



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

**DIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA DE TRICHOPTERA (INSECTA) EN UN
GRADIENTE DE ALTITUD EN LA SIERRA DE JUÁREZ, OAXACA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
MARÍA RAZO GONZÁLEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ, INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.
COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. JUAN MÁRQUEZ LUNA, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

ABRIL 2022



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
SISTEMÁTICA

**DIVERSIDAD Y BIOGEOGRAFÍA DE TRICHOPTERA (INSECTA) EN UN
GRADIENTE DE ALTITUD EN LA SIERRA DE JUÁREZ, OAXACA, MÉXICO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTORA EN CIENCIAS

PRESENTA:
MARÍA RAZO GONZÁLEZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ, INSTITUTO DE ECOLOGÍA A. C.
COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA GABRIELA CASTAÑO MENESES, FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM
DR. JUAN MÁRQUEZ LUNA, UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX.

ABRIL 2022

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN ACADÉMICA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
OFICIO FCIE/DAIP/032/2022
ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
P r e s e n t e

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de noviembre de 2021** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTORA EN CIENCIAS** de la estudiante **RAZO GONZÁLEZ MARÍA** con número de cuenta **98062896** con la tesis titulada: **“Diversidad y biogeografía de Trichoptera (Insecta) en un gradiente de altitud en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México”**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. RODOLFO NOVELO GUTIÉRREZ**:

Presidente: **DR. JOSÉ GUADALUPE PALACIOS VARGAS**
Vocal: **DRA. ALICIA CALLEJAS CHAVERO**
Vocal: **DR. ENRIQUE ARTURO CANTORAL URIZA**
Vocal: **DR. SANTIAGO ZARAGOZA CABALLERO**
Secretario: **DR. JUAN MÁRQUEZ LUNA**

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 15 de febrero de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



Agradecimientos

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo brindado durante mi formación y por promover el desarrollo científico en nuestro país.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el soporte económico que me otorgó durante mis estudios doctorales.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por los apoyos otorgados a través del Programa de Apoyo a Estudios de Posgrado (PAEP), a través de los cuales se realizaron actividades académicas que fortalecieron el desarrollo del proyecto de tesis.

A los miembros de mi comité tutorial, Dra. Gabriela Castaño-Meneses (FC-UNAM), Dr. Rodolfo Novelo Gutiérrez (INECOL) y Dr. Juan Márquez Luna (UAEH) por su constante estímulo y por las valiosas aportaciones que hicieron prosperar este proyecto doctoral.

Agradecimientos a título personal

Quiero agradecer de modo muy especial al Dr. José Arturo Casasola González (UNSIJ), en primer lugar, por haberme contagiado su fascinación por la Sierra de Juárez y luego hacer todo lo que estuvo en sus manos para poder materializar este proyecto, también por su colaboración y compañía en el trabajo de campo, por el acceso a las instalaciones y al equipo de laboratorio durante mi estancia en el Instituto de Estudios Ambientales, y por las incontables molestias de que fue objeto.

A los miembros del jurado de candidatura, Dr. Santiago Zaragoza Caballero (IB-UNAM), Dr. Juan José Morrone Lupi (FC-UNAM), Dr. E. Arturo Cantoral Uriza (FC-UNAM), Dr. Javier Carmona Jiménez (FC-UNAM), quienes con sus comentarios y consejos me incitaron a reflexionar sobre el tema de tesis y mejorar su elaboración.

A los miembros del jurado de examen, Dr. José G. Palacios Vargas (FC-UNAM), Dra. Alicia Callejas Chavero (ENCB-IPN), Dr. Enrique A. Cantoral Uriza (FC-UNAM), Dr. Santiago Zaragoza Caballero (IB-UNAM), y Dr. Juan Márquez Luna (UAEH), por los valiosos comentarios y sugerencias que indudablemente mejoraron el contenido de esta tesis.

Al Dr. José Antonio Gómez Anaya (INECOL), por su asistencia y compañía en el trabajo de campo.

Al Dr. Víctor Aguirre Hidalgo (UNSIJ) por la facilitación del equipo para el registro de la temperatura y la humedad relativa del aire. A la Lic. Loida Eunice Ramírez Montes (UNSIJ) por el préstamo del equipo para el registro de los parámetros físico-químicos del agua. A la Licda. Mireya Martínez Ramírez de la Procuraduría Agraria Residencia Ixtlán de Juárez, por la gestión del permiso para coleccionar en Santiago Cuasimulco.

A los CC. Próspero Jerónimo Ortega, Benjamín Ortega López y Rolando Ignacio Robles, Gerardo Robles Castro, Seguismundo Celis Ignacio, Pedro Sandoval Maldonado (Comisariado de bienes comunales y consejo de vigilancia de Santiago Laxopa); Germán Filiberto Salinas Hernández, Daniel Bautista Playas, Edilberto Hernández Santiago, Iván de Jesús López López, Rutilio Castro López, Enrique López Hernández, Misael Hernández López, Eduardo Hernández López, Saúl López López (Comisariado de bienes comunales y consejo de vigilancia de Santiago Comaltepec); Alfredo Santiago Hernández, Narciso Sánchez, Epifanio Hernández, Braulio Sánchez (Comisariado de bienes comunales de San

Juan Tepanzacoalco); Armando López García, Eugenio López García, Juan López, Alejo, Elias (Agencia de La Esperanza); Ponciano Playas (Agencia de San Martín Soyolapam); Juan López Pérez, Joel López Pérez, Pablo Salinas López, Macario Salinas López, Felipe, Cruz, Zárate, Isidoro P. López Salinas (Agencia de Santiago Cuasimulco y Consejo de Vigilancia); Verónica Hernández Cruz y Juan Santiago Hernández (Ecoturismo de Santa Catarina Lachatao), por los permisos de acceso a sus tierras.

Al Dr. José G. Palacios Vargas (FC-UNAM), la M. en C. Alicia Rojas Ascencio (FC-UNAM) y la Dra. Alicia Callejas Chavero (ENCB-IPN) por otorgarme las facilidades para hacer uso de las instalaciones y equipo en sus respectivos laboratorios. Al Dr. Joaquín Buena-Soria y al Biól. Rafael Barba Álvarez (IB-UNAM) por su colaboración en la identificación de Trichoptera.

A la Dra. Virginia Ramírez Cruz, a los M. en C. Violeta Saraí Jiménez Hernández y Juvenal Aragón Parada, a las Bióls. Gabriel González Adame, María Elena López Martínez, Erika Ruiz Jiménez, Viviana Paz Pérez y Elizabeth Hernández, a todos los profesores de la Universidad de la Sierra Juárez, especialmente a los de la de la licenciatura en Biología, por su compañía y apoyo moral durante el desarrollo de este proyecto.

A mis compañeros y amigos del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Microartrópodos (FC-UNAM): Angela, Daniela, Blanquita, Arturo, Carmen, Elihú y Hugo por todo el apoyo que me han dado y por su amistad. Y del Laboratorio de Ecología Vegetal (ENCB-IPN): Dr. Ricardo González, Dra. Amelia Cornejo, Sonia, Eréndira, Ofelia, Pamela, Montse, Alejandra y Arturo, por hacer que mi estancia fuera de lo más placentera.

A todos aquellos actores que aportaron un granito de arena para alcanzar este logro.

“El suelo, el agua, las montañas, todo es caricia de Dios.”
Papa Francisco, Encíclica Laudato si’

Contenido

Agradecimientos	i
Agradecimientos a título personal	ii
Índice de figuras	vi
Índice de cuadros	ix
Resumen	1
Abstract	3
Introducción general	5
Estructura de la tesis.....	9
Hipótesis.....	10
Objetivo general y particulares.....	11
Área de estudio	12
Capítulo I. Tricópteros (Insecta: Trichoptera) de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: nuevas especies, nuevos registros de distribución, y listado.....	25
Capítulo II. Evaluación preliminar del vuelo nocturno de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en un bosque templado de Oaxaca, México.....	45
Capítulo III. Variación temporal de la diversidad verdadera en ensamblajes de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en un gradiente de elevación en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	64
Capítulo IV. La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera).....	103
Discusión	125
Conclusiones	132
Referencias bibliográficas	133
Apéndice. <i>Atopsyche</i> Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) de México: especies nuevas, redescrición, y clave de identificación	141

Índice de figuras

Localización geográfica de las Sierra de Juárez, Oaxaca, México, y los cinco sitios de muestreo.....	13
Río Soyolapam en febrero y octubre de 2016.....	14
Río Bobo en febrero y octubre de 2016.....	15
Río Yegu-Iag-Lagu en febrero y octubre de 2016.....	16
Río Flor de Azahar en febrero y octubre de 2016.....	16
Río Cascadas de Comaltepec en febrero y octubre de 2016.....	17
Localización del sitio de muestreo en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México.....	23, art. publ.
<i>Wormaldia noveloi</i> sp. nov. genitalia del macho.....	25, art. publ.
<i>Lepidostoma zapoteca</i> sp. nov. genitalia del macho.....	27, art. publ.
<i>Phylloicus gomezi</i> sp. nov. genitalia del macho.....	28, art. publ.
<i>Ochrotrichia buenoi</i> sp. nov. genitalia del macho.....	30, art. publ.
Localización del sitio de estudio en Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México.....	3, art. publ.
Porcentaje acumulado de especies de Trichoptera registrado a lo largo del tiempo...6, art. publ.	
Curvas de acumulación de especies de Trichoptera en Puente de los Trabajos.....	7, art. publ.
Dendrograma basado en datos de presencia/ausencia de las especies registradas durante el periodo de recolección.....	8, art. publ.
Análisis de discriminantes basado en la abundancia promedio de cada especie en relación con la temperatura y la humedad relativa.....	8, art. publ.
Curva de rango-abundancia donde se muestra la abundancia de las especies de tricópteros en Puente de los Trabajos.....	9, art. publ.
Abundancia promedio por intervalo de muestreo.....	9, art. publ.
Abundancia promedio por intervalo de muestreo.....	10, art. publ.
Abundancia relativa de sexos por intervalo de muestreo.....	10, art. publ.
Abundancia relativa de sexos por especie.....	11, art. publ.
Correlación entre la abundancia relativa, la riqueza, la temperatura y la humedad relativa.....	11, art. publ.

Localización geográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, y los cinco sitios de estudio.....	68
Dendograma basado en el índice de Jaccard y UPGMA que representa las relaciones faunísticas entre los ríos muestreados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	79
Curva de acumulación de especies de Trichoptera de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	80
Diversidad verdadera de tricópteros en la Sierra de Juárez.....	81
Variación temporal de la diversidad verdadera de tricópteros, observada y esperada en la Sierra de Juárez.....	82
Análisis discriminante basado en la abundancia de diferentes taxones y diferentes temporadas en relación con la temperatura y la humedad relativa en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	85
Localización geográfica de los cinco sitios de estudio en la Sierra de Juárez.....	8, art. publ.
Provincia biogeográficas de México.....	9, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el primer análisis PAE-PCE.....	9, art. publ.
Trazo generalizado I.....	9, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el segundo análisis PAE-PCE.....	11, art. publ.
Trazo generalizado II.....	11, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el tercer análisis PAE-PCE.....	11, art. publ.
Trazos generalizados III y IV.....	11, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el cuarto análisis PAE-PCE.....	12, art. publ.
Trazo generalizado V.....	12, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el quinto análisis PAE-PCE.....	12, art. publ.
Trazo generalizado VI.....	12, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el sexto análisis PAE-PCE.....	13, art. publ.
Trazo generalizado VII.....	13, art. publ.
Cladograma de consenso estricto obtenido en el séptimo análisis PAE-PCE.....	13, art. publ.
Trazo generalizado VIII.....	13, art. publ.
Trazos generalizados y nodo panbiogeográfico identificado en la Sierra de Juárez.....	14, art. publ.

Atopsyche (Atopsyche) jujmi sp. nov. Genitalia del macho: A. vista lateral, B. vista ventral, C. aparato fálico, vista lateral, D. vista dorsal.....3, art. publ.

Atopsyche (Atopsyche) bifurcata sp. nov. Genitalia del macho: A. vista lateral, B. vista ventral, C. aparato fálico, vista lateral, D. vista dorsal.....5, art. publ.

Atopsyche (Atopsyche) Pilcomayo Schmid, 1989. Genitalia del macho: A. vista lateral, B. vista ventral, C. aparato fálico, vista lateral, D. vista dorsal.....6, art. publ.

Índice de cuadros

Familias y especies de tricópteros registrados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	7
Especies de Trichoptera registradas en Puente de los Trabajos, Santa Catarina Lachatao, Oaxaca.....	5, art. publ.
Valores promedio, error estándar, máximos y mínimos de la temperatura ambiental y de la humedad relativa de los cinco ríos en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	72
Valores de <i>F</i> del ANOVA para evaluar los efectos de la temporada, el río y la interacción (temporada por río), sobre la temperatura y la humedad relativa en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	73
Riqueza y composición de los ensamblajes de Trichoptera adultos en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	74
Riqueza observada, estimada y exclusiva, y diversidad verdadera observada y estimada de Trichoptera en un gradiente de altitud en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	78
Riqueza registrada (<i>S</i>), parámetros y predicciones del modelo de acumulación de especies por temporada en cinco ensamblajes en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	80
Valores de la diversidad beta global, el reemplazo de especies y las diferencia en riqueza entre los ensamblajes de tricópteros de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	82
Valores de la diversidad beta total entre los ensamblajes de tricópteros, en las temporadas de nortes y de lluvias, en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	83
Valores de <i>F</i> del ANOVA para evaluar los efectos de la temporada, el río y la interacción, sobre la riqueza y la abundancia totales de tricópteros en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	84
Coefficientes de correlación múltiple entre la temporada, el sitio, la riqueza total y la abundancia total de tricópteros en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	84
Sitios de estudio en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	4, art. publ.
Matriz básica de datos de las especies de tricópteros de la Sierra de Juárez y su ubicación en provincias biogeográficas.....	5, art. publ.
Trazos generalizados de Trichoptera de la Sierra de Juárez, Oaxaca.....	10, art. publ.
Características ambientales, riqueza y diversidad de los sitios muestreados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.....	124

Resumen

Trichoptera constituye el orden más diverso entre los insectos exclusivamente acuáticos. Es un grupo con una gran diversidad ecológica, morfológica y evolutiva. No obstante, lo que se conoce en México sobre ellos se relaciona principalmente con la sistemática y la taxonomía del grupo, además de que otro tipo de estudios son escasos. En un esfuerzo de contribuir al conocimiento de los tricópteros en México, en este estudio se propuso evaluar los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad espacio-temporalmente, así como analizar la distribución geográfica de las especies registradas en la Sierra de Juárez en Oaxaca, para revelar sus patrones de distribución. En tal sentido se hicieron muestreos de reconocimiento mediante los cuales se pudo inferir una alta riqueza (capítulo I) y se estandarizó el tiempo óptimo de muestreo (capítulo II), sentando las bases para valorar la variación de la diversidad en el tiempo y en el espacio, en relación con la temperatura del aire y la humedad relativa (capítulo III). Finalmente se analizaron los datos de distribución geográfica para poner de manifiesto los patrones biogeográficos que siguen los tricópteros registrados (capítulo IV).

El primer indicio de la enorme diversidad que aloja la Sierra de Juárez fue el registro de 150 especies que representan el 26.18% de la diversidad nacional, concentrada en apenas el 0.09% de su territorio; aunado a ello, el hallazgo de 17 especies nuevas, así como varios registros de distribución nuevos y adicionales para el estado de Oaxaca (capítulo I, II y III). La temperatura y la humedad relativa mostraron correlación significativa negativa y positiva, respectivamente, con la altitud. En lo general, la riqueza y la abundancia mostraron una tendencia a disminuir, conforme aumenta la altitud del gradiente, también mostraron una variación temporal siendo mayores en la temporada de lluvias. De acuerdo con los estimadores de riqueza, se obtuvo entre 88.06% y 88.72% de la riqueza teórica. La diversidad alfa verdadera fue mayor en el río Flor de Azahar, uno de los pisos altitudinales intermedios. La alta disimilitud que mostraron los ensamblajes, entre sitios y entre temporadas, se explica por la presencia de un alto porcentaje de especies exclusivas (65.25%) que se traduce en el reemplazo de especies alto, y en menor medida, en las diferencias en la riqueza entre ensamblajes, ambos componentes de la diversidad beta. Como se esperaba, la temperatura fue el factor más importante para explicar los patrones de diversidad de tricópteros observados (capítulo III).

