. campechiana* ($E = -0.04$), aún con una abundancia casi ocho veces menor. Esta no selectividad hacia *V. campechiana* también descarta que *Baronia* utilice a *V. pennatula* solo como alternativa cuando la planta hospedera “original” se encuentra saturada, ya que casi la mitad de los individuos de *V. campechiana* en El limón, no presentaron evidencia de orugas.

Por otro lado, la concentración de orugas sobre *V. campechiana* en áreas alopatricas fue notablemente mayor que en El limón (fig. 25), con una ocupación del 100% de las plantas revisadas. Esto podría estar relacionado con la composición de la vegetación, ya que a diferencia de las áreas alopatricas en donde las cubateras están conformadas casi exclusivamente por *V. campechiana* en parches muy densos, en El limón las plantas hospederas crecen en un área más amplia y de forma más dispersa, con algunos elementos de SBC en el medio. Esta comparación coincide con la de León-Cortés y cols. (2004) entre las cubateras de Guerrero y San Fernando, Chiapas: mientras que en Guerrero los parches de *V. campechiana* son más densos y con plantas uniformemente distribuidas, en San Fernando los parches de *V. pennatula* están asociados con una mezcla de árboles de SBC y vegetación de matorral, y es en

ésta última en donde observaron una menor densidad de individuos. De hecho, es posible que las cubateras alopatricas de nuestro estudio se encuentren bajo un estado de “arresto sucesional”, pues comprenden asociaciones prácticamente monoespecíficas que impiden el desarrollo de otras especies (Dorado *et al.*, 2010; Dorado *et al.*, 2012). Por lo tanto, el grado de la sucesión ecológica podría tener importantes efectos sobre la idoneidad del hábitat para *Baronia* (León-Cortés *et al.*, 2004), viéndose desfavorecido por estados de sucesión avanzados (con elementos de SBC).

De la misma manera que *V. pennatula*, los individuos intermedios (posibles híbridos) forman parte de la dieta de *Baronia*, un escenario predecible por la similitud química entre éstos y los “parentales” hospederos. Esto contrasta con algunos estudios en donde los híbridos muestran una resistencia mayor hacia la herbivoría por la suma de rasgos defensivos de los parentales o la presencia de novedades químicas (Boecklen y Spellenberg, 1990), y, por otro lado, con la susceptibilidad híbrida, que sucede cuando los híbridos son más atacados por los herbívoros que los “padres” por de la pérdida de rasgos y aptitudes defensivas, o la ganancia de atrayentes (Whitham, 1989; Barker, 1990; Floate y Whitham, 1993; Floate *et al.*, 1993; Ericson *et al.*, 1993; Fritz *et al.*, 1994; Pérez-López *et al.*, 2016) (explicado a detalle en la siguiente sección).

El contenido químico es probablemente el limitante principal en la alimentación de los herbívoros, y nuestros resultados concuerdan con la idea de que éstos tienden a ser especialistas de un perfil químico más que de una especie en particular (oligófagos). Sin embargo, la estructura física de la planta también puede ser un importante limitante, y *V. pennatula* tiene estructuras foliares significativamente más robustas, gruesas y densamente pubescentes que podrían dificultar su consumo por parte de las orugas, sobre todo durante los primeros estadios larvarios. Por lo tanto, consideramos la posibilidad de que las orugas migren a *V. pennatula* en sus últimos estadios, cuando son capaces de comer las hojas más gruesas y pubescentes. Sugerimos nuevos periodos de monitoreo que incluyan los inicios de la temporada de apareamiento de *Baronia*, en búsqueda de huevos y larvas pequeñas sobre *V. pennatula*. También proponemos realizarlo en otras localidades con las mismas condiciones de simpatria, como en la comunidad de El Zapote, en Tlaquiltenango.

Por otro lado, no se encontró ningún indicio de *Baronia* en dos de las tres poblaciones alopátricas de *V. pennatula* que se ubican a ~1800 msnm, pero sí se observaron un par de “cocones” en la localidad de Oacalco ubicada a 1340 msnm. En este sentido, es probable que no encontremos a *Baronia* en poblaciones puras de *V. pennatula* por limitantes geográficas y climáticas (máximo de 1400 msnm según Legal y cols. 2014), más que por la ausencia de una planta hospedera o de *V. campechiana*. Al mismo tiempo, debido a la baja cantidad de “cocones” observados en la localidad de Oacalco, también consideramos la existencia de una cubatera de *V. campechiana* cercana no detectada. En cualquier caso, esto descartaría que las orugas sólo sean capaces de alimentarse de *V. pennatula* en los últimos estadios, y, por otra parte, podría sugerir el inicio de la explotación de una nueva cubatera de *V. pennatula* por *Baronia*.

8.2.1 Implicaciones ecológicas, evolutivas y de conservación

A pesar de que *Baronia brevicornis* es una pieza clave en el entendimiento del origen y evolución de las mariposas a nivel mundial, se han realizado muy pocos estudios para comprender sus limitaciones ecológicas. La mayoría de los realizados hasta el momento corresponden al conocimiento de su historia natural, en donde se ha percibido desde los años 60's como una especie altamente especialista de una única planta hospedera, *V. campechiana*. Nuestros resultados cambian la percepción de esta mariposa como una especie monófaga, no sólo porque es capaz de alimentarse de una especie diferente, sino porque se alimenta de manera oportunista de ambas especies de plantas estando en simpatria. Esto amplía las posibilidades, por ejemplo, de exploración de la distribución de esta mariposa. El uso de *V. pennatula* podría implicar la presencia, aunque limitada, de *Baronia* hacia zonas más conservadas, en donde *V. pennatula* es capaz de crecer con mayor facilidad que *V. campechiana*, además de la posibilidad de ocupar eventualmente áreas de mayor altitud, a donde *V. campechiana* no llega.

Por otro lado, que *Baronia* se alimente de híbridos puede tener implicaciones aún mayores. La hibridación en plantas generalmente produce un amplio mosaico de caracteres, ya sea morfológicos, fisiológicos o químicos (Rieseberg *et al.*, 1993; Orians, 2000; Holeski *et al.*, 2012; LeBoldus *et al.*, 2013; Roe *et al.*, 2014). Estas expresiones fenotípicas pueden incluir rasgos intermedios entre los parentales, rasgos idénticos al de un parental, o rasgos novedosos o

extremos (Rieseberg *et al.*, 1993; Arnold, 1997), y dichas diferencias en la expresión fenotípica pueden tener importantes efectos sobre la distribución y abundancia de los herbívoros asociados (Whitham *et al.*, 1994; Pérez-López *et al.*, 2016). Diversos estudios en poblaciones naturales han evidenciado patrones en la resistencia de las plantas híbridas hacia los herbívoros, y entre los escenarios que podemos encontrar están las hipótesis: **a) aditiva**: cuando los híbridos presentan resistencia intermedia entre los parentales, lo cual implica la herencia aditiva de los rasgos defensivos de los parentales; **b) de susceptibilidad/resistencia dominante**: cuando la resistencia de los híbridos muestra grandes similitudes con uno de los parentales; **c) susceptibilidad híbrida**: cuando las plantas híbridas soportan mayores densidades de herbívoros que los grupos parentales, actuando como sumideros de biodiversidad (Whitham, 1989; Pérez-López-2016); **d) resistencia híbrida**: cuando los híbridos son atacados por una menor densidad de herbívoros que los parentales; y **e) nula**: cuando no existen diferencias en la resistencia entre híbridos y parentales (Boecklen y Spellenberg, 1990). Existen numerosos estudios que señalan a la susceptibilidad híbrida como uno de los escenarios más frecuentes en la naturaleza (Drake, 1981; Sage *et al.*, 1986; Whitham, 1989; Barker, 1990; Floate y Whitham, 1993; Floate *et al.*, 1993; Ericson *et al.*, 1993; Fritz *et al.*, 1994; LeBoldus *et al.*, 2013; Pérez-López *et al.*, 2016), y si bien no existen estudios de este tipo en acacias, Janzen (1974) observó que las formas intermedias entre *A. chiapensis*, una especie mirmecófila, y *A. macracantha*, una especie no mirmecófila, son más dañadas por los herbívoros que las no mirmecófilas, y están muy levemente ocupadas por hormigas (defensa biológica) debido a que sus espinas no son lo suficientemente grandes como las de *A. chiapensis*. Esto contrasta con nuestros resultados que no demuestran diferencias en la selectividad de *Baronia* entre plantas intermedias y parentales, es decir, la hipótesis nula, sin diferencias entre los grupos (p. ej. Fritz *et al.*, 1999; Campbell *et al.*, 2002; Hallgren *et al.*, 2003; Hochwender y Fritz, 2004; Roley y Newman, 2006).

Esto se debe probablemente a que ambas especies parentales están provistas de defensas químicas, mismas que tienen una gran similitud y que fueron heredadas sin cambios a las plantas híbridas. De acuerdo con el análisis de Fritz y cols. (1999) y Cheng y cols. (2011), la hipótesis sin cambios en la resistencia es uno de los cuatro escenarios más frecuentes, seguido por la hipótesis aditiva y la de susceptibilidad dominante, y sólo superado por la susceptibilidad

híbrida. Cabe mencionar que, de acuerdo con las observaciones en campo, esta mariposa podría considerarse el herbívoro con mayores afectaciones sobre este complejo de plantas en la zona de estudio durante su temporada de reproducción, por lo que puede funcionar como un buen indicador de los cambios en los rasgos defensivos. También cabe señalar que la susceptibilidad/resistencia a los herbívoros en las plantas se ha evaluado mediante diferentes métodos en los ejemplos aquí citados; el daño a las plantas, el rendimiento de los herbívoros (densidad, tasa de crecimiento, tiempo de desarrollo, peso, etc.) o la preferencia de los herbívoros, son algunos de ellos. A su vez, se ha observado que los herbívoros especialistas y generalistas difieren en su respuesta a las plantas híbridas (Fritz *et al.*, 1999). Se predice que los especialistas son capaces de alimentarse de cualquier tipo de híbrido (F1, F2, F3...) debido a la ruptura de los mecanismos de resistencia (Whitham *et al.*, 1999), aunque no hay un patrón de respuesta general en la actualidad. Por otro lado, los herbívoros especialistas muestran patrones más consistentes, por ejemplo, se predice que los especialistas de solo una especie parental se alimentarán de los F1 (siempre que la resistencia sea aditiva), y de retrocruzas con el parental hospedero (Fritz *et al.*, 1999), mientras que los especialistas que se alimenten de ambos parentales atacarán cualquier tipo de híbrido (Moorehead *et al.*, 1993). Este último escenario coincide con lo encontrado en este estudio, considerando tanto a *V. campechiana* como *V. pennatula* como sus plantas hospederas originales. No se puede dejar de señalar la posibilidad de que los híbridos estén funcionando o hayan funcionado en algún momento como puentes entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, ya que de acuerdo con la teoría de “puente híbrido” propuesta por Floate y Whitham (1993), las plantas híbridas pueden facilitar los cambios de hospedador para los herbívoros a través del gradiente fenotípico ofrecido por los híbridos, especialmente si existen retrocruzas.

Dado que los herbívoros, particularmente los especialistas, utilizan los metabolitos secundarios para localizar a su hospedador adecuado (Bell y Cardé, 1984), los cambios de hospedador podrían verse influenciados si los híbridos expresan dichos metabolitos (Pilson *et al.*, 1999). En este caso, la química secundaria parece no ser un limitante para la alimentación indiscriminada de *V. campechiana* y *V. pennatula* por parte de *Baronia*; no obstante, la morfología sí puede ser una limitante (Rieseberg *et al.*, 1993; Fürstenberg-Hägg *et al.*, 2013), y los posibles

híbridos mostraron una expresión aditiva (intermedia) en la pubescencia y el tamaño (particularmente el grosor y/o rigidez) de las estructuras foliares, rasgos útiles frecuentemente como defensa mecánica en las plantas (p. ej. Haddad y Hicks, 2000). La presencia de orugas en zonas puras de *V. pennatula*, podría descartar dicha hipótesis; también lo haría el uso de *V. pennatula* en zonas de simpatría con *V. campechiana* en donde no haya sospechosos híbridos (posiblemente en la localidad de “El Zapote” en Tlaquiltenango). Asimismo, el uso de *V. pennatula* como única hospedera de la subespecie *Baronia rufodiscalis* en San Fernando, Chiapas, resta posibilidades a esta idea, pero podría tratarse de procesos diferentes de adaptación a una nueva planta hospedera. Aunque en estos momentos no existe mayor evidencia de que esté ocurriendo un proceso de puente híbrido para *Baronia*, no deja de ser una interesante posibilidad que debería explorarse.

La hibridación en plantas puede promover la evolución en los herbívoros para adaptarse a los cambios graduales en las plantas o a una nueva especie hospedera (Rieseberg y Carney, 1988; Pilson, 1999; Evans *et al.*, 2012), además de afectar su distribución local y geográfica (Floate *et al.*, 2016).

Todas estas implicaciones ecológicas y evolutivas resaltan la importancia de detectar este tipo de procesos que podrían derivar en cambios significativos para las poblaciones de esta emblemática mariposa, comenzando con estudios moleculares para confirmar y comprender el proceso de hibridación entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, ya que, además, podría estarse repitiendo en diversos sitios (Dorado, comunicación personal). De acuerdo con Floate y cols. (2016), “la conservación de las zonas híbridas parece particularmente apropiada para preservar el potencial evolutivo de las especies hibridantes y las comunidades que sustentan”. Además, se ha demostrado que las zonas híbridas frecuentemente actúan como sumideros de biodiversidad; es decir, que albergan mayor diversidad que zonas puras de los parentales (Whitham *et al.*, 1994; Whitham *et al.*, 1999; Pérez-López *et al.*, 2016); en algunos casos, incluso se han observado insectos exclusivos de plantas híbridas (Mattson *et al.*, 1996 en Fritz *et al.*, 1999, Evans *et al.*, 2012; 2013). Por lo tanto, además de conformar centros de evolución y especiación de plantas (Arnold, 1997) y herbívoros, las zonas híbridas pueden proporcionar hábitats esenciales para comunidades fitófagas.

En el caso particular de *Baronia brevicornis*, aclarar cuáles son sus requerimientos alimenticios y los procesos que dificultan la circunscripción de sus especies hospederas de *Vachellia*, es especialmente importante debido a que los esfuerzos de conservación y monitoreo deben concentrarse en las poblaciones de sus plantas nutricias (Puttick *et al.*, 2018), dado que son el factor limitante más importante para el establecimiento y desarrollo de esta mariposa. La posible hibridación entre sus plantas hospederas cobra especial relevancia si se considera que las leyes promulgadas para proteger especies raras y en peligro de extinción, no incluyen híbridos (Whitam *et al.*, 1994). Por lo tanto, este estudio representa una oportunidad para explorar y reconocer los complejos de especies en el mantenimiento de comunidades de herbívoros, especialmente con una especie tan emblemática como *B. brevicornis*.

Por otro lado, el hecho de incluir a *V. pennatula* y posibles híbridos como plantas hospederas de *Baronia brevicornis*, no cambia que *V. campechiana* sea la especie de mayor importancia para la conservación actual de esta mariposa, pues debido a la diferencia en la abundancia entre estos grupos de plantas, las cubateras de *V. campechiana* siguen conformando el hábitat que mantiene las poblaciones de *Baronia* en la mayor parte de su distribución. Por lo tanto, no debe perderse de vista la relevancia de este tipo de estudios para reconocer la importancia de las cubateras, como comunidad vegetal, en la preservación de esta emblemática mariposa. Estos peculiares requerimientos ecológicos de *Baronia brevicornis*, hacen de su conservación un asunto complejo, ya que al ser vegetación secundaria, la protección del hábitat por sí mismo podría no garantizar su supervivencia (en contraste con la mayoría de las especies en riesgo); e incluso, acciones de recuperación de la vegetación primaria podrían afectar gravemente sus poblaciones (León-Cortés *et al.*, 2004; van Swaay *et al.*, 2006; Legal *et al.*, 2014), sobre todo dentro de ANP's en donde existen programas de reforestación y restauración que favorecen la sucesión en áreas perturbadas (Maldonado *et al.*, 2013; Juan-Baeza *et al.*, 2015).