En el capítulo IV se estudió la distribución geográfica de los tricópteros y se detectaron algunos patrones de distribución que coincide con aquellos registrados previamente mediante el estudio de otros taxones animales y vegetales; asimismo, además de reconocer patrones de distribución no reportados anteriormente. Estos resultados ponen de manifiesto que la historia biogeográfica de la Sierra de Juárez es mucho más compleja de lo que hasta ahora se sabía y provee argumentos fuertes para promover en dicha región, la fundación de un área natural protegida de la magnitud incluso de una reserva de la biósfera.

Nuestros hallazgos indican que tanto los factores ecológicos como los históricos son responsables, a diferentes escalas, de la enorme diversidad registrada y de la estructuración de los ensamblajes de tricópteros que se observaron en cada uno de los ríos. Es necesario continuar explorando otros factores ambientales para comprender mejor su dinámica y cómo afectan a los ensamblajes de tricópteros, así como para generar información que sirva como herramienta para enfrentar las amenazas a la biodiversidad.

Abstract

Trichoptera constitutes the most diverse order among the insects exclusively aquatic. It's a group with great ecological, morphological and evolutionary diversity. However, what is known in Mexico about them is mainly related to the systematics and taxonomy of the group, and other studies are scarce. In an effort to contribute to the knowledge of caddisflies in Mexico, this study proposed to evaluate the alpha, beta and gamma components of the spatio-temporal diversity, as well as to analyze the geographic distribution of the species recorded in the Sierra de Juárez in Oaxaca to reveal their distribution patterns. In this sense, exploratory sampling was carried out to infer a high richness (chapter I) and the optimal sampling time was standardized (chapter II), laying the groundwork for assessing the variation of diversity in time and space, in relation to air temperature and relative humidity (chapter III). Finally, geographic distribution data were analyzed to highlight the biogeographical patterns followed by Trichoptera recorded (Chapter IV).

The first evidence of the enormous diversity of the Sierra de Juárez was the record of 150 species representing 26.18% of the diversity of the country, concentrated in only 0.09% of its territory; in addition, 17 new species were found, and several new and additional distribution records for the Oaxaca state are provided (Chapter I, II and III). Temperature and relative humidity showed significant negative and positive correlations, respectively, with altitude. In general, richness and abundance showed a tendency to decrease as gradient altitud increases, and also showed temporal variation, being higher in the rainy season. According to the richness estimators, between 88.06% and 88.72% of the theoretical richness was obtained. True alpha diversity was higher in Flor de Azahar stream, one of the intermediate altitudinal levels. The high dissimilarity shown by the assemblages, between sites and between seasons is explained by the presence of a high proportion of exclusive species (65.25%) which translates into high species replacement, and to a lesser extent, differences in richness between assemblages, both components of beta diversity. As expected, temperature was the most important factor in explaining the observed patterns of Trichoptera diversity (Chapter III).

In Chapter IV the geographic distribution of caddisflies was studied and some distribution patterns were detected that coincide with those previously recorded through the study of other animal and plant taxa; as well as recognizing previously unreported distribution

patterns. These results demonstrate that the biogeographic history of the Sierra de Juárez is much more complex than previously known and provide strong arguments for its inclusion in a protected area.

Our findings indicate that both ecological and historical factors are responsible, at different scales, for the enormous diversity recorded and the structuring of caddisflies assemblages observed in each of the streams. Further exploration of other environmental factors is needed to better understand their dynamics and how they affect Trichoptera assemblages, as well as to generate information to serve as a tool to address threats to biodiversity.

Introducción general

Los insectos del orden Trichoptera tienen una longitud de 3 a 30 mm y se asemejan a los lepidópteros conocidos como palomillas (Ross, 1944). Son insectos holometábolos y su nombre hace alusión a las sedas que presentan las alas de los adultos (*trichos* = pelo, *pteron* = ala), los cuales tienen una vida media de un mes (Ross, 1944; Ward, 1992). Los tricópteros han evolucionado hasta llegar a ser el orden más diverso de insectos acuáticos (Bueno-Soria, 1996). Actualmente se conocen más de 16,260 especies a nivel mundial (Morse, 2021). En México, se tiene registro de 573 especies, de las cuales 133 se encuentran en el estado de Oaxaca, ubicándolo en el tercer lugar de riqueza (Bueno-Soria, 2010a; Razo-González, 2018; Razo-González et al., 2020), después de Veracruz y Chiapas. No obstante, queda mucho trabajo por hacer, evidencia de ello es la continuidad con que se describen especies nuevas de este orden. Tan solo en los últimos 20 años se han descrito 109 especies nuevas para México, que representan el 19% de la riqueza nacional actual.

Existen varios trabajos que abordan el estudio de la distribución de los tricópteros, entre otros macroinvertebrados, para la caracterización de cuerpos de agua, tanto lóticos como lénticos, pero la mayor parte de ellos se han realizado en Norteamérica y Europa, incluyendo aquellos que analizan gradientes altitudinales (Basaguren et al., 1991; Ortlepp et al. 1991). En México, el conocimiento de los tricópteros se concentra en la sistemática y taxonomía del orden, mientras que los estudios ecológicos son escasos y no se ha generado información respecto a los gradientes ambientales.

La diversidad de especies deriva de las interacciones ecológicas que se establecen entre la mismas especies, de las relaciones que guardan con el ambiente, y de la historia evolutiva y biogeográfica tanto de las áreas como de la biota que las habitan (Halfpter y Moreno, 2005). Para deducir la contribución de esos elementos, es preciso el estudio conjunto de los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad (Halfpter y Moreno, 2005). El componente alfa se define como la riqueza de especies en una comunidad (Whittaker, 1960) y se puede traducir como el reflejo de las relaciones ecológicas que ocurren en un espacio particular (Halfpter y Moreno, 2005). El concepto de diversidad beta no es sencillo de definir pero representa el grado de cambio o reemplazo en la composición de las especies entre comunidades ubicadas en diferentes localidades (Whittaker, 1960), como resultado de la

interrelación de factores ambientales, espaciales e históricos (Breda et al., 2020). La diversidad gamma es la riqueza de especies de un conjunto de localidades que integran un paisaje (Whittaker, 1960).

A pesar de los esfuerzos de varios investigadores por conocer la riqueza biológica de Oaxaca, existe un gran desconocimiento de la misma (González-Pérez et al., 2004). Los insectos del orden Trichoptera no son la excepción, ya que la mayoría de los registros con que se cuenta son producto de colectas ocasionales. En un trabajo reciente (Razo-González, 2018) se describieron 4 especies nuevas, diecinueve especies se registran por primera vez para Oaxaca y se amplió el conocimiento de la distribución de otras catorce especies. Por otro lado, Razo-González et al. (2020) reportaron por primera vez en el estado de Oaxaca a las especies *Limnephilus tulatus* Denning, 1962 y *Polycentropus casicus* Denning y Sykora, 1966, dando a conocer los patrones de actividad de vuelo nocturno de los tricópteros en el área de Santa Catarina Lachatao.

La Sierra de Juárez se ubica en la zona centro-norte del estado de Oaxaca, forma parte de la Región Terrestre Prioritaria de México de las Sierras del norte de Oaxaca-Mixe (Arriaga et al., 2000), caracterizada por presentar una gran diversidad de ambientes derivados de su fisiografía compleja, además de ser importante por poseer altos puntajes de valor para la conservación, especialmente por su diversidad ecosistémica, la presencia de endemismos y su riqueza específica, entre otros aspectos (Arriaga et al., 2000). Asimismo, la Sierra de Juárez forma parte de la zona de Transición Mexicana (Morrone, 2004), especialmente interesante por presentar una alta mezcla de elementos de afinidad Neártica y Neotropical (Bueno-Soria y Barba-Álvarez, 1992). En ella confluyen varias provincias biogeográficas (Morrone, 2004; Morrone y Márquez, 2008), por lo que Morrone y Márquez (2008) la catalogaron provisionalmente como un nodo panbiogeográfico. Posteriormente, León-Paniagua y Morrone (2009) analizaron varios taxones de vertebrados mediante biogeografía cladística, encontrando que en las tierras altas de Oaxaca, en las que se incluye la Sierra de Juárez, convergen dos componentes bióticos y sugieren la realización de más estudios en el área para comprender la diversificación biótica de esta zona. Mediante diversos estudios se ha demostrado que la Sierra de Juárez es un área que alberga una diversidad alta en diferentes grupos biológicos como musgos (Hernández-Rodríguez y Aguirre-Hidalgo, 2020), helechos y licofitas (Hernández-Rojas et al., 2018), plantas vasculares (Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010), salamandras

Cuadro 1. Tricópteros registrados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.

Especies	Referencia
Calamoceratidae	
<i>Baniallarga mexicana</i> Prather, 2004	Prather, 2004
Glossosomatidae	
<i>Protophila pseudopiacha</i> Bueno-Soria 1984	Bueno-Soria, 1984
Helicopsychiade	
<i>Helicopsyche borealis</i> (Hagen) 1861	Fernández-Gama, 1991
<i>Helicopsyche planata</i> Ross 1956	Fernández-Gama, 1991
Hydrobiosidae	
<i>Atopsyche pilcomayo</i> Schmid 1989	Schmid, 1989
Hydropsychidae	
<i>Centromacronema oaxacensis</i> Bueno-Soria 1999	Flint et al., 1999
<i>Leptonema championi</i> Mosely, 1933	Flint et al., 1987
<i>Leptonema pinotepa</i> Bueno-Soria, Santiago-Fragoso, Barba-Álvarez, 2001	Bueno-Soria et al., 2001
Hydroptilidae	
<i>Metrichia yavesia</i> Bueno-Soria, 2002	Bueno-Soria, 2002
<i>Neotrochia yavesia</i> Bueno-Soria 2010	Bueno-Soria, 2010b
<i>Ochrotrichia catarina</i> Bueno-Soria y Holzenthal, 2004	Bueno-Soria y Holzenthal, 2004
<i>Ochrotrichia ildria</i> Denning y Blickle, 1972	Bueno-Soria, 2009
<i>Ochrotrichia unicornia</i> Bueno-Soria y Holzenthal, 2004	Bueno-Soria y Holzenthal, 2004
<i>Ochrotrichia yavesia</i> Bueno-Soria, 2009	Bueno-Soria, 2009
<i>Ochrotrichia yetla</i> Bueno-Soria 2009	Bueno-Soria, 2009
Lepidostomatidae	
<i>Lepidostoma catarina</i> Bueno-Soria, Santiago-Fragoso, Barba-Álvarez 2001	Bueno-Soria et al., 2001
<i>Lepidostoma ibarrai</i> Bueno-Soria et al. 2004	Bueno-Soria et al. 2004
Leptoceridae	
<i>Nectopsyche argentata</i> Flint 1991	Holzenthal, 1995
<i>Triaenodes flintorum</i> Holzenthal y Andersen 2004	Holzenthal y Andersen, 2004
<i>Triaenodes oaxacensis</i> Holzenthal y Andersen 2004	Holzenthal y Andersen, 2004
<i>Triplectides flintorum</i> Holzenthal 1988	Holzenthal 1988
Odontoceridae	
<i>Marilia flexuosa</i> Ulmer 1905	Bueno-Soria y Rojas-Ascencio, 2004
<i>Marilia spangleri</i> Bueno-Soria y Rojas-Ascencio 2004	Bueno-Soria y Rojas-Ascencio, 2004
Philopotamidae	
<i>Chimarra barrettae</i> (Banks) 1900	Flint, 1998
<i>Chimarra bicolor</i> (Banks) 1901	Blahnik, 1998
<i>Chimarra mexicana</i> (Banks) 1900	Flint, 1998
<i>Chimarra oaxaca</i> Blahnik 1998	Blahnik, 1998
<i>Wormaldia luma</i> Bueno-Soria y Holzenthal, 1986	Bueno-Soria y Holzenthal, 1986
Polycentropodidae	
<i>Polycentropus aliciae</i> Barba-Álvarez y Bueno-Soria 2005	Barba Álvarez y Bueno-Soria, 2005
<i>Polycentropus giovannae</i> Barba-Álvarez y Bueno-Soria 2005	Barba Álvarez y Bueno-Soria, 2005
<i>Polycentropus mixteco</i> Barba-Álvarez y Bueno-Soria, 2005	Barba Álvarez y Bueno-Soria, 2005
<i>Polycentropus palmitus</i> Flint 1967	Barba-Álvarez, 1991

(Parra-Olea et al., 2005) y avispas gallícolas (Rodríguez-Rivera et al., 2017), por ejemplo. Algunas de estas especies, están catalogadas dentro de alguna categoría de riesgo como son: tapir, jaguar, mono araña, 18 especies de aves (Ayuntamiento de San Pedro Yólox, 2008), venado cola blanca, tepezcuintle, puma (Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010) y palo de zopilote (Pascual-Mendoza et al., 2020), entre otras.

En lo relativo a la riqueza de Trichoptera en la Sierra de Juárez, la mayoría de las especies se han obtenido a través de colectas puntuales y se reportan en revisiones a nivel de género o en descripciones de especies nuevas (Cuadro 1.)

Dada la carencia de trabajos que aborden de manera sistemática el estudio de los tricópteros en el estado de Oaxaca (Bueno-Soria com. pers.), y particularmente en la Sierra de Juárez, en el presente estudio se propuso investigar los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad de este grupo en dicha región, mediante el análisis de cinco ensamblajes (*sensu* Fauth et al., 1996) ubicados en distintos cuerpos de agua, distribuidos en un gradiente de altitud, y analizar la distribución geográfica de las especies registradas para identificar sus patrones de distribución.

Estructura de la tesis

En este trabajo se describe la estructura de cinco ensamblajes de tricópteros, en la vertiente oriental de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Se describen los patrones de sus ensamblajes, y se evalúa la relación entre la diversidad y su abundancia, con la temperatura ambiental y la humedad relativa, variables que se han mostrado de primordial importancia en la modelación de las comunidades de insectos acuáticos (Waringer, 1991; Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010; Hirabayashi et al., 2011). También se exploran las relaciones biogeográficas de los tricópteros colectados.

La tesis está compuesta por nueve apartados, una introducción general, una sección en donde se describe a detalle la zona de estudio, cuatro capítulos que corresponden a artículos publicados o enviados para su publicación, una discusión general, conclusiones y un apéndice. El primer capítulo integra la información, obtenida mediante varias salidas al campo, que sentó las bases para el diseño del presente proyecto. En el capítulo II se documentan los patrones de vuelo nocturno de los tricópteros atraídos por trampas de luz negra y se evalúa el efecto de la temperatura y la humedad relativa sobre la actividad de vuelo. En el capítulo III se describe la estructura de cinco ensamblajes de tricópteros distribuidos en un gradiente altitudinal, en términos de la diversidad alfa, beta y gamma. También se analizan la composición y abundancias para identificar patrones espacio-temporales en función de la similitud de los ensamblajes, y se valora su relación con factores abióticos. En el capítulo IV se examinan los patrones de distribución de las especies de tricópteros registradas en la Sierra de Juárez, mediante un análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres, y se presentan los trazos generalizados y el nodo panbiogeográfico detectado. Al final se exponen una discusión y conclusiones donde se integran los resultados de los capítulos presentados y se proponen líneas de investigación para dar continuidad a este trabajo. También se incluyó un apéndice en el que se describieron dos especies nuevas del género *Atopsyche* halladas durante el desarrollo de la investigación, y se sintetizó la información referente al género para México.

Hipótesis

Las hipótesis que se exploraron en este proyecto son las siguientes: Al estudiar la diversidad en gradientes altitudinales se han observado diversos patrones, algunos trabajos han demostrado que la diversidad se correlaciona positivamente con la altitud (Henriques-Oliveira y Nessimian 2010), en otros estudios se ha observado un patrón aparentemente opuesto en que la mayor diversidad se registra en las altitudes más bajas (Miserendino y Brand, 2007; Wigger et al., 2015), y en algunos trabajos más, la mayor diversidad se concentra en la región intermedia del gradiente, mientras que en las altitudes bajas y altas la diversidad es menor (Malicky y Chantaramongkol, 1993; Kučinić et al., 2011), de manera que esperamos registrar uno de tres patrones, ya sea, que los sitios de muestreo ubicados en los pisos altitudinales más altos presenten mayor abundancia y riqueza, que los sitios de menor altitud ostenten la mayor diversidad, o que la diversidad se concentre en la región intermedia del gradiente; b) se espera que, como consecuencia de la heterogeneidad ambiental que presenta la Sierra de Juárez (CONABIO, 1998), la estructura y composición de los ensamblajes de tricópteros sean distintos entre sitios de muestreo, debido a diferencias latitudinales, altitudinales, temporales y climáticas; y c) en vista de la compleja historia geomorfológica y evolutiva de la Sierra de Juárez, de su ubicación dentro de la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2004) y de que en ella convergen varias provincias biogeográficas (Morrone y Márquez, 2008; Morrone, 2019), es de esperar que todo ello se vea reflejado en la presencia de componentes bióticos con distintos orígenes.