Por otro lado, considerando que *Baronia* sólo ocupa alrededor de una cuarta parte de su hábitat disponible y su restringida capacidad de dispersión (Legal *et al.*, 2014), las poblaciones establecidas en la actualidad deberían ser una prioridad en conservación; sin embargo, la vegetación secundaria, aún dentro de las ANP's no se rige bajo las mismas medidas de protección que la vegetación nativa. Por ejemplo, en el Plan de Manejo de la REBIOSH, en

Morelos, las áreas de vegetación secundaria están definidas como “Zona de aprovechamiento sustentable de los ecosistemas” (Dorado *et al.*, 2005b), lo que implica que pueden ser taladas en cualquier momento por la comunidad con fines de explotación de la tierra. De hecho, observaciones de campo realizadas durante las colectas realizadas en las diferentes zonas de este estudio, fue evidente la velocidad con la que este tipo de vegetación se modifica, pues en más de una ocasión se perdieron ejemplares botánicos etiquetados a los que se les daba seguimiento, producto de la tala. En este sentido, las acciones de conservación efectiva de *Baronia* podrían requerir la coordinación con la administración y/o los propietarios de las tierras que habita esta mariposa (León-Cortés *et al.*, 2004). Por lo tanto, es necesario seguir desarrollando herramientas que nos permitan estructurar estrategias de manejo y conservación específicas para este tipo de vegetación secundaria, de acuerdo con los requerimientos locales de esta emblemática mariposa.

9. CONCLUSIONES

A partir de este estudio, logramos esclarecer algunos aspectos de los requerimientos alimenticios de *B. brevicornis*, una de las mariposas de mayor interés para los estudios evolutivos de las mariposas a nivel mundial.

- Se determinó que las plantas con morfología atípica intermedia entre la planta hospedera *V. campechiana* y su planta “hermana”, *V. pennatula*, sí conforman un grupo diferente y son intermedias morfométricamente, particularmente en lo que respecta al tamaño de las estructuras foliares, florales y frutales. De acuerdo con la revisión de diversas hipótesis, se determinó que un proceso de hibridación entre *V. campechiana* y *V. pennatula* propuesta en este trabajo, es la hipótesis que mejor explica la existencia de estas plantas intermedias. No se encontraron marcadores químicos para diferenciar entre *V. campechiana*, *V. pennatula* y los individuos intermedios, por lo que no fue posible establecer relaciones entre los grupos a partir de los metabolitos secundarios. Sugerimos el uso de marcadores moleculares como método de reforzamiento para nuestra hipótesis de hibridación.

- Se encontró que *B. brevicornis* sí se alimenta de estos posibles híbridos, así como de *V. pennatula*. Además, los resultados de selectividad indicaron que el aprovechamiento que esta mariposa da a *V. campechiana* (la hospedera típica) con respecto a los otros dos grupos de plantas (*V. pennatula* y posibles híbridos) es indistinto, en proporción a la abundancia de cada uno en el área de estudio. Esto rechaza nuestra segunda hipótesis, pues se alimenta de manera oportunista de los tres grupos. Este hallazgo modifica nuestra percepción de *B. brevicornis* como una especie monófaga altamente especializada en su planta hospedera *V. campechiana* (con excepción de la población aislada en Chiapas). Es interesante que el uso de *V. pennatula* no se observó en poblaciones puras de la especie (alopátricas), y la explicación más parsimoniosa parecen ser las barreras climáticas y/o geográficas. Esta idea se vio reforzada por la similitud en el contenido químico entre ambas especies de plantas y las condiciones climáticas máximas soportadas por esta mariposa (Legal *et al.*, 2014). Sin embargo, sugerimos la exploración en sitios y épocas diferentes para reforzar esta idea, pues las diferencias morfológicas también pueden estar funcionando como una barrera. Por lo tanto, no deberían descartarse otras opciones, como la posibilidad de que *V. pennatula* sea palatable para *Baronia* sólo en los últimos estadios larvarios, o que las plantas híbridas estén funcionando como un puente para las orugas entre *V. campechiana* y *V. pennatula* que termina en la aceptación paulatina de la otra especie parental. Toda esta información es de gran relevancia porque, finalmente, en Morelos se encuentra una de las poblaciones más grandes de esta mariposa en términos de abundancia, y procesos como este pueden estar ocurriendo en otras poblaciones con condiciones vegetales similares.
- No encontramos una preferencia (susceptibilidad) por parte de *B. brevicornis* hacia los híbridos o alguna especie parental; sin embargo, no se debe perder de vista que la hibridación en plantas puede tener fuertes efectos en las comunidades de herbívoros asociados, al grado de promover cambios evolutivos en ellos para adaptarse a las novedades en las plantas hospederas (Rieseberg y Carney, 1988; Pilson, 1999; Evans *et al.*, 2012). Asimismo, pueden tener repercusiones en la distribución local y geográfica de los herbívoros (Floate *et al.*,

2016). Por lo tanto, deben considerarse monitoreos futuros en la zona modelo de estudio, así como en localidades con condiciones similares en esta dirección.

- Este tipo de investigaciones pueden representar una significativa contribución para la comprensión de importantes aspectos ecológicos y evolutivos de las interacciones fitófago-planta (Fritz *et al.*, 1994; Floate *et al.*, 2016), ya que las poblaciones de plantas híbridas representan modelos de estudio ideales para evaluar los cambios y efectos a través de las generaciones (Pérez-López *et al.*, 2016).
- No se puede dejar de lado la evidencia de un posible caso de hibridación en plantas del presente estudio, que en sí mismo es ya un gran hallazgo. Esto, sólo fue posible con la capacidad de detectar plantas atípicas en la naturaleza derivada de un profundo conocimiento taxonómico y sistemático del grupo en cuestión, en este caso de género *Vachellia*. Por lo tanto, debe destacarse la importancia de dichas disciplinas para el estudio de procesos ecológico-evolutivos, particularmente en un contexto actual en donde la atención y los recursos científicos se ha dirigido básicamente a disciplinas del área genética y molecular.
- Finalmente, es crucial resaltar que uno de los ejes más importantes de este proyecto es visualizar a las cubateras como comunidades vegetales sujetas a estudio, ya que representan hábitats con condiciones únicas en donde se han establecido especies particulares y altamente especialistas, como es el caso de la mariposa *Baronia brevicornis*. Además, en caso de confirmarse el proceso de hibridación entre *V. campechiana* y *V. pennatula*, esta cubatera y aquellas con condiciones similares, deberán considerarse como áreas de gran importancia para la conservación. Esto se debe a que las zonas híbridas son centros dinámicos de procesos ecológicos y evolutivos, tanto para las plantas como para sus comunidades de herbívoros asociados (Whithamm *et al.*, 1999).

Por lo tanto, este estudio también busca funcionar como una herramienta para poner en plano de discusión a las cubateras como un recurso natural que puede requerir la planificación de estrategias de manejo a nivel local, con un enfoque multidisciplinario y una participación imprescindible de las comunidades humanas aledañas (ver pág. 18). Esto en el orden de que, aunque las cubateras se han considerado tradicionalmente como áreas de poca importancia

biológica, representan un recurso natural cuyo manejo adecuado podría ser definitivo para la preservación de la mariposa más ancestral del planeta.

10. ANEXOS

Anexo 1. Localidades de colecta de los individuos utilizados en el análisis químico.

Vachellia campechiana: **DGZ 128**, 18° 30'37.33" N, 98° 57'20.27" O; **DGZ 129**, 18° 30'40.30" N, 98° 57'19.48" O; Quilamula, Tlaquiltenango. *Vachellia pennatula*: **DGZ 131**, 18° 30'38.87" N, 98° 57'9.66" O; **DGZ 136**, 18° 59' 0.46" N, 99° 13' 56.57" O, Chamilpa, Cuernavaca. Individuos atípicos: **DGZ 111**, 18° 31' 46.08" N, 98° 56' 9.85" O; **DGZ 113**, 18° 32' 25.53" N, 98° 55' 57.08" O; **DGZ 118**; 18° 32'39.02" N, 98° 55'52.20" O; El Limón de Cuauchichinola, Tepalcingo. *Vachellia farnesiana*: **DGZ 195**, 18° 30' 3.29" N, 99° 19' 59.97" O; El Zapote, Puente de Ixtla. *Senegallia riparia*: **JMJA 5485**, 18° 51' 48.28" N, 99° 7' 7.67" O; Tetillas, Yautepec.

Anexo 2. Matriz de clasificación del análisis de función discriminante por Grupo.

Predicción de las clasificaciones por grupo: Clasificación de matriz en filas-Clasificación de observados en columnas.						
	Porcentaje	Vc Sim	Vc Alo	Vp Sim	Vp Alo	Vx Sim
Vc Sim	100	24	0	0	0	0
Vc Alo	88.88	1	8	0	0	0
Vp Sim	96.42	0	0	27	1	0
Vp Alo	90.00	0	0	1	9	0
Vx Sim	81.81	0	1	1	0	9
Total	93.90	25	9	29	10	9

Anexo 3. Clasificación de probabilidades posteriores del análisis de función discriminante por individuo en cada grupo. Muestra, en porcentaje, la probabilidad de cada individuo de pertenecer a cada grupo.