Objetivos

Objetivo general

Analizar la diversidad de insectos del orden Trichoptera en un gradiente de altitud, en términos de la diversidad alfa, beta y gamma, así como analizar la distribución geográfica de las especies de tricópteros de la vertiente oriental de la Sierra de Juárez, Oaxaca.

Objetivos particulares

- Actualizar el conocimiento taxonómico de los Trichoptera en la Sierra de Juárez (Capítulo I, II y III).
- Documentar la actividad de vuelo nocturno de los tricópteros atraídos a trampas de luz para identificar el/los periodos de mayor actividad (Capítulos II y III).
- Evaluar el efecto de la temperatura ambiental y la humedad relativa sobre los ensamblajes de dichos insectos (Capítulos II y III).
- Describir la estructura de cinco ensamblajes del orden Trichoptera en igual número de sitios de muestreo, en términos de su composición, riqueza y diversidad (Capítulo III).
- Estimar la diversidad alfa de Trichoptera en los cinco sitios de muestreo, en las temporadas de nortes y de lluvias, y estimar la diversidad beta y gamma (Capítulo III).
- Analizar la distribución geográfica de las especies registradas para identificar los trazos generalizados y nodos panbiogeográficos (si es que los hay) (Capítulo IV).

Área de estudio

La Sierra de Juárez se encuentra al norte de Oaxaca, dentro de la Zona de Transición Mexicana (Morrone, 2004), en las provincias de la Cuenca del Balsas, la Sierra Madre del Sur y la Veracruzana (Morrone, 2019). En la región predomina el clima templado, aunque a una escala más local se presenta un mosaico de climas, que van desde semicálidos húmedos y subhúmedos, a semifríos y templados húmedos en las partes más altas (Trejo, 2004), asociados a un gradiente de temperatura y de tipos de vegetación particulares, en donde el bosque de pino es el de mayor extensión seguido por la selva alta perennifolia y el bosque mesófilo de montaña, entre otros (Arriaga et al., 2000). La temperatura media anual oscila entre 12° y 18° C, pero a altitudes mayores puede llegar a ser menor de 12° C y presentarse heladas. La precipitación varía de 800 a 1200 mm anuales, con un régimen de lluvias en verano.

Sitios de estudio

Para registrar la diversidad de Trichoptera en la Sierra de Juárez, se realizaron dos muestreos en 2016, uno en la época de nortes (febrero) y otro en la temporada de lluvias (octubre). Los cinco sitios de muestreo estudiados (Fig. 1) corresponden a diferentes ríos distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal que va de los 136 msnm (Río Soyolapam) a los 2432 msnm (Cascadas de Comaltepec). Dichas corrientes se ubican en la región hidrológica Papaloapan (28) y en las cuencas de los ríos Valle Nacional y Playa Vicente.



Figura 1. Localización geográfica de las Sierra de Juárez, Oaxaca, México, y los cinco sitios de muestreo. RS, río Soyolapam; RB, río Bobo; CC, Cascadas de Comaltepec; RY, río Yegu-Iag-Lagu; FA, río Flor de Azahar. En rojo, subcuenca del río Valle Nacional; en azul, subcuenca del río Playa Vicente. Mapa modificado de Google Earth Pro.

Río Soyolapam (RS). El sitio de colecta sobre este río se ubica en las coordenadas geográficas 17°41'47'' N y 96°16'54'' W, a 136 msnm (Fig. 2), siendo la localidad de menor altitud. Se encuentra en las orillas de la comunidad de San Martín Soyolapam, perteneciente al municipio de Santiago Comaltepec. Su clima es cálido-húmedo con lluvias entre verano e invierno y temperatura media anual de 24.9°C. La precipitación oscila entre los 3000 y los 3500 mm anuales. La vegetación dominante es la selva alta perennifolia (Luengas-López, 2007; Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010) con vegetación secundaria. En la vegetación arbórea se pueden encontrar *Ficus insípida* Willd., *Cecropia mexicana* Hemsl. y *Cedrus* sp., entre otras especies. En algunas secciones la vegetación original ha sido intercalada con cultivos y terrenos de pastoreo. El cauce del río no está encajonado, cuenta con algunos tramos sombreados por la vegetación ribereña y otros expuestos al sol, es un río profundo, con rocas, cantos rodados y arena, presenta zonas de remanso y de rápidos. Es un río de quinto orden (INEGI, 2020) afectado moderadamente por las actividades domésticas, así como por la ganadería y la agricultura (Luengas-López, 2007). El lecho presenta rocas, grava, arena y limo, con zonas de rápidos río arriba y río debajo del sitio de muestreo.



Figura 2. Río Soyolapam en febrero (izquierda) y octubre de 2016 (derecha). Fotos María Razo.

Río Bobo (RB). El área de colecta sobre el río se localiza en las coordenadas 17°39'23'' N y 96°23'43'' W, a 460 msnm (Fig. 3), en la colindancia de los municipios de Santiago Comaltepec y San Pedro Yoloix, perteneciendo a este último. El clima es cálido-húmedo con lluvias en verano (García, 2004), con una precipitación anual que va de los 2500 a los 3000 mm (INEGI, 2009a) y temperatura media anual de 30°C. La vegetación que predomina es la selva alta perennifolia (INEGI, 2009a; Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010) en donde se pueden distinguir las especies vegetales *Cecropia obtusifolia* Bertol., *Sapium lateriflorum* Hemsl., *Persea pallescens* (Mez) Lorea-Hern., *Sloanea medusula* K. Schum. y Pittier, *Tillandsia multicaulis* Steud., *Peperomia conocarpa* Trel., entre otras (García-Leyva, 2019). Es un río de cuarto orden (INEGI, 2020), de cauce amplio con zonas de flujo lento y varios rápidos. El substrato en el sitio de colecta, está conformado por rocas, grava, arena, limo y acúmulos de materia vegetal.



Figura 3. Río Bobo en febrero (izquierda) y octubre de 2016 (derecha). Fotos María Razo.

Río Yegu-Iag-Lagu (RY). El sitio de muestreo se encuentra en las coordenadas 17°24'18.7'' N y 96°22'15.6'' W, a 1320 msnm (Fig. 4). Se localiza cerca de la localidad San Juan Tepanzacoalco perteneciente al municipio de San Pedro Yaneri. El clima en el sitio de estudio es semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (INEGI, 2009b), con una precipitación de 1200 a 3000 mm al año (Consejo municipal de desarrollo rural sustentable de San Pedro Yaneri, Ixtlán, Oaxaca, 2008). La vegetación dominante es el bosque de encino (Bolaños-Méndez, 2012), sin embargo, en la cañada donde se ubica el sitio de estudio, existe bosque mesófilo de montaña donde las especies dominantes son *Liquidambar styraciflua* L. y *Pinus strobus* var. *Chiapensis* Martínez (Bolaños-Méndez, 2012). El río corre dentro de una barranca, cubierto por la vegetación ribereña, es un río de segundo orden (INEGI, 2020) alterado, aunque no de manera notoria, por actividades asociadas con la agricultura y la ganadería (Ayuntamiento municipal de San Pedro Yaneri, 2012). El sustrato está conformado por rocas, cantos rodados, grava y bancos de materia vegetal, principalmente; con varios rápidos y pocas áreas de remanso.



Figura 4. Río Yegu-Iag-Lagu en febrero (izquierda) y octubre de 2016 (derecha). Fotos María Razo.

Río Flor de Azahar (FA). El sitio de muestreo se ubica en las coordenadas $17^{\circ}13'21.1''$ N y $96^{\circ}19'39''$ W, a una altitud de 1967 msnm (Fig. 5). Este río pertenece al municipio Santiago Laxopa. El clima de la región es templado-húmedo con abundantes lluvias en verano. La precipitación está en el rango de los 800 a los 1200 mm anuales (INEGI, 2009c). La temperatura media anual es de 22.5°C (Ayuntamiento municipal de Santiago Laxopa, 2011). La vegetación dominante es el bosque de encino-pino. Es un río de segundo orden (INEGI, 2020), sombreado por la vegetación circundante. El sustrato está compuesto por rocas, cantos, grava y algunas zonas con limo y cúmulos de materia vegetal. El río está encañonado y presenta zonas de corriente lenta y de rápidos.



Figura 5. Río Flor de Azahar en febrero (izquierda) y octubre de 2016 (derecha). Fotos María Razo.

Cascadas de Comaltepec (CC). La zona de muestreo en el río se localiza en las coordenadas 17°35'15'' N y 96°29'35'' W, a 2432 msnm (Fig. 6). El clima de la zona es templado-húmedo con abundantes lluvias en verano y la vegetación se caracteriza por la presencia de pinos y encinos. La precipitación oscila entre 2000 y 2500 mm (Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010). Ésta es una corriente de agua de primer orden (INEGI, 2020) casi prístino cubierto principalmente por la vegetación ribereña conformada principalmente por arbustos grandes y árboles, la cual muestra un buen estado de conservación. El cauce es poco profundo y angosto, el lecho está compuesto por rocas, cantos rodados, grava y algunas zonas con cúmulos de materia vegetal. Se presentan algunas zonas de remanso y numerosos rápidos.



Figura 6. Río Cascadas de Comaltepec en febrero (izquierda) y octubre de 2016 (derecha). Fotos María Razo.

Literatura citada

- Arriaga L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loa. (Coordinadores). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Ayuntamiento municipal de San Pedro Yólox, Oaxaca. 2008. *Plan municipal de desarrollo rural sustentable 2009-2019*. 168 p.
- Ayuntamiento municipal de San Pedro Yaneri, Oaxaca. 2012. *Plan municipal de desarrollo 2011-2013*. 173 p.
- Ayuntamiento de Santiago Comaltepec; Ixtlán, Oaxaca. 2010. *Plan municipal de desarrollo Santiago Comaltepec, Ixtlán, Oaxaca*. 129 p.
- Ayuntamiento de Santiago Laxopa; Ixtlán, Oaxaca. 2011. *Plan municipal de desarrollo Santiago Laxopa, Ixtlán, Oaxaca*. 74 p.
- Barba-Álvarez, R. E. 1991. *Revisión taxonómica del género Polycentropus Curtis para México (Trichoptera: Polycentropodidae)*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 98 p.
- Barba-Álvarez, R. E. y J. Bueno-Soria. 2005. New species of the genus *Polycentropus* (Trichoptera: Polycentropodidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 107: 663-670.
- Basaguren, A., M. Cacho y E. Orive. 1991. Ordination of small fast-running rivers by means of selected taxa of Plecoptera, Ephemeroptera and Trichoptera. *Verhandlungen. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 24: 1979-1981.
- Blahnik, R. J. 1998. A revision of the Neotropical species of the genus *Chimarra*, subgenus *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae) *Memories of the American Entomological Institute*, 59: 1-318.
- Bolaños-Méndez, M. 2012. *El valor de los cafetales del Rincón de Ixtlán como instrumento para ampliar las actividades de la conectividad del Corredor Biológico Mesoamericano en el estado de Oaxaca*. Informe final. México. 159 pp.

- Breda, M., R. M. Restello, R. Giovenardi, A. P. Vizzotto, B. Soares y L. U. Hepp. 2020. Alpha and beta diversities of Trichoptera (Insecta) assemblages in natural and rural subtropical streams. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 32: 1-11.
- Bueno-Soria, J. 1984. Three new species of the genus *Protoptila* from Mexico and Costa Rica (Trichoptera: Glossosomatidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 97:392-394.
- Bueno-Soria, J. 1996. *Trichoptera*. pp. 502-511. En: Llorente-Bousquets, J., A. N García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.). Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México I: Hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de Biología, UNAM, México.
- Bueno-Soria, J. 2002. The genus *Metrichia* Ross (Trichoptera: Hydroptilidae) from México. *Transactions of the American Entomological Society*, 128: 223-243.
- Bueno-Soria, J. 2009. A review of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Central America. *Transactions of the Entomological Society*, 135: 59-160.
- Bueno-Soria, J. 2010a. *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. 228 p.
- Bueno-Soria, J. 2010b. Some new Trichoptera (Glossosomatidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae and Polycentropodidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 112, 22-31.
- Bueno-Soria, J. y R. W. Holzenthal. 1986. Estudios en insectos acuáticos V: Descripción de tres nuevas especies de tricópteros de México (Trichoptera: Philopotamidae). *Anales del Instituto de Biología, UNAM, serie Zoológica*, 57: 137-144.
- Bueno-Soria, J. y R. W. Holzenthal. 2004. New species of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Panama. *Transactions of the American Entomological Society*, 130: 245-269.
- Bueno-Soria, J. y A. Rojas-Ascencio. 2004. New species and distribution of the genus *Marilia* Müller (Trichoptera: Odontoceridae) in Mexico and Central America. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 106: 679-696.

- Bueno-Soria, J., S. Santiago-Fragoso y R. Barba-Álvarez. 2001. Studies in aquatic insects, XVIII: new species and new record of caddisflies (Trichoptera) from Mexico. *Entomological News*, 112: 145-158.
- Bueno-Soria, J., S. Santiago-Fragoso y R. Barba-Álvarez. 2004. More new Trichoptera from Mexico and Panama. *Transactions of the American Entomological Society*, 130: 479-486.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998. *Cartografía Digital de México*. Fideicomiso Fondo para Biodiversidad, México, D. F.
- Consejo Municipal de Desarrollo Rural Sustentable de San Pedro Yaneri, Ixtlán, Oaxaca. 2008. Diagnóstico y plan municipal de desarrollo rural sustentable. Programa de soporte 2008.
- Denning, D. G. 1962. New Trichoptera. *Pan Pacific Entomologist*, 38: 33-39.
- Denning, D. G. y J. Sykora. 1966. New North American Trichoptera. *The Canadian Entomologist*, 98: 1219-1226.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, Jr., J. Van Buskirk y S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147: 282-286.
- Fernández-Gama, D. 1991. *Revisión taxonómica del género Helicopsyche Von Siebold para México (Trichoptera: Helicopsychidae)*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 91 p.
- Flint, O. S. Jr. 1998. Studies of Neotropical Caddisflies, LIII: A taxonomic revision of the subgenus *Curgia* of the genus *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 594: 1-131.
- Flint, O. S. Jr., J. F. McAlpine y H. H. Ross. 1987. A revision of the genus *Leptonema* Guérin (Trichoptera: Hydropschidae: Macronematinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 450: 1-193.
- Flint, O. S. Jr., R. W. Holzenthal y S. C. Harris. 1999. *Catalog of the Neotropical caddisflies (Insecta: Trichoptera)*. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio. iv+239 p.
- García, E. 2004. Carta de climas Jalisco. Climatología de la República Mexicana. Proyecto CONABIO-Estadigrafía. México, Ciudad de México. 90 p.

- García-Leyva, N. 2019. *Manifestación de impacto ambiental, modalidad particular: elaboración de los estudios y proyectos ejecutivos para la construcción del puente vehicular sobre el camino E. C. km 10+300 (Oaxaca-Tuxtepec)*. Santiago Cuasimulco, en el estado de Oaxaca. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de los Pueblos Indígenas. 285 p.
- González-Pérez, G., M. Briones-Salas y A. M. Alfaro. 2004. *Integración del conocimiento faunístico del estado*. pp. 449-466. En: A. J. García Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México. 605 pp.
- Halfpter, G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidad alfa, beta y gamma. En: G. Halfpter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Vol. 4 (pp. 5-18). Zaragoza: m3m-Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa, Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Grupo Diversitas y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Henriques-Oliveira, A. L. y J. L. Nessimian. 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10: 115-128.
- Hernández-Rodríguez, E. y V. Aguirre-Hidalgo. 2020. Diversidad de musgos del bosque nublado de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 127: 1-14.
- Hernández-Rojas, A., M. Kessler, T. Krömer, C. Carvajal-Hernández, A. Weigand y J. Kluge. 2018. Richness patterns of ferns along an elevational gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico: a comparison with Central and South America. *American Fern Journal*, 108: 76-94.
- Hiribayashi, K., G. Kimura y E. Inoue. 2011. Adult caddisflies (Trichoptera) attracted to artificial lights in the middle reaches of the Shinano River from 2005 to 2007. *Zoosymposia*, 5: 143-146
- Holzenthal, R. W. 1995. The caddisfly genus *Nectopsyche*: new *gemma* group species from Costa Rica and the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae). *Journal of the North American Benthological Society*, 14: 61-83.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009a. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. San Pedro Yólox, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009b. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. San Pedro Yaneri, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009c. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santiago Laxopa, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2020. Hidrología.
<https://www.inegi.org.mx/temas/hidrologia/> [Accessed 30 septiembre 2020]
- Kučinić, M., I. Vučković, H. Kutnjak, L. S. Jelaska y D. Marguš. 2011. Diversity, distribution, ecology and biogeography of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Krka river (National Park “Krka”, Croatia). *Zoosymposia*, 5: 255-268.
- León-Paniagua, L. y J. J. Morrone. 2009. Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *Journal of Biogeography*, 36: 1939-1944.
- Luengas-López, R. 2007. *Diagnóstico participativo de San Martín Soyolapam, Comaltepec, Oaxaca*. 49 pp.
- Miserendino, M. L. y C. Brand. 2007. Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundamental and Applied Limnology*, 169: 307-318.
- Morrone, J. J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomología*, 48: 149-162.
- Morrone, J. J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: 1-68.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2008. Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana*, 24: 15-41.
- Morse, J. C. (ed.) 2021. Trichoptera World Checklist.
<http://entweb.clemson.edu/database/trichopt/index.htm> [Accessed 17 junio 2021]

- Ortlepp, J., P. Schroeder, P. Rey e I. Tomka. 1991. The longitudinal zonation of macroinvertebrates of the Upper River Rhine. *Verhandlungen. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 24: 1804-1811.
- Parra-Olea, G., M. García-París, J. Hanken y D. B. Wake. 2005. Two new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae) from the mountains on northern Oaxaca, Mexico. *Copeia*, 3: 461-469.
- Pascual-Mendoza, S., R. Clark-Tapia, J. E. Campos, A. Monsalvo-Reyes, M. D. Luna-Krauletz, N. Pacheco-Cruz, M. Gorgonio-Ramírez, F. Naranjo-Luna y C. Alfonso-Corrado. 2020. Diversidad genética de *Oreomunnea mexicana* (Juglandaceae), relicta del bosque de niebla de Sierra Juárez, Oaxaca, México. *Madera y Bosques*, 26: 1-12.
- Prather, A. L. 2004. Revision of the Neotropical caddisfly genus *Banyallarga* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*, 435: 1-76.
- Razo-González, M. 2018. Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New species, new geographical records, and checklist. *Zootaxa*, 4388: 22-40.
- Razo-González, M., G. Cataño-Meneses, R. Novelo-Gutiérrez y J. Márquez. 2020. Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Aquatic Insects*, 41: 339-355.
- Rodríguez-Rivera, V., C. Alfonso-Corrado, V. Aguirre-Hidalgo, J. E. Campos, C. S. Venegas-Barrera y R. Clark-Tapia. 2017. Galls and host occurrences along a forest gradient in Sierra Juárez, Oaxaca, Mexico. *Journal of Environmental Biology*, 38: 139-145.
- Ross, H. H. 1944. The Caddis Flies, or Trichoptera, of Illinois. *Bulletin Natural History Survey*, 23: 326 p.
- Schmid, F. 1989. Les Hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). *Bulletin de l' Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 59 (Supplement):1-154.
- Trejo, I. 2004. Clima. pp. 67-85. En: A. J. García Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México. 605 pp.
- Ward, J. V. 1992. *Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat*. Ed. John Wiley and Sons, Inc. USA. 438 p.

- Waringer, J. A. 1991. Phenology and the influence of meteorological parameters on the catching success of light-trapping for Trichoptera. *Freshwater Biology*, 25: 307-319.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- Wigger, F. W., L. Schmidlin, P. Nagel y S. von Fumetti. 2015. Macroinvertebrate assemblages of natural spring along an altitudinal gradient in the Bernese Alps, Switzerland. *Annales de Limnologie*, 51: 237-247.
- Zacarías-Eslava, Y. y R. F. del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 13-28.

CAPÍTULO I

Tricópteros (Insecta: Trichoptera) de Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: nuevas especies, nuevos registros de distribución, y listado

(Artículo de requisito)

Cita: Razo-González, M. 2018. Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New species, new geographical records, and checklist. *Zootaxa*, 4388, 22-40. DOI:10.11646/zootaxa.4388.1.2



Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New species, new geographical records, and checklist

MARÍA RAZO-GONZÁLEZ

Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, Universidad Nacional Autónoma de México, 76230, Querétaro, México. E-mail: maria_razo@hotmail.com

Abstract

Adults of Trichoptera were collected in four sites in Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México, using black light traps and entomological nets. A total of 12 families, 23 genera, and 37 species were recorded. Four new species of Trichoptera: *Wormaldia noveloi* n. sp., *Lepidostoma zapoteca* n. sp., *Phylloicus gomezi* n. sp., and *Ochrotrichia buenoi* n. sp. are described and male genitalia are illustrated. Similarities and differences among these species and those in their respective genera are discussed. In addition, nineteen species are recorded for the first time for Oaxaca, bringing the number of known Trichoptera species from this state to 170. *Ithytrichia*, *Oxyethira*, and *Cheumatopsyche* are new generic records for Oaxaca State. *Ochrotrichia nicaragua* and *Wormaldia palma* are registered for the first time in México.

Key words: richness, distribution, temperate forest, taxonomy

Introduction

Trichoptera have evolved to become the most diverse order of exclusively aquatic insects (Wiggins 1996). Trichoptera in México are represented by 17 families and 482 species (Bueno-Soria 2010a), with 133 species recorded in Oaxaca State (Flint 1974; Bueno-Soria 1981, 1984, 2009, 2010a, 2010b; Flint *et al.* 1987; Holzenthal 1988; Blahnik 1998; Prather 2004; Bueno-Soria & Holzenthal 2004; Bueno-Soria *et al.* 2004; Holzenthal & Andersen 2004; Blahnik & Holzenthal 2008; Chamorro & Holzenthal 2010), two of which have been originally described from Santa Catarina Lachatao: *Lepidostoma catarina* Bueno-Soria, Santiago-Fragoso & Barba-Álvarez 2001 and *Ochrotrichia catarina* Bueno-Soria & Holzenthal 2004. The high mountains of Oaxaca, where Santa Catarina Lachatao municipality is located, are considered insufficiently studied. This area comprises a mixture of endemic species of Neotropical affinity with some Nearctic species (Bueno-Soria & Barba-Álvarez 1992; Bueno-Soria 2010a). This study is focused on recording the diversity of Trichoptera in Santa Catarina Lachatao, to identify the species present in the municipality, and to contribute to the knowledge of caddisflies from Oaxaca.

Philopotamidae is a large family found in all regions of the World, but appears to be most diverse in warmer areas (Flint *et al.* 1999). It is divided in two subfamilies: The subfamily Chimarrinae is represented in Mexico by only the genus *Chimarra* Stephens 1829, with 41 species, and the subfamily Philopotaminae with only the genus *Wormaldia* McLachlan 1865, with 14 species (Bueno-Soria 2010a). *Wormaldia* is the second largest and the most diverse genus in the family after *Chimarra*, and widely distributed. Recently, Muñoz-Quesada & Holzenthal (2008, 2015) revised the Nearctic and Neotropical species (respectively).

Lepidostomatidae is found in all regions of the World, but only two genera occur in the New World (Flint *et al.* 1999). In México, the family is represented by the genus *Lepidostoma* Rambur 1842, with 17 species (Bueno-Soria 2010a). Even though this genus has been well studied by Weaver (1983, 1984, 1988), several new species were discovered afterwards in México (Holzenthal & Strand 1992; Bueno-Soria *et al.* 2001, 2004).

Calamoceratidae is a cosmopolitan family with eight genera and over 100 described species (Prather 2003), distributed mainly in the Neotropics. Two genera occur in México: *Banyallarga* Navás 1916, with two species, and *Phylloicus* Müller 1880, with four species (Bueno-Soria 2010a).

Hydroptilidae is also a cosmopolitan family and the most diverse in the New World. Only the subfamily Hydroptilinae has been recorded in México, with 16 genera, among which *Ochrotrichia* Mosely 1934 is exceptional for its richness, with 27 species (Bueno-Soria 2010a), which are distributed mainly in the Neotropics (Flint *et al.* 1999).

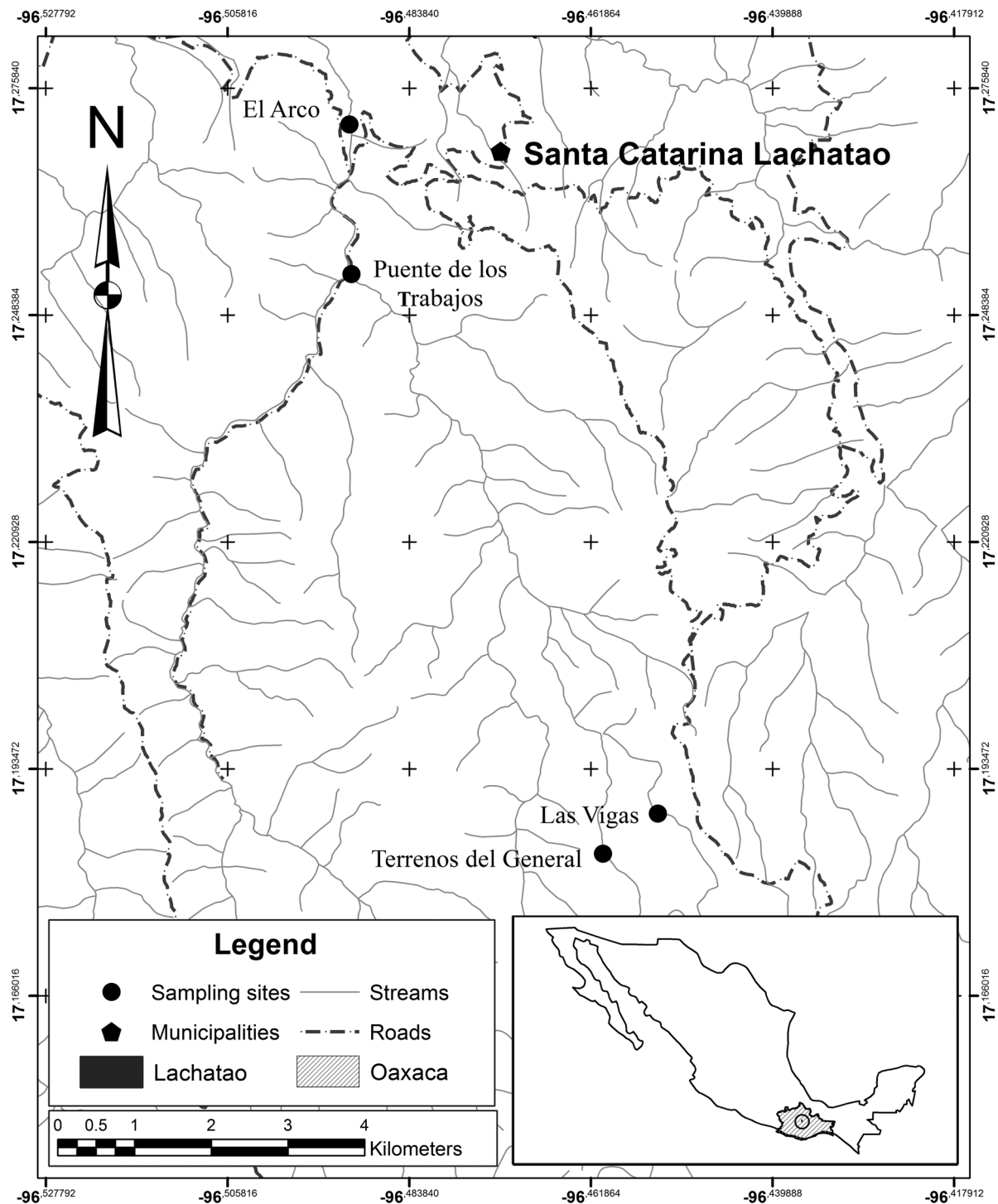


FIGURE 1. Location of the sampling sites in Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México.

Materials and methods

Santa Catarina Lachatao municipality is situated on the western slope of the Sierra de Juárez Mountain Range, located between 17°06'–17°17'N and 96°27'–96°33'W, in the northcentral region of Oaxaca State (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática, INEGI 2010). It has an area of 276.85 km² which represents 0.29% of the state's area (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación, SAGARPA 2010). The dominant vegetation is a temperate forest (61.37% surface, INEGI 2010), with pine-oak, pine, pine-fir, and oak forests (SAGARPA 2010). The dominant climate is Cw according to the Köppen classification modified by García (1988), represented by a temperate sub-humid climate with summer rains. There is a strong seasonality between dry and rainy periods. The latter extends from June to September (Comisión Nacional del Agua, CONAGUA 2010). The altitudinal range is approximately from 1900–3100 m asl. The temperature ranges from 12°C to 20°C, and the rainfall fluctuates from 800 to 1200 mm (INEGI 2010). Las Guacamayas, San Juan, Cara de León, and El Arco rivers, and several intermittent streams run through the municipality (Fig. 1).

Specimens were sampled in June 2010; May, September, and November 2013; and July 2014. The specimens were collected using light traps (Blahnik & Holzenthal 2004) and an entomological net. The traps were placed near the edge of the streams during two hours after dusk, which occurred at 17:30 hours in spring and at 18:30 hours in winter. The collected caddisfly specimens were killed and preserved in 96% ethanol. In order to make detailed morphological analysis, the genitalia were removed and specimens were treated in 10% KOH solution for 24 hours to dissolve organic matter and to clear the cuticle. Then, they were washed with 70% ethanol and transferred into glycerin on temporary slides for illustration before they were each transferred to a microvial with glycerin for permanent storage with the remainder of the respective specimen in a vial of alcohol (Blahnik & Holzenthal 2004). Templates for illustrations were made using a microscope with a drawing tube attached; vector illustrations based on the templates were made using the software Illustrator® 10. The terminology used follows Muñoz-Quesada & Holzenthal (2008, 2015) for *Wormaldia*, Weaver (1988) for *Lepidostoma*, Prather (2003) for *Phylloicus*, and Bueno-Soria (2009) for *Ochrotrichia*. The types and the rest of the material studied here, were deposited in the Colección Nacional de Insectos at Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM).

Results

A total of 37 caddisfly species belonging to 23 genera and 12 families were identified; of these, four are new species to the science and are described, two are new records for Mexico, 17 other Mexican species are registered for Oaxaca for the first time, and fourteen are new records for Santa Catarina Lachatao in Oaxaca State.

Philopotamidae

Wormaldia noveloi Razo-González, n. sp.

(Figs. 2A–2E)

Diagnosis. According to the species group proposal by Ross (1956), *Wormaldia noveloi* n. sp. belongs to the *Wormaldia arizonensis* Group, closely related to *W. dorsata* Ross & King (in Ross 1956), *W. fredycarol* Muñoz-Quesada & Holzenthal 2015, *W. isela* Muñoz-Quesada & Holzenthal 2015, *W. luma* Bueno-Soria & Holzenthal 1986, *W. maesi* Muñoz-Quesada & Holzenthal 2015, and *W. palma* Flint 1991. Species of this Group are distinguished from the other known species of *Wormaldia* by the presence of a semicircular dorsal pouch beneath the apex of tergum VIII (Figs. 2A, 2B), the hooked projection anterodorsally on segment IX (best seen laterally), and the stout and subtriangular tergum X in dorsal view without process “a” and with its “head” rounded posteriorly and without lateral apices (Fig. 2B); when viewed laterally, the “head” is tubular, narrow, and apically rounded (Fig. 2A). *Wormaldia noveloi* n. sp. has a posteromesal projection of tergum VIII, those of the other species in the Group each have a concave posteromesal emargination. The superior appendages of *W. noveloi* n. sp. are tubular and almost the same length as X, whereas in the other species they are more slender and sometimes

shorter. *Wormaldia noveloi* n. sp., unlike *W. dorsata* and *W. maesi*, has processes “b”, and the processes “b” in *W. noveloi* n. sp. are conspicuous, more prominent than in *W. fredycarol*, *W. isela*, *W. luma*, and *W. palma*, and covered with many setae.