Probabilidades posteriores. Clasificación incorrecta marcada con *						
	Observados	Vc Sim	Vc Alo	Vp Sim	Vp Alo	Vx Sim
1	Vc Sim	0.999811	0.000094	0.000000	0.000000	0.000095
2	Vc Sim	0.999903	0.000004	0.000000	0.000000	0.000093
3	Vc Sim	0.999999	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
4	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
5	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
6	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
7	Vc Sim	0.999831	0.000169	0.000000	0.000000	0.000000
8	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
9	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
10	Vc Sim	0.999946	0.000035	0.000000	0.000000	0.000018
11	Vc Sim	0.998364	0.001636	0.000000	0.000000	0.000000
12	Vc Sim	0.999998	0.000001	0.000000	0.000000	0.000001
13	Vc Sim	0.999996	0.000004	0.000000	0.000000	0.000000
14	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
15	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
16	Vc Sim	0.999999	0.000001	0.000000	0.000000	0.000000
17	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
18	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
19	Vc Sim	0.999985	0.000011	0.000000	0.000000	0.000004
20	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
21	Vc Sim	0.999993	0.000007	0.000000	0.000000	0.000000
22	Vc Sim	0.995543	0.000104	0.000000	0.000000	0.004353
23	Vc Sim	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000	0.000000
24	Vc Sim	0.999927	0.000071	0.000000	0.000000	0.000001
* 25	Vc Alo	0.998395	0.001605	0.000000	0.000000	0.000000
26	Vc Alo	0.000001	0.999999	0.000000	0.000000	0.000000
27	Vc Alo	0.015007	0.984992	0.000000	0.000000	0.000001
28	Vc Alo	0.000000	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000
29	Vc Alo	0.000000	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000
30	Vc Alo	0.000003	0.999997	0.000000	0.000000	0.000000
31	Vc Alo	0.000004	0.999995	0.000000	0.000000	0.000000
32	Vc Alo	0.000000	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000
33	Vc Alo	0.000000	1.000000	0.000000	0.000000	0.000000
* 34	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.247913	0.752085	0.000002
35	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.957230	0.042264	0.000506

36	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999872	0.000128	0.000000
37	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.691852	0.207836	0.100312
38	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999304	0.000695	0.000001
39	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.990382	0.009333	0.000285
40	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.995193	0.004804	0.000003
41	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.998693	0.001294	0.000013
42	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.975495	0.022370	0.002135
43	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.984410	0.015360	0.000231
44	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.963495	0.036455	0.000050
45	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.916762	0.083233	0.000005
46	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.994532	0.005466	0.000002
47	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.886466	0.113470	0.000064
48	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.991897	0.008091	0.000012
49	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.551873	0.447662	0.000465
50	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.979907	0.020093	0.000000
51	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.995563	0.004436	0.000002
52	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.992761	0.007239	0.000001
53	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999773	0.000227	0.000000
54	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.934130	0.065870	0.000000
55	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.991299	0.007199	0.001502
56	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.928739	0.071259	0.000002
57	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999370	0.000624	0.000005
58	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.979457	0.020395	0.000149
59	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999983	0.000017	0.000000
60	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.999073	0.000927	0.000000
61	Vp Sim	0.000000	0.000000	0.998720	0.001276	0.000004
62	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.203092	0.796904	0.000004
63	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.000258	0.999738	0.000003
* 64	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.990236	0.008960	0.000804
65	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.035918	0.964082	0.000000
66	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.006208	0.993792	0.000000
67	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.212242	0.787757	0.000002
68	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.122689	0.877156	0.000155
69	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.024609	0.975223	0.000167
70	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.210346	0.789646	0.000008
71	Vp Alo	0.000000	0.000000	0.011177	0.988526	0.000296
72	Vx Sim	0.000485	0.000000	0.000114	0.000326	0.999074
* 73	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.976040	0.021921	0.002039
74	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.000047	0.000001	0.999952
* 75	Vx Sim	0.017834	0.980456	0.000000	0.000000	0.001710
76	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.000589	0.002921	0.996490
77	Vx Sim	0.000071	0.000001	0.001602	0.000045	0.998281

78	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.002530	0.013803	0.983667
79	Vx Sim	0.000003	0.000000	0.000000	0.000000	0.999997
80	Vx Sim	0.000000	0.000005	0.000000	0.000001	0.999994
81	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.024455	0.002115	0.973430
82	Vx Sim	0.000000	0.000000	0.000014	0.000001	0.999985

11. LITERATURA CITADA

- Aguilar, B. S. 1990. Dimensiones ecológicas del estado de Morelos. Centro Regional de Investigaciones Multidisciplinarias, UNAM. 221 p.
- Arias, D., O. Dorado y B. Maldonado. 2002. Biodiversidad e importancia de la Selva Baja Caducifolia: la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla. CONABIO. Biodiversitas 45: 7-12.
- Arias-Medellín, L. A., A. Flores-Palacios y C. Martínez-Garza. 2014. Cacti community structure in a tropical Mexican dry forest under chronic disturbance. *Botanical Sciences* 92(3): 405-415.
- Arnold, M. L. 1997. *Natural Hybridization and Evolution*. Oxford University Press, New York. 213 p.
- Barker, J. F. 1990. Sunflower trichome defenses avoided by a sunflower stem weevil, *Cylindrocopturus adspersus* LeConte (Coleoptera: Curculionidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 63: 638-641.
- Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. U. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey, K. C. Maguire, B. Mersey y E. A. Ferrer. 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? *Nature*, 471: 51–57.
- Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *PNAS* 102: 10919–10923.
- Bermudez-Torres K, L. Legal y F. Lieutier. 2013. Chapter 19, Exploitation des métabolites secondaires de la plante hôte [Use of secondary metabolites of the host plant]. En: N. Sauvion, P. A. Calatayud, D. Thiéry, F. Marion-Poll, editores. *Interactions insectes-plantes*. Versailles (Francia): QUAE (CIRAD, IRSTEA, IFREMER, INRA); p. 279–294.

- Boecklen, W. J., y R. Spellenberg. 1990. Structure of herbivore communities in two oak (*Quercus* spp.) hybrid zones. *Oecologia* 85: 92-100.
- Böhm, M., B. Collen, J. E.M. Baillie, P. Bowles, J. Chanson, N. Cox, G. Hammerson, M. Hoffmann...*et al.* 2013. The Conservation Status of the World's Reptiles. *Biological Conservation*, 57: 372-385.
- Böhm, M., R. Williams, H. R. Bramhall, K. M. McMillan, A. D. Davidson, A. Garcia, L. M. Bland, J. Bielby y B. Collen. 2016. Correlates of extinction risk in squamate reptiles: The relative importance of biology, geography, threat and range size. *Global Ecology and Biogeography* 25: 391-405.
- Bouchenak-Khelladi, Y., O. Maurin, J. Hurter y M. van der Bank. 2010. The evolutionary history and biogeography of Mimosoideae (Leguminosae): an emphasis on African acacias. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 495–508.
- Brereton, T. M., D. B. Roy, I. Middlebrook, M. Botham y M. Warren. 2011. The development of butterfly indicators in the United Kingdom and assessments in 2010. *Journal of Insect Conservation* 15: 139-151.
- Butchart, S.H. M., M. Walpole, B. Collen, *et al.* 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328: 1164-1168.
- Campbell, D. R., N. Crawford, A. K. Brody y T. A. Forbis. 2002. Resistance to pre-dispersal seed predators in a natural hybrid zone. *Oecologia* 131: 436–443
- Cardoso, P., T. L. Erwin, P. A. V. Borges y T. R. New. 2011. The seven impediments in invertebrate conservation. *Biological Conservation* 144: 2647-2655.
- Casiva, P. V., J. C. Vilarde, A. M. Cialdella y B. O. Saidman. 2004. Mating system and population structure of *Acacia aroma* and *A. macracantha* (Fabaceae). *American Journal of Botany* 91(1): 58–64.
- Caterino, M. S., R. D. Reed, M. M. Kuo y F. A. H. Sperling. 2001. A partitioned likelihood analysis of swallowtail butterfly phylogeny (Lepidoptera: Papilionidae). *Systematic Biology* 50:106–127.

- Ceballos, G., P. R. Ehrlich, A. D. Barnosky, A. García, R. M. Pringle y T. M. Palmer. 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Science Advances* 1(5): 1400253.
- Chávez-Juárez, J., Ó. Dorado y D. M. Arias. 2010. Herpetofauna: anfibios y reptiles Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Morelos, México: Universidad Autónoma del Estado de Morelos-Trópico Seco-Cuernavaca.
- Cheng, K., G. L. Peter y Klinkhamer. 2011. The effect of hybridization on secondary metabolites and herbivore resistance: implications for the evolution of chemical diversity in plants. *Phytochemistry Reviews* 10: 107–117.
- Condamine, F. L., F. A. H. Sperling y G. J. Kergoat. 2013. Global biogeographical pattern of swallowtail diversification demonstrates alternative colonization routes in the Northern and Southern hemispheres. *Journal of Biogeography* 40: 9-23.
- Conrad, K.F., M. S. Warren, R. Fox, M. S. Parsons y I. P. Woiwod. 2006. Rapid declines of common, widespread British moths provide evidence of an insect biodiversity crisis. *Biological Conservation* 132: 279–291.
- Contreras-MacBeath, T., J. C. Boyás, J. I. Martínez-Thomas, M. Taboada-Salgado, O. M. Pohle-Morales, P. Herrera-Ascencio, *et al.* 2006. En: T. ContrerasMacBeath, J.C. Boyás y F. Jaramillo (eds.). *La Diversidad Biológica en Morelos: Estudio del Estado* (pp. 7-20). México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Universidad Autónoma del Estado de Morelos.
- Covarrubias-Camarilla, T., M. Osorio-Beristain, L. Legal, y J. Contreras-Garduño. 2016. *Baronia brevicornis* caterpillars build shelters to avoid predation. *Journal of Natural History* 50: 2299-2310.
- de la Maza, J., J. White y A. White. 1987. Observaciones sobre el polimorfismo femenino de *Baronia brevicornis* Salv. (Papilionidae: Baroniinae) con la descripción de una nueva subespecie del Estado de Chiapas, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología* 11: 3–13.
- Dirzo, R., H. S. Young, M. Galetti, G. Ceballos, N. J. B. Isaac y B. Collen. 2014. Defaunation in the Anthropocene. *Science* 345 (6195): 401-406.

- Dixon, M. 1996. *Baronia brevicornis*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996.
- Dorado, O. 1983. La subfamilia Mimosoideae (Fam. Leguminosae) en el estado de Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos.
- Dorado, O., D. M. Arias y J. M., de Jesús-Almonte. 2010. Arresto en la selva baja: las cubateras y los huizachales. Academia de Ciencias de Morelos, A. C. 34-35.
- Dorado, O., D. M. Arias, J. M., de Jesús-Almonte, K. López, J. Reyes, G. Cuevas y M. Menéndez. 2012. Biodiversidad del Trópico Seco del Estado de Morelos. 32 p.
- Dorado, O., D. M. Arias, R. Ramírez y M. Sousa. 2005a. Leguminosas de la Sierra de Huautla. Imágenes y descripciones. Cuernavaca, Morelos, México: CEAMISH-UAEM/CONABIO. 171 p.
- Dorado, O., B. Maldonado, D. M. Arias, V. Sorani, R. Ramirez, E. Leyva y D. Valenzuela. 2005b. Programa de conservación y manejo de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla. Cuernavaca, Morelos: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. D. F. México. 202 p.
- Drake, D. W. 1981. Reproductive success of two *Eucalyptus* hybrid populations. I. Generalized seed output model and comparison of fruit parameters. Australian Journal Botany 29: 25-35.
- Dunn, R. R. 2005. Modern insect extinctions, the neglected majority. Conservation Biology 19: 1030-1036.
- Ebinger, J. E. y S. Seigler. 1992. Ant-acacia hybrids of Mexico and Central America. Southwestern Naturalist 37: 408-414.
- Eisner, T. 2003. Living fossils: on lampreys, *Baronia*, and the search for medicinals. Bioscience 53: 265-269.
- Ericson, L., J. J. Burdon y Wennstrom. 1993. Inter-specific host hybrids and phalacrid beetles implicated in the local survival of smut pathogens. Oikos 68: 393-400.
- Espeland, M., J. Breinholt, K. R. Willmott, A. D. Warren, R. Vila, E. F. A. Toussaint, S. C. Maunsell, K. Aduse-Poku, G. Talavera, R. Eastwood, M. A. Jarzyna, R. Guralnick, D. J.

- Lohman, N. E. Pierce y A. Y. Kawahara. 2018. A Comprehensive and Dated Phylogenomic Analysis of Butterflies. *Current Biology* 28 (5): 770-778.
- Evans, L. M., G. C. Allan y T. G. Whitham. 2012. *Populus* hybrid hosts drive divergence in the herbivorous mite, *Aceria parapopuli*: implications for conservation of plant hybrid zones as essential habitat. *Conservation Genetics* 13: 1601–1609.
- Evans, L. M., G. J. Allan, N. Meneses, T. L. Max y T. G. Whitham. 2013. Herbivore host-associated genetic differentiation depends on the scale of plant genetic variation examined. *Evolutionary Ecology* 27: 65–81.
- Floate, K. D. y T. G. Whitham. 1993. The “hybrid bridge” hypothesis: host shifting via plant hybrid swarms. *The American Naturalist* 141: 651–662.
- Floate, K. D., M. J. C. Kearsley y T. G. Whitham. 1993. Elevated herbivory in plant hybrid zones: *Chrysomela confluens*, *Populus* and phenological sinks. *Ecology* 74: 2056-2065.
- Floate, K. D., J. Godbout, M. K. Lau, N. Isabel y T. G. Whitham. 2016. Plant–herbivore interactions in a trispecific hybrid swarm of *Populus*: assessing support for hypotheses of hybrid bridges, evolutionary novelty and genetic similarity. *New Phytologist* 209: 832–844.
- Fox, R., M. S. Warren, T. M. Brereton, D. B. Roy y A. Robinson. 2011. A new Red List of British butterflies. *Insect Conservation and Diversity* 4: 159-172.
- Franzel, C. y A. G. Farji-Brener. 2000. ¿Oportunistas o selectivas? Plasticidad en la dieta de la hormiga cortadora de hojas *Acromyrmex lobicornis* en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 10: 159-168.
- Franzén, M. y M. Johannesson. 2007. Predicting extinction risk of butterflies and moths (Macrolepidoptera) from distribution patterns and species characteristics. *Journal of Insect Conservation* 11: 367–390.
- Fritz, R. S., C. M. Nichols-Orians y S. J. Brunfeldt. 1994. Interspecific hybridization of plants and resistance to herbivores— hypotheses, genetics, and variable responses in a diverse herbivore community. *Oecologia* 97:106–117

- Fritz, R. S., C. Moulia y G. Newcombe. 1999. Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens, and parasites. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 30: 565–591.
- Fürstenberg-Hägg, J., M. Zagrobelny y S. Bak. (2013). Plant defense against insect herbivores. *International Journal of Molecular Sciences* 14: 10242-10297.
- Galetti, M. y R. Dirzo 2013. Ecological and evolutionary consequences of living in a defaunated world. *Biological Conservation* 163: 1-6.
- Geldmann, J., M. Barnes, L. Coad, I. D. Craigie, M. Hockings y N. D. Burgess. 2013. Effectiveness of terrestrial protected areas in reducing habitat loss and population declines. *Biological Conservation* 161: 230-238.
- Gerlach, J., S. Hoffman, A. Hochkirch, S. Jepsen, M. Seddon, S. Spector y P. Williams. 2012. Terrestrial invertebrate life. En B. Collen, M. Böhm, R. Kemp y J. E. M. Baillie. 2012. *Spineless: status and trends of the world's invertebrates*. Zoological Society of London, United Kingdom.
- Gilburn, A. S., N. Bunnefeld, J. M. Wilson, M. S. Botham, T. M. Brereton, R. Fox y D. Goulson. 2015. Are neonicotinoid insecticides driving declines of widespread butterflies? *PeerJ* 3: e1402.
- Gleadow, R. M. y I. Woodrow. 2002. Constraints on effectiveness of cyanogenic glycosides in herbivore defense. *Journal of Chemical Ecology* 28(7): 1301–1313.
- Gómez-Acevedo, S., L. Rico-Arce, A. Delgado-Salinas, S. Magallón y L. E. Eguiarte. 2010. Neotropical mutualism between *Acacia* and *Pseudomyrmex*: Phylogeny and divergence times. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 393–408.
- Greenberg, R., P. Bichier, y J. Sterling. 1997. *Acacia*, cattle and migratory birds in southeastern Mexico. *Biological Conservation* 80: 235– 247.
- Haddad, N. M. y W. M. Hicks. 2000. Host pubescence and the behavior and performance of the Butterfly *Papilio troilus* (Lepidoptera: Papilionidae). *Environmental Entomology* 29(2): 299-303.
- Hadfield, M. G., 1993. Introduction to the symposium: the crisis in invertebrate conservation. *American Zoologist* 33: 497-498.