Adult. Length of each male forewing 7–8 mm (n = 17). Head dark brown (coloration in alcohol). Antennae long, slender, with banded pattern brownish and yellowish and with small, brownish setae. Maxillary and labial palps light brown, with brownish setae. Dorsum of thorax dark brown. Legs light brown, with small, yellowish setae. Wings brownish, covered with fine, small, brown setae.

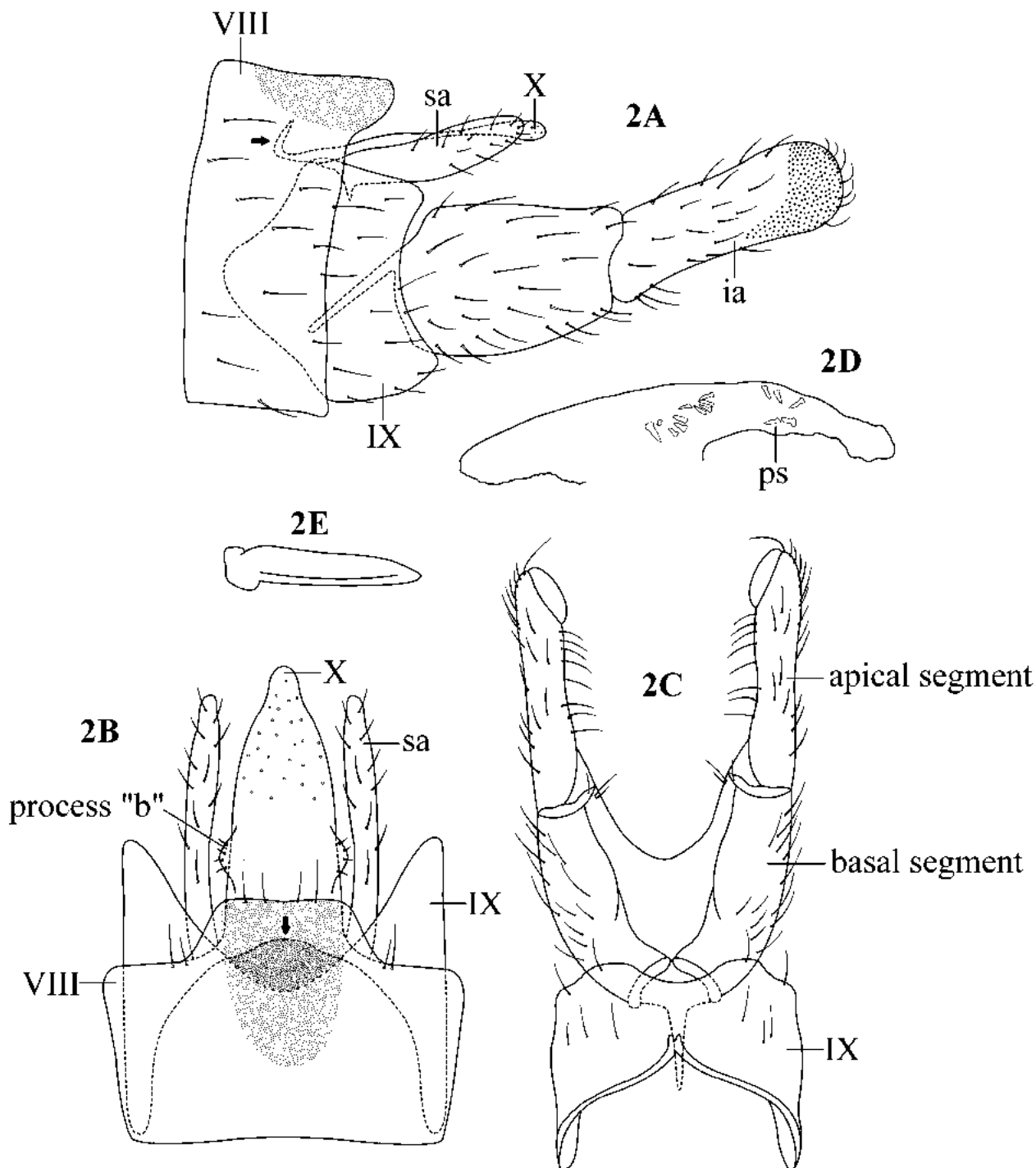


FIGURE 2. *Wormaldia noveloi* new species, male genitalia. 2A, left lateral; 2B, dorsal; 2C, ventral; 2D, phallus, left lateral; 2E, phallic sclerite, dorsal. VIII = segment VIII; IX = segment IX; X = segment X; sa = superior appendage; ia = inferior appendage; ps = phallic sclerite.

Male. Sternum VII straight posteriorly without projection or process. Posterior margin of tergum VIII (Figs. 2A, 2B) with noticeable subrectangular projection with apical and lateral margins almost straight; conspicuous, semioval, subdorsal pouch projected anterad beneath this tergum; when viewed laterally (Fig. 2A), posterodorsal corner produced posterad. Sternum VIII with posterior margin straight. Segment IX, in dorsal view, with anterior margin convex (Fig. 2B, dashed line with more-widely spaced dashes) and bearing small, ovate, mesal enlargement recurved and convex posteriorly (Fig. 2B, arrow); in lateral view, longitudinally long, pentagonal, with slender, hook-shaped projection anterodorsally and with tall, rounded anterolateral projection on each side, concave posteriorly; when viewed ventrally, deeply concave anteriorly, with smaller mesal concavity in posterior margin. Segment X, in dorsal view, subtriangular, elongate, narrowed, and blunt posteriorly; with process “a” absent and processes “b” present; when viewed laterally, “head” tubular, narrow, and rounded. Superior appendages digitate; when viewed dorsally, parallel with segment X, slender, approximately same thickness to blunt apex; in lateral view, elongate, suboval, slightly shorter than segment X. Inferior appendages each two-segmented; in lateral view, basal segment stout, subrectangular, elongate, broadest and ventrally convex at midlength; apical segment slender, rectangular, tubular, slightly longer than basal segment, narrower than basal segment, rounded apically; in dorsal view, apical segment as in ventral view (Fig. 2C); when viewed ventrally, basal segments united for about two-thirds of their length, separated posteromesally by U-shaped emargination, each basal segment stout, slightly widest at midlength, with outer margin convex and curved anteromesad basally, apical segment nearly tubular, elongate, rounded apically, with fine, black, spine-like setae in elongate, subapicomesal patch. Phallus, in lateral view (Fig. 2D), widest basally, tapering from middle to apex, membranous apically and very lightly sclerotized; with many visible internal sclerites (Fig. 2E).

Holotype male. MÉXICO: Oaxaca: Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Paratypes. MÉXICO: Oaxaca: Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream, 17°35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 8.ii.2016, entomological net, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM); same data except 30.x.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya & M. Razo-González, 16 males (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. This species is dedicated to Dr. Rodolfo Novelo-Gutiérrez, as a gesture of gratitude for his valuable friendship, cooperation, and encouragement during my doctoral studies.

Distribution. MÉXICO: Oaxaca.

Taxonomic remarks. Intraspecific variation can be seen in males in the shape of the posterior margin of tergum VIII which can be straight to slightly concave.

Lepidostomatidae

Lepidostoma zapoteca Razo-González, n. sp.

(Figs. 3A–3E)

Diagnosis. Based on male genital features, *Lepidostoma zapoteca*, is a member of the *L. mexicanum* Group. It is closely related to *L. delongi* Ross 1946 and *L. xolotl* Holzenthal & Strand 1992 by the shape of their inferior appendages in lateral view; nevertheless, this new species can be distinguished from previous ones by the particular shape of segment X, which is more rounded than the others and with converging apical lobes. The parameres are shorter and the phallic sclerite larger than in *L. delongi* and *L. xolotl*. *Lepidostoma zapoteca* is distinguished from *L. xolotl* and *L. delongi* by the general structure of segment X which is rounded with converging apices, whereas in the other two species, the lobes are narrower and diverging apically. In lateral view, segment X of *L. zapoteca* is semicircular, but in *L. xolotl* and *L. delongi*, the form is quadrangular.

Adult. Length of each male forewing 8.8–9.1 mm ($n = 2$). Head brown, with stramineous setae (coloration in alcohol). Antennal scapes cylindrical, about as long as intraocular distance, mesal surface with long setae colored as those on head; pedicels with short pale setae; flagellomeres pale brown, densely covered with fine, silky, pale setae; flagellomeres each with distal brown band. Maxillary palps one-segmented, long, ovate, their apices attenuated, covered with brown and pale brown setae. Thoracic sclerites brownish. Legs pale brown, surfaces covered with pale brown setae; tibial spur formula 2,4,4. Wings covered with pale brown setae.

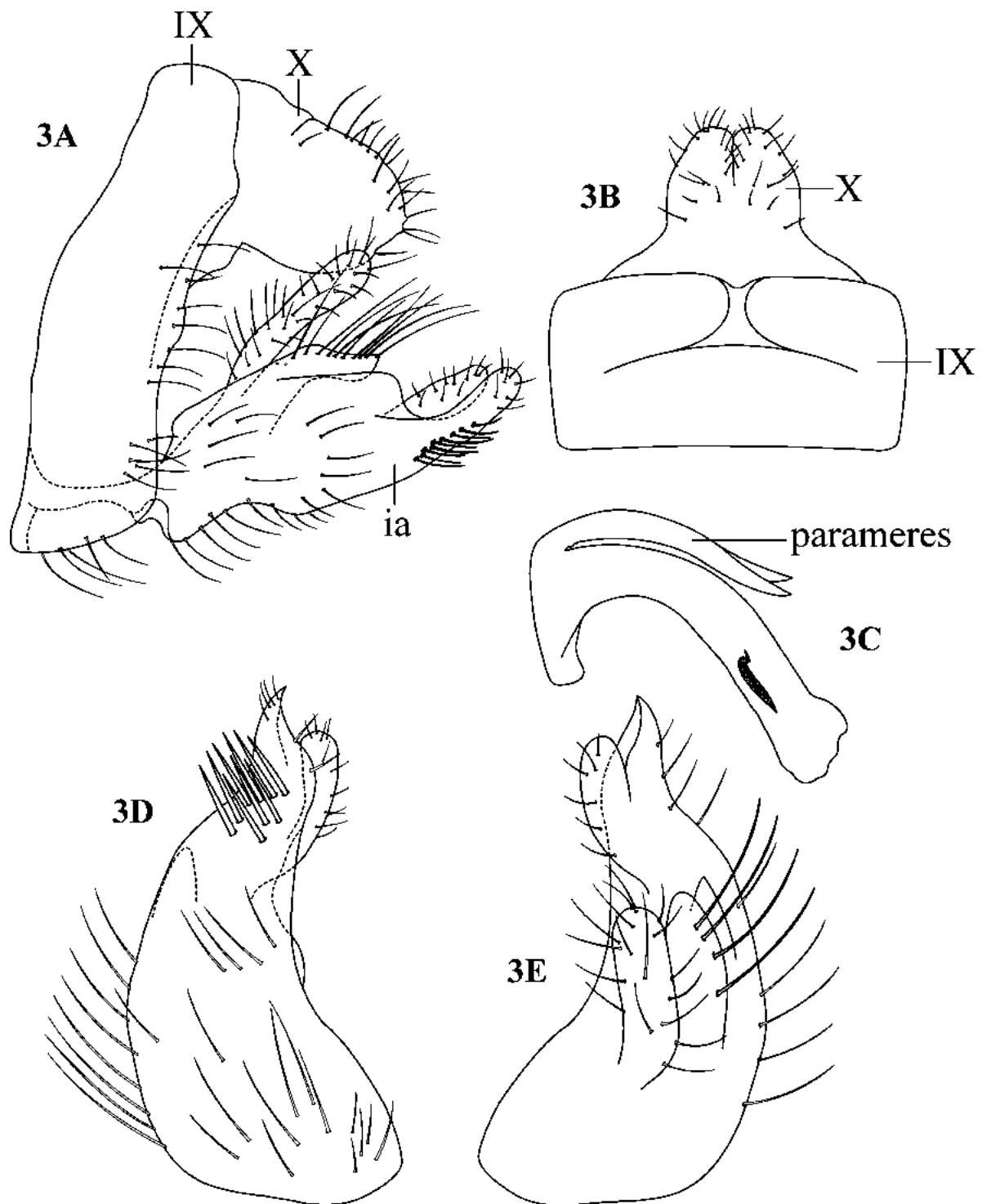


FIGURE 3. *Lepidostoma zapoteca* new species, male genitalia. 3A, left lateral; 3B, segments IX and X, dorsal; 3C, phallus, left lateral; 3D, left inferior appendage, ventral; 3E, same, dorsal. IX = segment IX; X = segment X; ia = inferior appendage.

Male. Segment IX annular, anterior and posterior margins parallel. Segment X broad and posteriorly rounded, with scattered setae dorsally, anteroventral margin with an angular concavity of about 90° (Fig. 3A); in dorsal view, bilobed with pair of apically rounded processes closely appressed (Fig. 3B). Inferior appendages each broad basally, with long, terete, basodorsal process; thumb-like middorsal process bearing long spine-like setae on its dorsal margin; apex of inferior appendage bifid, with terete, rounded apicomeral process and heavily sclerotized, ridged, pointed apicolateral process; ventral surface of inferior appendage with subbasal invagination in lateral view and covered with short, stout setae (Figs. 3A, 3D, 3E). Phallus, in lateral view, with phallobase widest basally,

phallicata tubular, curved ventrad, broader and truncate apically; parameres glabrous, shorter than phallicata; phallosomal sclerite near 1/4 as long as phallicata (Fig. 3C).

Holotype male. MÉXICO: Oaxaca: Santa Catarina Lachatao, Terrenos del General, 17°11'04"N, 96°27'31"W, 2831 m asl, 29.vi.2010, entomological net, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Paratype. MÉXICO: Oaxaca: Santiago Laxopa, Flor de Azahar stream, 17°13'21"N, 96°19'39"W, 1967 m asl, 12.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. The species epithet refers to the Zapoteca descendants that inhabit the region in the State of Oaxaca where the types were collected.

Distribution. MÉXICO: Oaxaca.

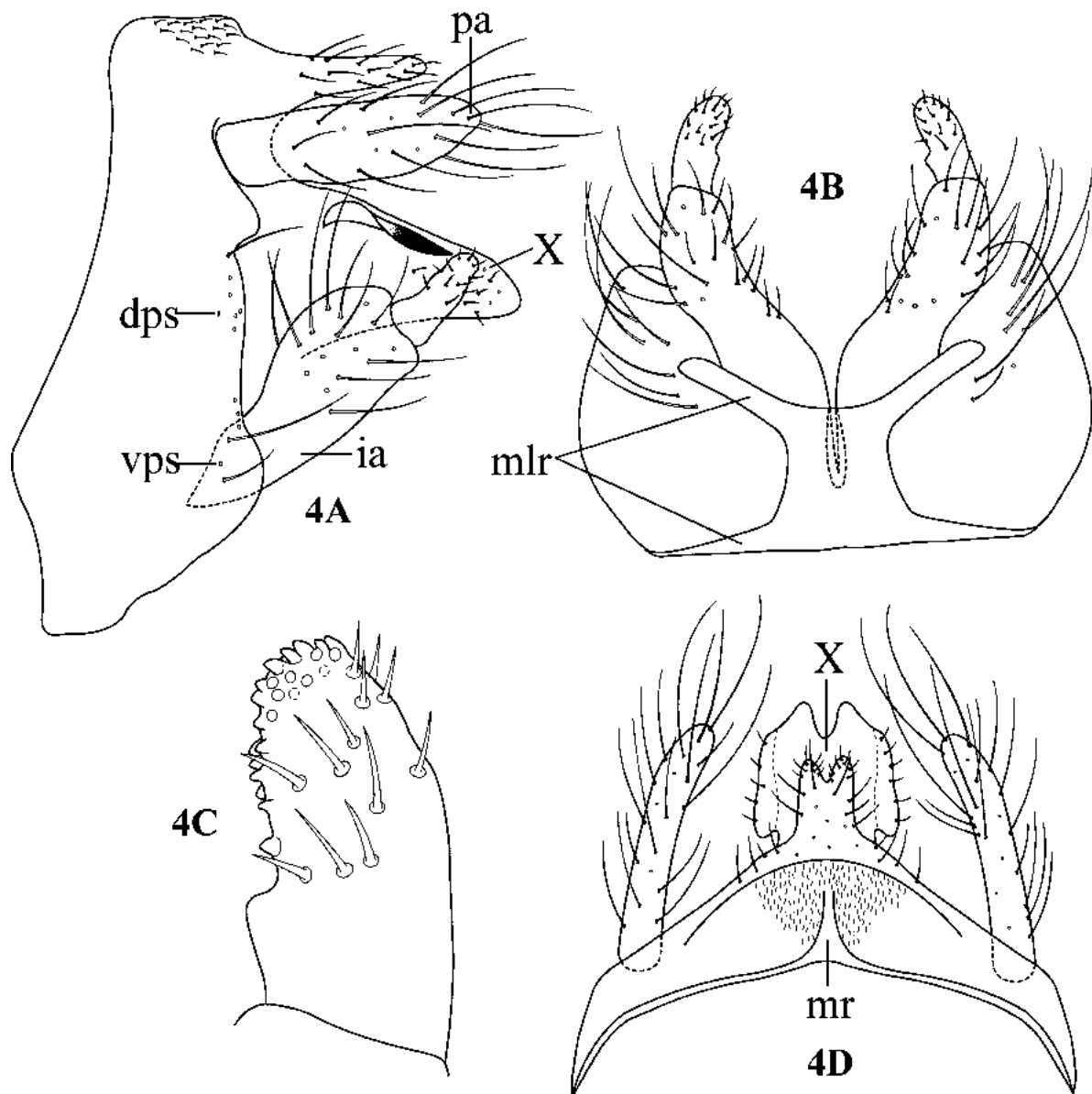


FIGURE 4. *Phylloicus gomezi* new species, male genitalia. 4A, left lateral; 4B, sternum IX and inferior appendages, ventral; 4C, right harpago (paired), ventral; 4D, segments IX and X, dorsal. pa = preanal appendage; dps = dorsal pleural setae; vps = ventral pleural setae; ia = inferior appendage; mlr = mesolateral ridge; mr = mesal ridge.

Calamoceratidae

Phylloicus gomezi Razo-González, n. sp.

(Figs. 4A–4D)

Diagnosis. This species is similar to *P. aeneus* (Hagen 1861) and *P. mexicanus* (Banks 1900) sharing characters with both species. The tibial spur formula is 2,4,3, and the general color pattern and sizes are similar. Corematic structures are absent from proximal abdominal segments of *P. gomezi* and *P. mexicanus*, but present in *P. aeneus*. It is also distinguished from both species by the number of pleural setae of segment IX. Other important differences are the shorter preanal appendages, the long and bifurcate basodorsal process of tergum X, the rounded apical profile of segment X in lateral view, and the subcylindrical harpagones, each with a basomesal protuberance and many peg-like setae.

Adult. Length of each male forewing 12.9 mm. Head black except for an orange diamond dorsomesally. Maxillary palps pale, covered with black setae. Antennae twice as long as forewings, black. Prothorax orange; pterothorax black. Legs dark brown; tibial spur formula 2,4,3. Forewings with venation typical for the genus, each with apical 1/3 folded obliquely toward midline, black.

Male. Preterminal abdominal terga each with anteromesal notch. Corematic structures absent. Terga III–V without membranous lobes or sclerotized processes. Sternum VII without anteromesal process. Sternum VIII similar to anterior sternum, sternum IX not elongate. Tergum IX with mesal ridge extending 2/3 length of segment; posterior margin smoothly rounded (Fig. 4D); dorsal pleural setae 7, ventral pleural setae 6 (Fig. 4A); sternum IX with paired mesolateral ridges (Fig. 4B). Preanal appendages shorter than segment X, of uniform diameter throughout length to blunt apices, setae long, but no longer than appendages (Figs. 4A, 4D). Tergum X sagittate basally; mesal basodorsal process bifurcated, long almost reaching apices of preanal appendages; apex of tergum X, in lateral view obtuse, in dorsal view with deep U-shaped notch (Fig. 4D). Inferior appendages each two-segmented: Basal segment thickest subapically in lateral view; harpago slightly tapered, with basomesal protuberance, tuberculate mesally and apically and with many short peg-like setae subapicoventrally (Fig. 4B, 4C). Phallus long, curved in lateral view, phallotremal sclerites of average size.

Holotype male. MÉXICO: Oaxaca: Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 30.vii.2010, entomological net, J.A. Casasola-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. This species is dedicated to Dr. José Antonio Gómez-Anaya for his invaluable help and encouragement for the realization of this project.

Distribution. MÉXICO: Oaxaca.

Hydroptilidae

Ochrotrichia buenoi Razo-González, n. sp.

(Figs. 5A–5C)

Diagnosis. *Ochrotrichia buenoi* appears to be closely related to *O. canicula* Bueno-Soria 2009 on the basis of the elongate shape of the inferior appendages and a long lateral spine on the left side of segment X. However, it is distinguished from that species by the presence of a tiny spine-like process on the right side of segment X, in dorsal view, and by a combination of characters of the inferior appendages not observed in *O. canicula*. *Ochrotrichia buenoi* is distinguished by the different asymmetry of the inferior appendages, both in dorsal and in lateral views: Unlike *O. canicula*, *O. buenoi* has a large midventral lobe on each appendage and several groups of peg-like spines with asymmetrical distribution.

Adult. Length of each male forewing 3 mm. Color dark brown (coloration in alcohol).

Male. Dorsal margin of segment IX, incomplete, fused with segment X. Segment X (Fig. 5A) complex with short basal process on left side (process “a”); short, stout, darkened spine slightly curved to right apically on right beside long middorsal digitiform process (process “b”); spine-like process on left side with darkened apex curved to left (process “c”); apical process with tip pointed and angled to left and with lightly sclerotized circular

apicoventral membrane (process “d”); fifth process extending sinuously below previous ones and best seen in lateral views (process “e”). Inferior appendages, triangular and elongated, asymmetrical in both dorsal and lateral views, each tapering to pointed apex with black peg-like setae distributed irregularly on mesal surface; right appendage with small basoventral lobe terminated and several long setae on ventral margin (Fig. 5B); left appendage with two preapicoventral lobes, basoventral lobe smallest with long setae and midlength lobe broader and with small cluster of black peg-like setae (Fig. 5C). Phallus, long, thread-like.

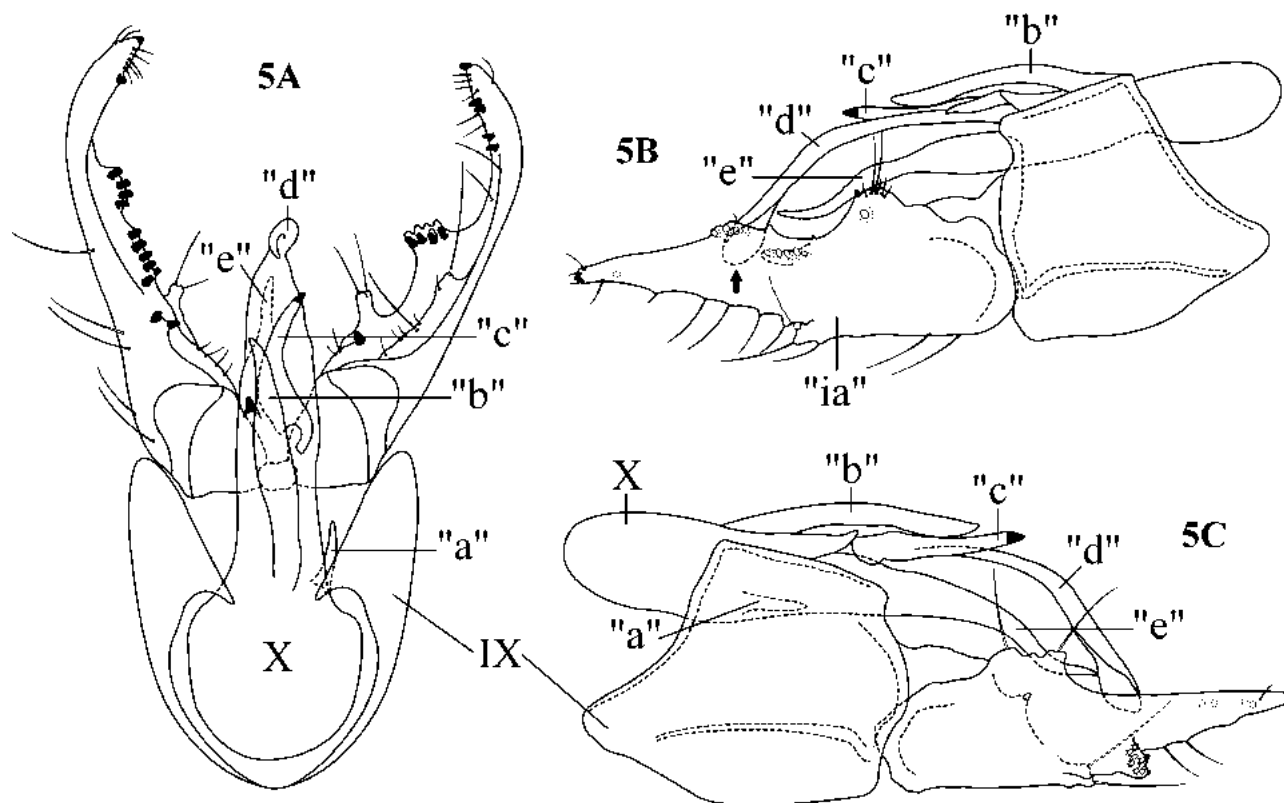


FIGURE 5. *Ochrotrichia buenoi* new species, male genitalia. 5A, dorsal; 5B, right lateral; 5C, left lateral. “a” = process “a”; “b” = process “b”; “c” = process “c”; “d” = process “d”; “e” = process “e”; IX = segment IX; X = segment X; ia = inferior appendage.

Holotype male. MÉXICO: Oaxaca: Santa Catarina Lachatao, Las Vigas, 17°10'43"N, 96°26'51"W, 2689 m asl, 28.vi.2010, light trap, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Paratype male. MÉXICO: Oaxaca: Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 12.xi.2015, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.A. Patiño-Ruíz & M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. This new species is named in honor of Dr. Joaquín Bueno-Soria as a gesture of appreciation for his invaluable friendship and collaboration, and in recognition of his outstanding contributions to the study of Trichoptera from México.

Distribution. MÉXICO: Oaxaca.

New records from Oaxaca

Glossosomatidae

Mortoniella meralda (Mosely 1954)

Previous distribution. Costa Rica, Guatemala, Honduras, México (Chiapas, Chihuahua, Estado de México, Guerrero, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Puebla, Tabasco, Veracruz), Nicaragua.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); same data except, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Helicopsychidae

Helicopsyche villegasi Denning & Blickle 1979

Previous distribution. México (Durango, Estado de México, Zacatecas)

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 3 males (alcohol).

Remarks. The distributional range of this species extends two degrees to the South and four degrees to the East.

Hydropsychidae

Cheumatopsyche gelita Denning 1952

Previous distribution. México (Aguascalientes, Chihuahua, Durango, Estado de México, Jalisco), USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol); same data except 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 3 males (alcohol).

Remarks. This species have been recorded previously in the northern and central states of México. In addition to the fact that the genus is recorded for the first time in Oaxaca, its distributional range expands two degrees to the South and four degrees to the East.

Diplectrona chiapensis Flint 1967

Previous distribution. Guatemala, México (Chiapas, Morelos).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Terrenos del General, 17°11'04"N, 96°27'31"W, 2831 m asl, 30.ix.2013, light trap, J.A. Casasola-González, G. González-Adame & M. Razo-González, 1 male (alcohol); same data except, 1.viii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 11 males (alcohol).

Hydropsyche toschiei (Denning 1965)

Previous distribution. Guatemala, México (Estado de México, Guerrero, San Luis Potosí, Veracruz).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 4 males (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol); same data except, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Hydroptilidae

Ithytrichia mexicana Harris & Contreras-Ramos 1989

Previous distribution. México (Tamaulipas), USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 female (alcohol).

Remarks. In México, this species have been recorded previously only in Tamaulipas. In addition, since the genus is recorded here for the first time from Oaxaca, the distributional range extends more than five degrees to the South and three degrees to the East.

Leucotrichia imitator Flint 1970

Previous distribution. Costa Rica, Guatemala, México (Morelos, Sonora, Veracruz).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, entomological net and light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 5 males (alcohol).

Remarks. The distributional range of this species extends to the South two degrees.

Neotrichia tuxtla Bueno-Soria 1999

Previous distribution. México (Veracruz), Panamá.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Ochrotrichia ixtlahuaca Bueno & Holzenthal 2004

Previous distribution. México (Hidalgo).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. The distributional range of this species extends three degrees to the South and two degrees to the East.

Ochrotrichia nicaragua Bueno-Soria 2009

Previous distribution. Nicaragua.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. This species is recorded for the first time from México. It should be mentioned that with this record, the distributional range extends three degrees to the North and eleven degrees to the West.

***Ochrotrichia stylata* (Ross 1938)**

Previous distribution. Guatemala, Honduras, México (Guerrero, Hidalgo, San Luis Potosí, Veracruz), USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

***Oxyethira azteca* (Mosely 1937)**

Previous distribution. Argentina, Belice, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Grenada, Guatemala, Honduras, México (Chiapas, Guerrero, Hidalgo, San Luis Potosí, Tabasco, Veracruz) Panamá, Perú, Suriname, Trinidad, Tobago, USA, Venezuela.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 6 males (alcohol).

Remarks. The genus is recorded here for the first time from Oaxaca.

Lepidostomatidae

***Lepidostoma (Nosopus) aztecum* Flint & Bueno-Soria 1977**

Previous distribution. México (Distrito Federal, Estado de México, Morelos, Veracruz).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Terrenos del General, 17°11'04"N, 96°27'31"W, 2831 m asl, 1.viii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

***Lepidostoma (Nosopus) bakeri* Flint 1965**

Previous distribution. Guatemala, México (Chiapas, Durango, Estado de México, Veracruz), USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 4 male (alcohol).

***Lepidostoma (Nosopus) frontale* (Banks 1901)**

Previous distribution. México (Estado de México, Hidalgo, Veracruz).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. The distributional range extends two degrees to the South and one to the East.

Philopotamidae

***Chimarra (Chimarra) butleri* Denning 1962**

Previous distribution. México (Sonora), USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934

m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The distributional range of this species extends about fourteen degrees, both to the South and East.

***Wormaldia palma* Flint 1991**

Previous distribution. Colombia.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Terrenos del General, 17°11'04"N, 96°27'31"W, 2831 m asl, 1.viii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. This species is recorded for the first time from México. It should be noted that this finding increases the distributional range a little more than thirteen degrees to the North and twenty degrees to the West.

Polycentropodidae

***Polycentropus mexicanus* (Banks 1901)**

Previous distribution. México (Chiapas, Distrito Federal).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Las Vigas, 17°10'43"N, 96°26'51"W, 2689 m asl, 28.vi.2010, light trap, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 6 males (alcohol); Terrenos del General, 17°11'04"N, 96°27'31"W, 2831 m asl, 30.ix.2013, light trap, J.A. Casasola-González, G. González-Adame & M. Razo-González, 2 males (alcohol); same data except, 1.viii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 8 males (alcohol).

Xiphocentronidae

***Xiphocentron (Antillotrichia) serestus* Schmid 1982**

Previous distribution. México (Michoacán).

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, entomological net, M. Razo-González, 3 males (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, entomological net, M. Razo-González, 12 males (alcohol).

Remarks. The range of this species is extended about three degrees to the South and about five degrees to the East.

Additional records for Oaxaca (new records for Santa Catarina Lachatao and revised elevation ranges)

Calamoceratidae

***Phylloicus aeneus* (Hagen 1861)**

Previous distribution. Belize, Costa Rica, Guatemala, México [Baja California, Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Michoacán, Morelos, Oaxaca (San Juan Bautista Valle Nacional), San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz], Nicaragua, Panamá, USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range, in Oaxaca State, is extended from 60 m asl (Valle Nacional) to 1985 m asl.