- Hallgren, P., A. Ikonen, J. Hjalten y H. Roininen. 2003. Inheritance patterns of phenolics in F1, F2, and back-cross hybrids of willows: implications for herbivore responses to hybrid plants. *Journal of Chemical Ecology* 29: 1143–1158
- Heikkilä, M., L. Kaila, M. Mutanen, C. Peña y N. Wahlberg. 2012. Cretaceous origin and repeated tertiary diversification of the redefined butterflies. *Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 279: 1093–1099.
- Hochwender, C. G. y R. S. Fritz. 2004. Plant genetic differences influence herbivore community structure: evidence from a hybrid willow system. *Oecologia* 138:547–557.
- Hoffmann, M., C. Hilton-Taylor, A. Angulo, M. Böhm, T. M. Brooks y S. H. M. Butchart. 2010. The impact of conservation on the status of the world's vertebrates. *Science* 10, Vol. 330, Issue 6010: 1503-1509.
- Holeski, L., M. Hillstrom, T. Whitham y R. Lindroth. 2012. Relative importance of genetic, ontogenetic, induction, and seasonal variation in producing a multivariate defense phenotype in a foundation tree species. *Oecologia* 170: 695–707.
- IUCN. 2019-3. The IUCN Red List of Threatened Species. Disponible en www.iucnredlist.org
- Ivlev, V. S. 1961. *Experimental Ecology of the Feeding Fishes*. Yale Univ. Press. New Haven, EEUU.
- Janzen, D. H. 1967. Interaction of the bull's-horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with an ant inhabitant (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *The University of Kansas Science Bulletin* 47(6): 315-558.
- Janzen, D. H. 1974. Swollen-thorn Acacias of Central America. *Smithsonian Contributions to Botany* 13: 1-131.
- Janzen, D. H. 1986. Chihuahuan desert nopaleras: defaunated big mammal vegetation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17: 595–636.
- Janzen, D. H. y P. Martin. 1982. Neotropical anachronisms: the fruits the gomphotheres ate. *Science* 215: 19-27.
- Juan-Baeza, I., C. Martínez-Garza y E. del Val. 2015. Recuperando más que la cubierta arbórea: herbívoros y herbívoros en un bosque seco tropical restaurado. *PLoS ONE* 10 (6): e0128583.

- Krebs, C. J. 1989. Ecological methodology. Harper and Row, Pub.¿ New York, EEUU
- Kuussaari, M., J. Heliölä, J. Pöyry y K. Saarinen. 2007. Contrasting trends of butterfly species preferring semi-natural grasslands, field margins and forest edges in northern Europe. *Journal of Insect Conservation* 11: 351–366.
- LeBoldus, J. M., N. Isabel, K. D. Floate, P. Blenis y B. R. Thomas. 2013. Testing the ‘hybrid susceptibility’ and ‘phenological sink’ hypotheses using the *P. balsamifera* – *P. deltoides* hybrid zone and Septoria leaf spot [*Septoria musiva*]. *PLoS ONE* 8: e84437.
- Legal, L., Ó. Dorado, J. Albre, K. Bermúdez-Torres y K. López. 2017. Mariposas Diurnas: Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla, Estado de Morelos, México. UAEM, Cuernavaca, Morelos, México. 331 p.
- Legal, L., Ó. Dorado, S. Machkour-M'Rabet, R. Leberger, J. Albre, N. Mariano y C. Gers. 2014. Ecological constraints and distribution of the primitive and enigmatic Mexican butterfly *Baronia brevicornis*. *The Canadian Entomologist* 147(1): 71-88.
- León-Cortés, J. L., F. Pérez-Espinoza, L. Marín y A. Molina-Martínez. 2004. Complex habitat requirements and conservation needs of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly. *Animal Conservation* 7: 241–250.
- Llorente-Bousquets, J., I. Vargas-Fernández, A. Luis-Martínez, M. Trujano-Ortega, B. C. Hernández-Mejía y A. D. Warren. 2014. Biodiversidad de Lepidoptera en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: S353-S371.
- López, K. 2012. Análisis de la variación morfológica del género *Lysiloma* (Fabaceae) en la Reserva de la Biósfera Sierra de Huautla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos.
- Luis-Martínez, A. M., J. B. Llorente, I. F. Vargas y A. D. Warren. 2003. Biodiversity and Biogeography of Mexican Bitterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 105: 209-224.
- Machkour-M'Rabet, S., R. Leberger, J. L. León-Cortés, C. Gers y L. Legal. 2014. Population structure and genetic diversity of the only extant Baroniinae swallowtail butterfly, *Baronia brevicornis*, revealed by ISSR markers. *Journal Insect Conservation* 18: 385–396.

- Maldonado, B., J. Caballero, A. Delgado-Salinas y R. Lira. 2013. Relationship between use value and ecological importance of floristic resources of seasonally dry tropical forest in the Balsas River Basin, México. *Economic Botany* 67(1): 17–29.
- Maldonado-Almanza B.J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla Morelos, México. Tesis de Maestría en Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 144 p.
- Manríquez-Torres, J. J., A. Zúñiga-Estrada, M. González-Ledesma y J. M. Torres-Valencia. 2007. The antibacterial metabolites and proacacipetalin from *Acacia cochliacantha*. *Journal of the Mexican Chemical Society* 51 (4): 228-231.
- Margules, C.R., y R. L. Pressey. 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405 (730): 243-253.
- Martínez-Garza C., M. Osorio-Beristain, D. Valenzuela-Galván y A. Nicolás-Medina. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* 262: 2207-2218.
- Maslin, B. R. 2015. Synoptic overview of *Acacia* sensu lato (Leguminosae: Mimosoideae) in East and Southeast Asia. *Gardens' Bulletin Singapore* 67 (1): 231-250.
- Mattila, N., J. S. Kotiaho, V. Kaitala y A. Komonen. 2008. The use of ecological traits in extinction risk assessments: a case study on geometrid moths. *Biological Conservation* 141: 2322-2328.
- Mattson, W. J., R. K. Haack y B. A. Birr. 1996. F1 hybrid spruces inherit the phytophagous insects of their parents. En: *Dynamics of forest herbivory: quest for pattern and principle*. Ed. W. Mattson, P. Niemela y M. Rousi, 183:142–49. St. Paul: North Central For. Exp. Station, For. Serv., USDA
- May, R. M., J. H. Lawton y N. E. Stork. 1995. Assessing extinction rates. En *Extinction Rates*, ed. J. H. Lawton y R. M. May, pp. 1–24.
- Melero, Y., C. Stefanescu y J. Pino. 2016. General declines in Mediterranean butterflies over the last two decades are modulated by species traits. *Biological Conservation*, 201: 336–342.

- Metcalfe, S.H., S. L. O'Hara, M. Caballero y S. J. Davies. 2000. Records of late Pleistocene–Holocene climatic change in Mexico – A review. *Quaternary Science Reviews* 19: 699–721.
- Michel, F., C. Rebourg, E. Cosson y H. Decimon. 2008. Molecular phylogeny of Parnassiinae butterflies (Lepidoptera: Papilionidae) based on the sequences of four mitochondrial DNA segments. *Annales de la Société Entomologique de France* 44: 1–36.
- Miller J. T. y R. J. Bayer. 2001. Molecular phylogenetics of *Acacia* (Fabaceae: Mimosoideae) based on the chloroplast matK coding sequence and flanking trnK intron spacer region. *American Journal of Botany* 88: 697–705.
- Moorehead, J. R., M. L. Taper y T. J. Case. 1993. Utilization of hybrid oak hosts by a monophagous gall wasp: How little host character is sufficient? *Oecologia* 95:385–925.
- Murphy, D. J. 2008. A review of the classification of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Muelleria*, 26(1): 10-26.
- Muto-Fujita, A., K. Takemoto, S. Kanaya, T. Nakazato, T. Tokimatsu, N. Matsumoto, M. Kono, Y. Chubachi, K. Ozaki y M. Kotera. 2017. Data integration aids understanding of butterfly–host plant networks. *Nature, Scientific Reports* 7: 43368.
- Nazari, V., E. V. Zakharov y F. A. H. Sperling. 2007. Phylogeny, historical biogeography, and taxonomic ranking of Parnassiinae (Lepidoptera, Papilionidae) based on morphology and seven genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 42: 131–156.
- Orians, C. M. 2000. The effects of hybridization in plants on secondary chemistry: implications for the ecology and evolution of plant–herbivore interactions. *American Journal of Botany* 87(12): 1749–1756.
- Pennington, T., M. Lavin y A. Oliveira-Filho. 2009. Woody plant diversity, evolution and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic* 40: 437-457.
- Pérez-Ruiz, H. 1972. Quetotaxia y morfología de la oruga de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera Papilionidae Baroniinae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Zoología* 40: 227–244.