Helicopsychoidea

Helicopsyche borealis (Hagen 1861)

Previous distribution. Canadá, Costa Rica, Guatemala, México [Chiapas, Chihuahua, Durango, Estado de México, Guerrero, Michoacán, Morelos, Nuevo León, Oaxaca (camino Guelatao-Zapica; Río de las Peñas), Puebla, Sonora, Veracruz], Nicaragua, Panamá, USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 917 m asl (Río de las Peñas) to 1985 m asl.

Helicopsyche planata Ross 1956

Previous distribution. México [Chiapas, Chihuahua, Durango, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca (camino Guelatao-Zapica), Veracruz], Nicaragua.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1780 m asl (Guelatao) to 1934 m asl.

Hydropsychidae

Smicridea (Rhyacophylax) dispar (Banks 1905)

Previous distribution. México [Estado de México, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca (Huajuapam; Tamazulapam), Sinaloa, Sonora], USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1934 m asl (El Arco) to 2000 m asl (Tamazulapam).

Hydroptilidae

Hydroptila arctia Ross 1938

Previous distribution. México [Guerrero, Morelos, Oaxaca (10 km S Oaxaca), Tamaulipas], USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 3 males (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1934 m asl (El Arco) to 2000 m asl (Tamazulapam).

Metrichia yavesia Bueno-Soria 2002

Previous distribution. México [Oaxaca (Santa María Yavesia)].

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, entomological net, M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1930 m asl (Yavesia) to 1985 m asl.

Leptoceridae

Nectopsyche gemmoides Flint 1981

Previous distribution. Brazil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Guatemala, Guyana, México [Chiapas, Estado de México, Oaxaca (Bethania, rio Choapan; Candelaria de Loxicha; Jacatepec, Uxpanapa), Veracruz], Nicaragua, Panamá, Paraguay, Perú, Trinidad, Venezuela.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 40 m asl (Bethania) to 1985 m asl.

Oecetis sordida Blahnik & Holzenthal 2014

Previous distribution. México [Chihuahua, Durango, Estado de México, Oaxaca (2 km NE Ixtlán de Juárez)] USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1934 (El Arco) to 1956 m asl (Ixtlán de Juárez).

Trienodes (Nototriaena) oaxacensis Holzenthal & Andersen 2004

Previous distribution. México [Oaxaca (2 km NE Ixtlán de Juárez)].

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, entomological net, M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1956 m asl (Ixtlán de Juárez) to 1985 m asl.

Odontoceridae

Marilia flexuosa Ulmer 1905

Previous distribution. Argentina, Brazil, Canada, Colombia, Costa Rica, Guatemala, México [Baja California, Chiapas, Chihuahua, Durango, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca (Guelatao, km 158.1 route 175; Mixtepec), Puebla, Sonora, Tamaulipas, Veracruz], Nicaragua, Panamá, Perú, USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 7 males (alcohol); same data except, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 4 males (alcohol).

Philopotamidae

Chimarra (Curgia) texana (Banks 1920)

Previous distribution. México [Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca (Santa María Jacatepec), Puebla, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz], USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 38 m asl (Santa María Jacatepec) to 1985 m asl.

Wormaldia tarasca Bueno-Soria & Holzenthal 1986

Previous distribution. México [Estado de México, Guerrero, Michoacán, Oaxaca (Portillo del Rayo; km 168 route 175 Oaxaca-Puerto Ángel; km 11 route Teotitlán-Huautla), Puebla, Veracruz].

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol); same data except, 31.vii.2014, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1545 m asl (Portillo del Rayo) to 1985 m asl.

Polycentropodidae

Polycentropus ariensis Denning & Sykora 1966

Previous distribution. México [Estado de México, Guerrero, Michoacán, Morelos, Oaxaca (Candelaria de Loxicha), Puebla].

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 16 males (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 450 m asl (Candelaria de Loxicha) to 1934 m asl.

Polycentropus aztecus Flint 1967

Previous distribution. México [Chiapas, Durango, Estado de México, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca (Portillo del Rayo; km 10 route Oaxaca-Guelatao), Veracruz], USA.

Material examined. MÉXICO: Oaxaca, Santa Catarina Lachatao, Las Vigas, 17°10'43"N, 96°26'51"W, 2689 m asl, 28.vi.2010, light trap, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); El Arco, 17°15'56"N, 96°29'28"W, 1934 m asl, 23.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 1 male (alcohol); Puente de los Trabajos, 17°15'11"N, 96°29'27"W, 1985 m asl, 24.v.2013, light trap, V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, E. Ruiz-Jiménez, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 6 males (alcohol); same data except, 31.vii.2014, light trap and entomological net, V.S. Jiménez-Hernández, J.A. Casasola-González & M. Razo-González, 2 males (alcohol).

Remarks. The altitudinal range is extended from 1545 m asl (Portillo del Rayo) to 2689 m asl.

Conclusions

This study adds four new species and nineteen new distributional records for Santa Catarina Lachatao municipality, increasing to 170 the total number of Trichoptera known from Oaxaca State, representing over 35% of the total richness in México. In this way, Oaxaca occupies the first place in richness, surpassing Chiapas (Bueno-Soria 2010a).

The notable increase in the number of species registered in Santa Catarina Lachatao and in Oaxaca is the result of the lack of studies in most of the state. In addition, despite the ecological similarity observed among sampling sites, species composition among the different sites was dissimilar, suggesting Oaxaca as a Beta diverse state. There is still a high probability of finding new species, as well as new records of Trichoptera, in this state.

With the records reported here, the known distribution of *Helicopsyche villegasi*, *Cheumatopsyche gelita*, *Ithytrichia mexicana*, *Leucotrichia imitator*, *Ochrotrichia ixtlahuaca*, *Lepidostoma aztecum*, *L. frontale*, *Chimarra butleri*, *C. texana*, *Wormaldia tarasca*, and *Xiphocentron serestus*, is extended to the south; while the distribution of *Ochrotrichia nicaragua* and *Wormaldia palma* is extended to the north.

On the other hand, the altitudinal ranges of the species that constitute additional records increased in Oaxaca, from a few meters, as in the case of *O. sordida* (22 m), to 1947 m for *C. texana*.

This study contributes to our understanding of the diversity in Santa Catarina Lachatao, highlights the great potential richness of this region, supports the hypothesis that this area possesses the highest biodiversity in México, and demonstrates different biogeographic affinities (Morrone & Marquez 2008).

Acknowledgments

The author is grateful to Dr. José Arturo Casasola-González (Universidad de la Sierra Juárez) for his support during fieldwork; Biol. Rafael Barba-Álvarez (Universidad Nacional Autónoma de México) for his assistance with Trichoptera identification; Biól. Violeta Jiménez-Hernández for drawing the map. Thanks are due to Biology students (Universidad de la Sierra Juárez) for their help during insect collecting, and the authorities and people of Santa Catarina Lachatao for providing access to their lands.

I am grateful to Dra. Gabriela Castaño-Meneses, Dr. Rodolfo Novelo-Gutiérrez, and Dr. Juan Márquez-Luna for donating their time and expertise towards improving this manuscript; and to Dr. John C. Morse, Biol. Rafael Barba-Álvarez, and the second anonymous reviewer for their valuable recommendations and corrections. I also thank Dr. Alonso Ramírez for reviewing the English syntax, which improved the submitted version of the manuscript.

I thank the Posgrado en Ciencias Biológicas from UNAM for assistance during my doctoral studies. This investigation was funded through a doctoral fellowship from CONACyT (326085), México.

References

- Banks, N. (1900) New genera and species of Nearctic neuropteroid insects. *Transactions of the American Entomological Society*, 26, 239–259.
- Banks, N. (1901) A list of neuropteroid insects from Mexico. *Transactions of the American Entomological Society*, 27, 361–372.
- Banks, N. (1905) Descriptions of new Nearctic neuropteroid insects. *Transactions of the American Entomological Society*, 32, 1–20.
- Banks, N. (1920) New neuropteroid insects. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 64, 299–362.
<https://doi.org/10.5962/bhl.title.28705>
- Blahnik, R.J. (1998) A revision of the Neotropical species of the genus *Chimarra*, subgenus *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae) *Memories of the American Entomological Institute*, 59, 1–318.
- Blahnik, R.J. & Holzenthal, R.W. (2004) Collection and curation of Trichoptera, with an emphasis on pinned material. *Nectopsyche, Neotropical Trichoptera Newsletter*, 1, supplement, 8–20.
- Blahnik, R.J. & Holzenthal, R.W. (2008) Revision of the Mexican and Central American species of *Mortoniella* (Trichoptera: Glossosomatidae: Protoptilinae). *Zootaxa*, 1711, 1–72.
- Blahnik, R.J. & Holzenthal, R.W. (2014) Review and redescription of the species in the *Oecetis avara* Group, with the description of 15 new species (Trichoptera, Leptoceridae) *Zookeys*, 376, 1–83.
<https://doi.org/10.3897/zookeys.376.6047>
- Bueno-Soria, J. (1981) Estudios en insectos acuáticos de México I. Trichoptera (Leptoceridae). Cinco nuevas especies de *Oecetis* McLachlan. *Folia Entomológica Mexicana*, 49, 103–120.
- Bueno-Soria, J. (1984) Estudios en insectos acuáticos II: Revisión para México y Centro América del género *Hydroptila* Dalman, 1819 (Trichoptera: Hydroptilidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 59, 79–138.
- Bueno-Soria, J. (1999) Studies in aquatic insects XV: New species of *Neotrichia* and first record of *Oxyethira hilosa* (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico. *Entomological News*, 110, 113–117.
- Bueno-Soria, J. (2002) The genus *Metricchia* Ross (Trichoptera: Hydroptilidae) from México. *Transactions of the American Entomological Society*, 128 (2+3), 223–243.
- Bueno-Soria, J. (2009) A review of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Central America. *Transactions of the American Entomological Society*, 135, 59–160.
<https://doi.org/10.3157/061.135.0202>

- Bueno-Soria, J. (2010a) *Guía de Identificación Ilustrada de los Géneros de Larvas de Insectos del Orden Trichoptera de México*. Universidad Nacional Autónoma de México, Distrito Federal, México, 228 pp.
- Bueno-Soria, J. (2010b) Some new Trichoptera (Glossosomatidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae and Polycentropodidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 112, 22–31.
<https://doi.org/10.4289/0013-8797-112.1.22>
- Bueno-Soria, J. & Barba-Álvarez, R. (1992) *Entomofauna (Insectos acuáticos)*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México City, México. Available from: http://www.igeograf.unam.mx/sigg/publicaciones/atlas/anm-1990-1992/muestra_mapa.php?cual_mapa=TII-IV-8-5.jpg (accessed 30 August 2017)
- Bueno-Soria, J. & Holzenthal, R.W. (1986) Estudios en insectos acuáticos V: Descripción de tres nuevas especies de tricópteros de México (Trichoptera: Philopotamidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 57, 137–144.
- Bueno-Soria, J. & Holzenthal, R.W. (2004) New species of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Panama. *Transactions of the American Entomological Society*, 130, 245–269.
- Bueno-Soria, J., Santiago-Fragoso, S. & Barba-Álvarez, R. (2001) Studies in aquatic insects, XVIII: New species and new records of caddisflies (Trichoptera) from Mexico. *Entomological News*, 112, 145–158.
- Bueno-Soria, J., Santiago-Fragoso, S. & Barba-Álvarez, R. (2004) More New Trichoptera from Mexico and Panama. *Transactions of the American Entomological Society*, 130, 479–486.
- Chamorro, M.L. & Holzenthal, R.W. (2010) Taxonomy and phylogeny of New World *Polyplectropus* Ulmer, 1905 (Trichoptera: Psychomyioidea: Polycentropodidae) with the description of 39 new species. *Zootaxa*, 2582, 1–252.
- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA) (2010) Servicio Meteorológico Nacional, México. Normales climatológicas. Available from: http://smn.cna.gob.mx/index.php?option=com_content&view=article&id=42&Itemid=75 (accessed 24 February 2017)
- Denning, D.G. (1952) Descriptions of several new species of caddisflies. *The Canadian Entomologist*, 84, 17–22.
<https://doi.org/10.4039/Ent8417-1>
- Denning, D.G. (1962) New Trichoptera from Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 35, 402–408.
- Denning, D.G. (1965) New Hydropsychidae (Trichoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 38, 75–84.
- Denning, D.G. & Blickle, R.L. (1979) New species of *Helicopsyche* (Trichoptera: Helicopsychoidea). *Pan Pacific Entomologist*, 55 (1), 27–33.
- Denning, D.G. & Sykora, J. (1966) New North American Trichoptera. *The Canadian Entomologist*, 98, 1219–1226.
<https://doi.org/10.4039/Ent981219-11>
- Flint, O.S. Jr. (1965) New species of Trichoptera from the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 67, 168–176.
- Flint, O.S. Jr. (1967) Studies of Neotropical Caddis Flies, IV: New Species from México and Central America. *Proceedings of the United States National Museum*, 123, 1–24.
<https://doi.org/10.5479/si.00963801.123-3608.1>
- Flint, O.S. Jr. (1970) Studies of Neotropical Caddisflies, X: *Leucotrachia* and related genera from North and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 60, 1–64.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.60>
- Flint, O.S. Jr. (1974) Studies of Neotropical caddisflies XVII: The genus *Smicridea* from North and Central America (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 167, 1–65.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.167>
- Flint, O.S. Jr. (1981) Studies of Neotropical caddisflies, XXVIII: The Trichoptera of the Río Limón Basin, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 330, 1–61.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.330>
- Flint, O.S. Jr. (1991) Studies of Neotropical Caddisflies, XLV: The taxonomy, phenology and faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 520, 1–113.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.520>
- Flint, O.S. Jr. & Bueno-Soria, J. (1977) Studies of Neotropical caddisflies, XXI: The genus *Lepidostoma* (Trichoptera: Lepidostomatidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 90, 375–387.
- Flint, O.S. Jr., McAlpine, J.F. & Ross, H.H. (1987) A revision of the genus *Leptonema* Guérin (Trichoptera: Hydropsychidae: Macronematinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 450, 1–193.
<https://doi.org/10.5479/si.00810282.450>
- Flint, O.S. Jr., Holzenthal, R.W. & Harris, S.C. (1999) *Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera)*. Ohio Biological Survey, Columbus, Ohio, 239 pp.
- García, E. (1988) *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana*. Editado por la autora, Distrito Federal, 147 pp.
- Hagen, H. (1861) *Synopsis of the Neuroptera of North America with a List of the South American species*. *Smithsonian Miscellaneous Collections. Vol. 4*. Smithsonian Institution, Washington, D.C., xx + 347 pp.
- Harris, S.C. & Contreras-Ramos, A. (1989) *Ithytrichia mexicana*, (Trichoptera: Hydroptilidae), a new species of caddisfly from Mexico. *Entomological News*, 100, 176–178.
- Holzenthal, R.W. (1988) Systematics of Neotropical *Triplectides* (Trichoptera: Leptoceridae). *Annals of the Entomological Society of America*, 81, 187–208.
<https://doi.org/10.1093/aesa/81.2.187>