- Pérez-Ruiz, H. 1978. El criterio ecológico aplicado a la distribución geográfica de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera, Papilionidae, Baroniinae). *Folia Entomológica Mexicana* 39/40: 212-213.
- Pérez-López, G., A. González-Rodríguez, K. Oyama y P. Cuevas-Reyes. 2016. Effects of plant hybridization on the structure and composition of a highly rich community of cynipid gall wasps: the case of the oak hybrid complex *Quercus magnoliifolia* x *Quercus resinosa* in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 25: 633-651.
- Pérez-Ruiz, H. 1977. Distribución y estructura poblacional de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera: Papilionidae: Baroniinae) en la República Mexicana. *Anales de Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* 48: 151–154.
- Pérez-Ruiz, H. y R. Sánchez. 1986. Algunos aspectos demográficos de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera: Papilionidae, Baroniinae) en dos localidades de México. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Zoología* 57(1): 191-198.
- Pilson, D. 1999. Plant hybrid zones and insect host range expansion. *Ecology*, 80(2): 407–415.
- Pimm, S. L., C. N. Jenkins, R. Abell, T. M. Brooks, J. L. Gittleman, L. N. Joppa, P. H. Raven, C. M. Roberts y J. O. Sexton. 2014. The biodiversity of species and their rates of extinction, distribution, and protection. *Science* 344 (6187): 1246752.
- Pimm, S. L., G. J. Russell, J. L. Gittleman, y T. M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Puttick, A., J. Leon-Cortes y L. Legal. 2018. *Baronia brevicornis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018.
- Rangel, M. G. 2008. Hibridación interespecífica en *Mimosa* (Mimosoideae: Fabaceae) en México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca, Morelos.
- Regier, J. C., C. Mitter, A. Zwick, A. L. Bazinet, *et al.* 2013. A large-scale, higher-level, molecular phylogenetic study of the insect order Lepidoptera (moths and butterflies). *PLoS ONE* 8(3): e58568.

- Rico-Arce, M. de L. 1994. Nueva especie mirmecófila de *Acacia* (Leguminosae) de la península de Yucatán, México. *Acta Botánica Mexicana* 26: 7-10.
- Rico-Arce, M. de L. 2007. A checklist and synopsis of American species of *Acacia* (Leguminosae: Mimosoideae). CONABIO, México. 207 p.
- Rieseberg, L. H. y J. F. Wendel. 1993. Introgression and its consequences in plants. *Botany Publication and Papers* 8.
- Rieseberg, L. H., N. S. Ellstrand y M. Arnold. 1993. What can molecular and morphological markers tell us about plant hybridization. *Critical Reviews in Plant Sciences* 12(3): 213-141.
- Rieseberg, L. H., y S. E. Carney. 1998. Plant hybridization. *New Phytology* 140: 599–624.
- Roe, A. D., C. J. K. MacQuarrie, M. C. Gros-Louis, J. D. Simpson, J. Lamarche, T. Beardmore, S. L. Thompson, P. Tanguay y N. Isabel. 2014. Fitness dynamics within a poplar hybrid zone: I. Prezygotic and postzygotic barriers impacting a native poplar hybrid stand. *Ecology and Evolution* 4: 1629–1647.
- Roley, S. S. y R. M. Newman. 2006. Developmental performance of the milfoil weevil, *Eubrychiopsis lecontei* (Coleoptera: Curculionidae), on northern watermilfoil, Eurasian watermilfoil, and hybrid (Northern 9 Eurasian) watermilfoil. *Environment Entomology* 35: 121–126.
- Ross, P. J., S. L. Donaldson y G. W. Saunders. 2003. A molecular investigation of *Mazzaella* (Gigartinales, Rhodophyta) morphologically intermediate between *Mazzaella linearis* and *M. splendens*. *Botanica Marina* 46: 202–213.
- Rzedowski, J. 2006. Bosque tropical caducifolio. En: *Vegetación de México* (pp. 200-214). 1ra. Edición digital. México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- R-Core-Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Sage, R. D., D. Heyneman, K. Lim y A. C. Wilson. 1986. Wormy mice in a hybrid zone. *Nature* 324: 60-63.

- Sánchez-Bayoa, F. y K. A. G. Wyckhuys. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation* 232: 8-27.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 1988. *Acacia macracantha*, *A. pennatula*, and *A. cochliacantha* (Fabaceae: Mimosoideae) species complexes in Mexico. *Systematic Botany* 13: 7-15.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 1995. Taxonomic revision of the ant-acacias (Fabaceae, Mimosoideae, *Acacia* series Gummiferae) of the New World. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 117-138.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 2005. New combinations in the genus *Vachellia* (Fabaceae: Mimosoideae) from the New World. *Phytologia* 87(3): 139–178.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 2012. *Vachellia* X *Cedilloi* (L. Rico) Seigler & Ebinger (Fabaceae: Mimosoideae), a probable hybrid of two species of ant-acacias. *The Southwestern Naturalist* 57(3): 349-353.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 2013. Hybridization between *Vachellia collinsii* and *V. pennatula* (Fabaceae: Mimosoideae) in the New World tropics. *Phytologia* 95(4): 296-301.
- Seigler, D. S. y J. E. Ebinger. 2015. *Vachellia* x *ruthvenii* (*V. bravoensis* x *V. rigidula*) (Fabaceae: Mimosoideae) in Texas. *Phytologia* 97(3): 170-174.
- Simonsen, T. J., R. de Jong, M. Heikkilä y L. Kaila. 2012. Butterfly morphology in a molecular age—does it still matter in butterfly systematics? *Arthropod Structure & Development* 41: 307–322.
- Soberón, J. M. 2010. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 159-167.
- Soberón, J. M. y A. Townsend-Peterson. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distributional areas. *Biodiversity Informatics* 2: 1–10.
- Swengel, S. R. y A. B. Swengel. 2015. Assessing abundance patterns of specialized bog butterflies over 12 years in northern Wisconsin USA. *Journal of Insect Conservation* 19: 293–304.
- Thomas, C. D. 2000. Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 267: 139–145.

- Thomas, J.A., M. G. Telfer, D. B. Roy, C. D. Preston, J. J. D. Greenwood, J. Asher, R. Fox, R. T. Clarke y J. H. Lawton. 2004. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science* 303: 1879–1881.
- Trejo, I. y J. Hernández. 1996. Identificación de la Selva Baja Caducifolia en el estado de Morelos, México, mediante imágenes de satélite. *Investigaciones Geográficas Boletín* 5: 11-18.
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2084.
- van Swaay, C., A. Cuttelod, S. Collins, D. Maes, M. Lopez-Munguira, M. Šašić, J. Settele, R. Verovnik, T. Verstrael, M. Warren, M. Wiemers y I. Wynhof. 2010. European Red List of Butterflies. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
- van Swaay, C., M. Warren y G. Lois. 2006. Biotope use and trends of European butterflies. *Journal of Insect Conservation* 10: 189–209.
- Vassal, J. 1972. Apport des recherches ontogeniques et seminologiques á l' étude morphologique, taxonomique et phylogénique de genre *Acacia*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 108: 125: 247.
- Vázquez, L. y H. Pérez. 1961. Observaciones sobre la biología de *Baronia brevicornis* Salv. (Lepidoptera: Papilionidae-Baroniinae). *Anales del Instituto de Biología de México* 32(1/2): 295-311.
- Vázquez-García, L. 1975. Polimorfismo en lepidópteros papilionidos, *Baronia brevicornis* Salv. (Papilionidae: Baroniinae). *Folia Entomologica Mexicana* 33: 79-81.
- Wake, D. B. y V. T. Vredenburg. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(1): 11466-11473.
- Warren, M. S., J. K. Hill, J. A. Thomas, J. Asher, R. Fox, B. Huntley, D. B. Royk, M. G. Telferk, S. Jeffcoate, P. Hardingk, G. Jeffcoate, S. G. Willis, J. N. Greatorex-Daviesk, D. Mossk y C. D. Thomas. 2001. Rapid responses of British butterflies to opposing forces of climate and habitat change. *Nature* 414: 65–69.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

- Whitham, T. G. 1989. Plant hybrid zones as sinks for pests. *Science* 244: 1490–1493.
- Whitham, T. G., P. A. Morrow y B. M. Potts. 1994. Plant hybrid zones as centers of biodiversity: the herbivore community of two endemic *Tasmanian eucalypts*. *Oecologia* 97: 481-490.
- Young, H. S., D. J. McCauley, M. Galetti y R. Dirzo. 2016. Patterns, causes, and consequences of anthropocene defaunation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 47: 333-358.



Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia

Dr. Alejandro García Flores
Catedrático de posgrado del
Centro de Investigaciones Biológicas



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ALEJANDRO GARCIA FLORES | Fecha:2020-09-29 00:36:29 | Firmante

Ye5ahapKwELLzpkZZFUEjalpU5AWAMY33mwWbc7HeLK+h8E7d9FGHZSQtSHE/AmMSXL9zNL+2SH8mp551gCVSOIDoho4wSjzGd5ThKb71oaEwKX5LFq9wuuo1iOTLGU41h+bUNIMYqW/mhSLWY4rgrHB1CCpEfX5cy5g/9P9aly0wKK8Cc0UFUXHnXDeYT89DIUHSotq1DCPIekgdZSMZsmf3OaWkPCCljxDdcOr2YvXCp7tnfR9V+O+Vxj43yXg/qyLvKZd0jxDQAmx6VcbqeFC5xP7StzPhFQGBJ1IYLNaqoP3jnxxZmVxf+mfWl0DLkK4Y8xv3oFKxmzO9mgA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[oaVqTm](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/X1TFd9ym9fIGSDulrY9yHubAwDzqjEkx>



Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia



Université Toulouse III - Paul Sabatier
Laboratoire Ecologie fonctionnelle et Environnement
(UMR 5175 CNRS-UPS-INPT)
Bâtiment 4R1
118 route de Narbonne
31062 Toulouse cedex 9 - France

Dr. Luc. Legal
Catedrático del posgrado del
Centro de Investigaciones Biológicas

Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia

Dr. José Antonio Guerrero Enríquez
Catedrático de la UAEM



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

JOSE ANTONIO GUERRERO ENRIQUEZ | Fecha:2020-09-26 11:21:45 | Firmante

nLBehkQrQ6DutOvSiy9VsLbcyHMYJU+7lzo00mWyK0EDuFn4wjwLRVsCpyRAwRzcDxXOhbf+wZC0vtsvV06J+UqmeYgmDPwe8nLi1v7u7t8t+A9RSooxTn9/bL1mPbRvXoM
ZQfZpFUK/xjEoluQ1/H0GpG3rZ3Axvq1E+3udqdlq5u51hN7LPMiXqIN0I2xJK13x1ICMI6uA+Bf3qj9UoczRkoVvt2vxHu7U8UUHN7JMRnQhcPy7Tr0AWHudO/n8la/kwSsDHPRe
1enE+VA4ep1NbX6vVWAZBxVhDARZgZq1WbU6L/CheCBtidSbsUewkf9hL8MeIzCxCx46xEw==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



flivcT

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/R3Getw0QAn8H1TRw4yxqWxSTsrS89psi>





Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia

M. en C. Adriana Gabriela Trejo Loyo
Catedrática de posgrado del
Centro de Investigaciones Biológicas



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

ADRIANA GABRIELA TREJO LOYO | Fecha:2020-09-30 11:58:36 | Firmante

ju0FwgnxD5nThAYVJYmpQN6D82B2mufdLImIwNIMC5ozjg07UmfRwc4/SalnuljxwDJ8ldhQCogYQMCUgjb4m36bivDvV7aLB3bpKvIRTT+8jPTnGYnDrmhn4Le1P/kcO1/ZpyZOS
ZvCiX8qxPwq+V7wle34ADZyMj+oPPuVDCUgJ4AWsVfGA0j2zmb/YBjF3hg0gtkbCXrDq/UuSqBaULbS4DDc7A723wXDcaqDsejrxnHb+CCqLxj708c0YbNn4eoXoGtnPhGW+Lz
U6Djan6Ewr76Pp6k/24qQt45Y6dn2lQqSFQj1JoQUEh7iyH3eiYEK5T6EAgDR20LGBTfHA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o
escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



[OjrSXW](#)

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/tTa3Dv4yjoWU2zigIEoE6xbN3L1FF5AY>





UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

POSGRADO

Maestría en Manejo de Recursos Naturales



CENTRO DE
INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS
UAEM

Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia

Dr. Oscar Roberto Dorado Ramírez
Catedrático de la UAEM



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

OSCAR ROBERTO DORADO RAMIREZ | Fecha:2020-09-30 18:18:44 | Firmante

rwea6LK3byO7fhxYmdbSm6A7ld576qJLrZnOBdiK20GfPDPOWse9okfEK2uif9AG3T3ilcAuE8dByQxj/SV2GHVWclPo2fDUxTmQhAYUQHktUMMmGgOEKSSbCz/z+0h3JmcGuO55HJ1e6Gprckm6hy5OYo444L6tVYKwJTbXxT5o85Xfcjt4W05tkfF7NZI4eX3umD2J0mB6embhrlnbszmrHPGS3niYtcF9nwV7jTUVrHfFq0FrKIBb/nRsspHkN3eeFNpbkF+FzBX4odvUNFNWu3z56bXblA7xMRMmnGVk6Xt/kabTebkMA1ukP9X3DcuMw/K8zv0hap0/e0FeA==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



TZ3vpF

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/yYEJ5BgcGsA3krDDhFs2eqdmwTsXeqlU>





Cuernavaca, Mor., 18 de septiembre de 2020.

DR. RUBÉN CASTRO FRANCO
COORDINADOR DE LA MAESTRIA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES
DEL CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS

Por este medio informo a usted que después de revisar el trabajo de tesis intitulado: **El complejo *Vachellia macracantha* (Fabaceae: Mimosoideae) y su relación como hospedero de la mariposa *Baronia brevicornis* (Papilionidae-Baroniinae) en el estado de Morelos, México**, que presenta la alumna **DANIELA GUTIÉRREZ ZARCO**, mismo que constituye un requisito parcial para obtener el grado de MAESTRA EN MANEJO DE RECURSOS NATURALES, lo encuentro satisfactorio por lo que emito mi **VOTO DE APROBACIÓN** para que la alumna continúe con los trámites necesarios para presentar el examen de grado correspondiente.

Sin más por el momento, quedo de usted.

Atentamente
Por una humanidad culta
Una universidad de excelencia

Dra. Dulce María Arias Ataide
Catedrática de la UAEM



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL
ESTADO DE MORELOS

Se expide el presente documento firmado electrónicamente de conformidad con el ACUERDO GENERAL PARA LA CONTINUIDAD DEL FUNCIONAMIENTO DE LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE MORELOS DURANTE LA EMERGENCIA SANITARIA PROVOCADA POR EL VIRUS SARS-COV2 (COVID-19) emitido el 27 de abril del 2020.

El presente documento cuenta con la firma electrónica UAEM del funcionario universitario competente, amparada por un certificado vigente a la fecha de su elaboración y es válido de conformidad con los LINEAMIENTOS EN MATERIA DE FIRMA ELECTRÓNICA PARA LA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE ESTADO DE MORELOS emitidos el 13 de noviembre del 2019 mediante circular No. 32.

Sello electrónico

DULCE MARIA ARIAS ATAIDE | Fecha:2020-09-29 14:36:48 | Firmante

qFkgTrijC0rdHU3nT/x/OoecGxy61SvabiPvgs761zadk//2kCXrS/B7zL9YggBplzoHVhkD34HmdWvAWYaenj96nCXLTCQB7C6gL3TVJWtD3e3PvguhVH7ogYoC5dkg1ZqGA4Pi+8O3iNE8+fgy4qOZ8M+OTyat+ieq1P1eRwX503JkZ1KZyycuCzZGfkqZEm2kv3f7TbR8czMvSEbxjaT/0l2hqlKqJGaktkjPEFskmeTlcY89EquSjFMB9vrio6tzjLDhhEzOCmKvyK02ltovdlIHJvb+OkM3aXPC2AZG/WrppS12Fz9+U03z656lHVWNKgV/DLzwRVPBHSDirg==

Puede verificar la autenticidad del documento en la siguiente dirección electrónica o escaneando el código QR ingresando la siguiente clave:



LrTDpi

<https://efirma.uaem.mx/noRepudio/wVzBxstuVQ7SYwllwINvp7TB0Vcggk7ki>