- Holzenthal, R.W. & Strand, R.M. (1992) New species of *Lepidostoma* from Mexico and Central America (Trichoptera: Lepidostomatidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 94, 490–499.
- Holzenthal, R.W. & Andersen, T. (2004) The caddisfly genus *Triaenodes* in the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae). *Zootaxa*, 511 (1), 1–80.
<http://dx.doi.org/10.11646/zootaxa.511.1.1>
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI) (2010) *Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Compendio de Información Geográfica Municipal 2010*. Available from: <http://admon2010-2016.durango.gob.mx/file/67053> (accessed 20 November 2017)
- McLachlan, R. (1865) Trichoptera Britannica. A monograph of British species of caddisflies. *Transactions of the Entomological Society of London*, Series 3, 1–184.
- Morrone, J.J. & Márquez, J. (2008) Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): A biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana*, 24, 15–41.
<https://doi.org/10.21829/azm.2008.241613>
- Mosely, M.E. (1934) New exotic Hydroptilidae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 82, 137–163.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1934.tb00031.x>
- Mosely, M.E. (1937) Mexican Hydroptilidae (Trichoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 86, 151–190.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1937.tb00242.x>
- Mosely, M.E. (1954) The *Protoptila* group of the Glossosomatinae (Trichoptera: Rhyacophilidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Entomology, 3, 317–346.
<https://doi.org/10.5962/bhl.part.1056>
- Müller, F. (1880) Sobre as casas construídas pelas larvas de insetos trichopteros da provincia de Santa Catharina. *Archivos do Museu Nacional Rio de Janeiro*, 3, 99–134.
- Muñoz-Quesada, J.F. & Holzenthal, R.W. (2008) Revision of the Nearctic species of the caddisfly genus *Wormaldia* McLachlan (Trichoptera: Philopotamidae). *Zootaxa*, 1838, 1–75.
- Muñoz-Quesada, J.F. & Holzenthal, R.W. (2015) Revision of the Neotropical species of the caddisfly genus *Wormaldia* McLachlan (Trichoptera: Philopotamidae). *Zootaxa*, 3998 (1), 1–138.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.3998.1.1>
- Navás, L. (1916) Neuroptera nova Americana. *Memorie della Pontificia Accademia Romana dei Nuovi Lincei*, Serie II, 59–80.
- Prather, A.L. (2003) Revision of the Neotropical caddisfly genus *Phylloicus* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*, 275 (1), 1–214.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.275.1.1>
- Prather, A.L. (2004) Revision of the Neotropical caddisfly genus *Banyallarga* (Trichoptera: Calamoceratidae). *Zootaxa*, 435 (1), 1–76.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.435.1.1>
- Rambur, J.P. (1842) *Histoire Naturelle des Insectes, Névroptères*. Librairie encyclopédique de Roret. Fain et Thunot, Paris, 534 pp.
- Ross, H.H. (1938) Descriptions of Nearctic Caddis Flies. *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 21, 101–183.
- Ross, H.H. (1946) A review of the Nearctic Lepidostomatidae (Trichoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 39, 265–291.
<https://doi.org/10.1093/aesa/39.2.265>
- Ross, H.H. (1956) *Evolution and classification of the mountain caddisflies*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois, 213 pp.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA) (2010) *Plan Municipal de Desarrollo 2011–2013. Santa Catarina Lachatao, Ixtlán, Oaxaca*. Consejo Municipal de Desarrollo Rural Sustentable, Oaxaca, Mexico, 152 pp.
- Schmid, F. (1982) La famille des Xiphocentronides (Trichoptera: Annulipalpia). *Memories de la société entomologique du Canada*, 121, 1–127.
<https://doi.org/10.4039/entm114121fv>
- Stephens, J.F. (1829) *A Systematic Catalog of British Insects. Part I*. Baldwin & Cradock, London, 416 pp.
- Ulmer, G. (1905) Neue und wenig bekannte aussereuropäische Trichopteren, hauptsächlich aus dem Wiener Museum. *Annalen des Kaiserlich-königlich naturhistorischen Hofmuseums*, 20, 59–98.
- Weaver, J.S. III. (1983) *The Evolution and Classification of the Trichoptera with Revision of the Lepidostomatidae and North American Synopsis of this Family*. Ph. D. dissertation Clemson University, Clemson, South Carolina, 411 pp.
- Weaver, J.S., III. (1984) The evolution and classification of the Trichoptera part I: The groundplan of Trichoptera. In: Morse, J.C. (Ed.), *Proceedings of the Fourth International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands, pp. 413–419.
- Weaver, J.S., III. (1988) A synopsis of the North American Lepidostomatidae (Trichoptera). *Contributions of the American Entomological Institute*, 24, 1–141.
- Wiggins, G.B. (1996) *Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera)*. 2nd ed. University of Toronto Press, Toronto, Canada, 457 pp.

CAPÍTULO II

Evaluación preliminar del vuelo nocturno de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en un bosque templado de Oaxaca, México

Cita: Razo-González, M., G. Castaño-Meneses, R. Novelo-Gutiérrez y J. Márquez (2020). Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Aquatic Insects*, 41: 339-355. DOI: 10.1080/01650424.2020.1797818



Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico

María Razo-González , Gabriela Castaño-Meneses , Rodolfo Novelo-Gutiérrez & Juan Márquez

To cite this article: María Razo-González , Gabriela Castaño-Meneses , Rodolfo Novelo-Gutiérrez & Juan Márquez (2020): Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico, Aquatic Insects, DOI: [10.1080/01650424.2020.1797818](https://doi.org/10.1080/01650424.2020.1797818)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/01650424.2020.1797818>



Published online: 20 Aug 2020.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)



Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico

María Razo-González^a, Gabriela Castaño-Meneses^a, Rodolfo Novelo-Gutiérrez^b and Juan Márquez^c

^aUnidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México; ^bRed de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C, Xalapa, Veracruz, México; ^cLaboratorio de Sistemática Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

ABSTRACT

This study examined the flight activity of adult caddisflies (order Trichoptera) in a pine-oak forest in México. Specimens were collected near the locality of Puente de los Trabajos, Sierra de Juárez, Oaxaca State using blacklight traps during four nights between 28 October and 13 November 2015. A total of 1117 specimens were collected, belonging to 10 families, 18 genera, and 28 species. *Limnephilus tulatus* Denning, 1962, *Polycentropus casicus* Denning and Sykora, 1966 and the genus *Mayatrichia* Mosely, 1937 are recorded for the first time from Oaxaca State. Activity and species diversity peaked between 18:00 and 19:30 h. More than 90% of all species observed had been recorded by 00:30 h, and 100% by 05:30 h. Abundance and species richness were significantly correlated with temperature and relative humidity. We found that the seasonal activity of *Ochrotrichia yavesia* Bueno-Soria and Holzenthal, 2004, increases in late October. Environmental variables as precipitation, wind speed and direction should also be considered, and additional sampling in different seasons of the year in other localities with different environmental conditions is also recommended.

ARTICLE HISTORY

Received 15 March 2020
Accepted 6 July 2020

KEYWORDS

Trichoptera; adults activity; periodicity; pine-oak forest; temperature; blacklight trap; Sierra de Juárez

Introduction

The order Trichoptera (caddisflies) includes holometabolous insects having aquatic immature stages and terrestrial adults that are widely distributed in almost all continents except for Antarctica (de Moor and Ivanov 2008). Caddisflies are essential components of aquatic ecosystems (Mackay and Wiggins 1979) and are useful as biological indicators of water quality (Houghton, Berry, Gilchrist, Thompson, and

CONTACT Gabriela Castaño-Meneses  gabycast99@hotmail.com  Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México.

© 2020 Informa UK Limited, trading as Taylor & Francis Group

Nussbaum 2011), hence the importance of field sampling to obtain an accurate representation of the caddisfly community.

Several studies have examined the seasonal flight activity of caddisflies (Gíslason 1978; Jackson and Resh 1991; Schmera 2001; Kimura, Inoue, and Hirabayashi 2008; Prommi, Seetapan, and Thamsenanupap 2012; Houghton 2015; de Moor and McIlleron 2016). However, only a few studies have looked at their flight periodicity either during the night (Wright, Pytel, and Houghton 2013; Brakel, Wassink, and Houghton 2015) or in daytime hours (Lewis and Taylor 1965). On the other hand, many researchers assume—based on mostly anecdotal evidence—that flight activities take place mostly during the first 2 hours after sunset. Harris (1971), McIlleron and de Moor (2011), and others have concluded that the flight activity of caddisflies peaks between 30 minutes and up to two and a half hours after dusk, but whether all the species show the same pattern remains unknown. It has also been shown that nocturnal flight pattern can be bimodal (Corbet and Tjonneland 1955), with a first peak right after sunset followed by a second one just before dawn, but it is not known whether these activity peaks involve the same or different species.

Flight periodicity of caddisflies depends on various environmental factors including temperature, wind speed, precipitation, humidity, and vegetation density (Nimmo 1966; Resh, Haag, and Neff 1975; Andersen 1978; Usis and MacLean 1986; Waringer 1989, 1991; Collier and Smith 1998; Houghton and Stewart 1998; Anderson and Vondracek 1999). The activity level of caddisflies is strongly regulated by temperature, particularly in temperate environments, as the cold season reduces the activity of adults, thus resulting in a markedly seasonal activity pattern (Schmera 2001).

The aim of this study was to document the flight activity pattern of caddisfly species attracted by blacklight traps in order to identify activity peaks and then evaluate the effect of temperature and relative humidity on flight activity.

Material and methods

The study area (17°15'11"N, 96°29'27"W), named Puente de los Trabajos, belongs to the municipality of Santa Catarina Lachatao, Sierra de Juárez mountain range, in the northern part of the Oaxaca State, Mexico, at an elevation of 1985 m above sea level (Figure 1). The climate is sub-humid temperate, strongly seasonal, with a summer rainy season (García 2004) from June to September (CONAGUA 2010); mean annual temperature ranges between 12 and 20°C, and annual precipitation from 800 to 1200 mm. The prevailing vegetation is pine-oak forest (INEGI 2010; SAGARPA 2010).

A blacklight trap (Blahnik and Holzenthal 2004) was placed 5 m away from the water edge from dusk (17:30 h) to dawn (06:30 h), and all caddisflies that landed on the trap were collected manually at intervals of 30 minutes (26 samples). The specimens collected were preserved in bottles containing 96% ethanol for subsequent identification. Ambient temperature and relative humidity at the time of collection were recorded with thermo-hygrometer HOBO Pro v2. Four sampling events were carried out between 28 October and 13 November 2015; each light trap was placed on the

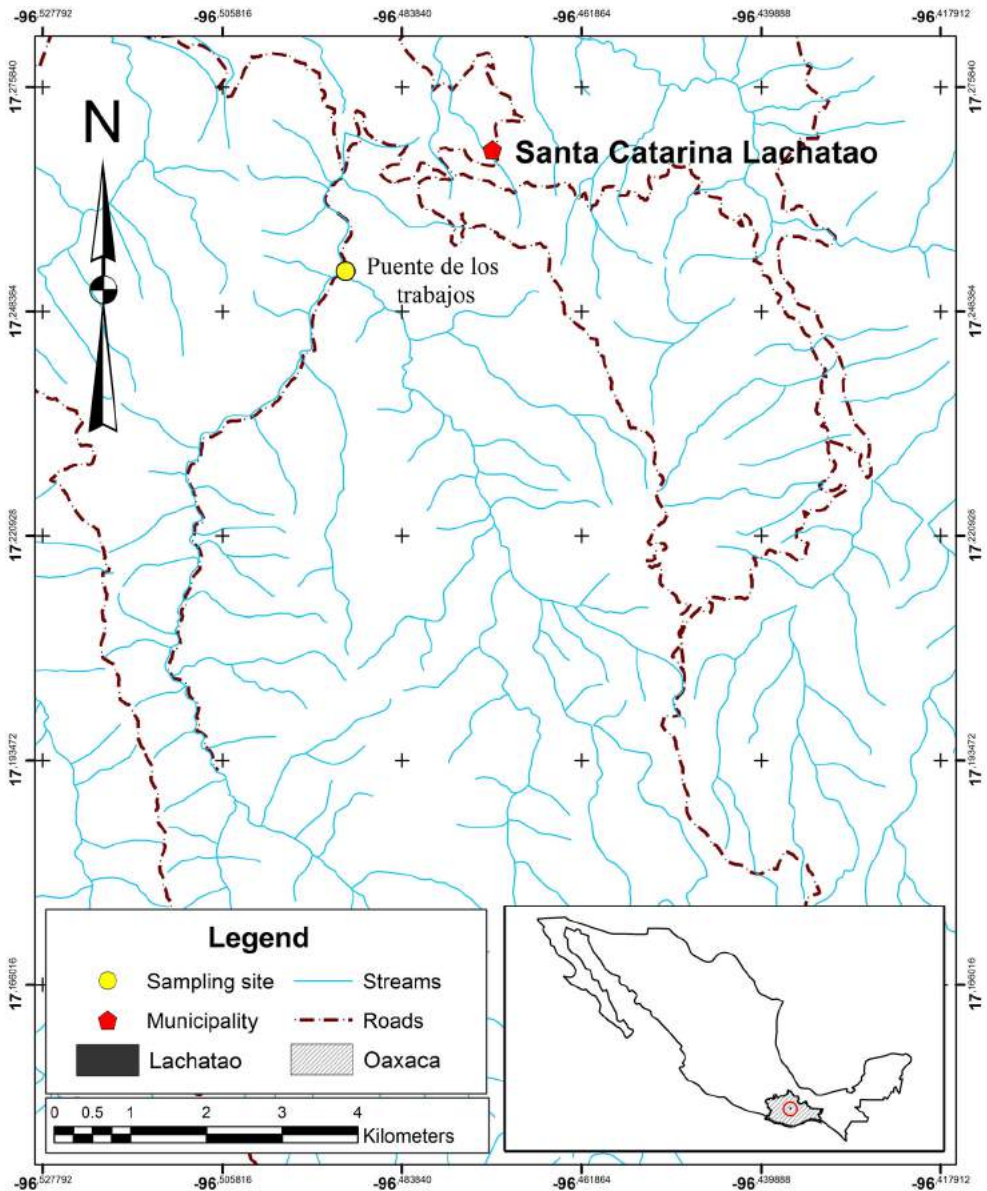


Figure 1. Location of the study site in Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México.

very same spot on each sampling event. These collections were made in replacement of a systematic larger collection that was postponed due to bad weather conditions.

The genitalia from the specimens collected was processed according to the technique described by Blahnik and Holzenthal (2004) for identification. Specimens were first identified to family and genus using Ross (1944) and Wiggins and Currie (2008); afterwards, identification to species was based on keys published by Ross and King (1952), Gordon (1974), Schmid (1982), Bueno-Soria (1984, 2002, 2009), Hamilton (1986), Weaver (1988), Ruiter (1995), Moulton, Harris, and Slusark (1999), Johanson (2002), Holzenthal and Andersen (2004), Blahnik and Holzenthal (2014) and Muñoz-Quesada and Holzenthal

(2015). Voucher specimens are deposited in the Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM).

A cumulative percentage curve of species collected was constructed averaging the abundance by time interval, during the four collection events. Curves of the cumulative number of species (104 total samples) recorded over time were plotted using the Clench and Chao2 estimators of species richness as implemented in the software EstimateS v. 8.2 (Colwell 2009). We performed a cluster analysis of species presence/absence data for each time point using the unweighted pair-group method using the arithmetic averages (UPGMA) as a clustering strategy and the coefficient of Pearson as a similarity measure. Correlations were made between abundance and species richness with ambient temperature and relative humidity. The relationships among time intervals, temperature and relative humidity with caddisfly species assemblages were examined through a discriminant analysis (DCA). Proportion of females and males by species, total and at the time intervals were tested by chi-square test. Such analyses were made using software STATISTICA ver. 6 (StatSoft 1995).

Results

Species number and new faunistic records

A total of 1117 specimens were collected, including 611 males and 506 females comprising 10 families, 18 genera and 28 species. *Leucotrichia* sp., *Mayatrichia* sp. and *Trienodes* sp. were identified as morphospecies, as only female specimens were collected (Table 1). Specimens of *Metrichia* sp., *Ochrotrichia* sp. and *Rhyacopsyche* sp. may represent new species. Among the families collected, Hydroptilidae was the most diverse, with 11 species, whereas Helicopsychidae, Limnephilidae and Xiphocentronidae were each represented by a single species. *Limnephilus tulatus* Denning, 1962, *Polycentropus casicus* Denning and Sykora, 1966, and one species of the genus *Mayatrichia* Mosely, 1937 were recorded here for the first time from Oaxaca State (Table 1). Additionally, we recorded 11 species not previously known from the Santa Catarina Lachatao (Bueno-Soria and Holzenthal 2004; Bueno-Soria, Santiago-Fragoso, and Barba-Álvarez 2001; Razo-González 2018).

Nocturnal flight activity

General flight timing and grouping

During the study period, caddisflies were observed between 17:30 h and 06:00 h of the following day; no caddisflies were collected between 06:00 and 06:30 h. The highest abundance and highest species diversity were recorded between 18:00 and 19:00 h; both variables decreased thereafter and reached zero by 06:00 h.

More than 90% of all species observed in the study area were recorded by 00:30 h of the study period; and 100% were collected by 05:30 h of the study period (Figure 2). We recorded 88.6% of the total estimated number of caddisfly species present at the collection site based on the Clench estimator (Figure 3) and 77.8% according to the Chao2 estimator; the projected total richness was 31 and 36 species, respectively, using these estimators. The dendrogram from the cluster analysis (Figure 4) shows two primary groups, one of which includes species in the genera *Atopsyche* Banks,

Table 1. Trichoptera species recorded in Puente de los Trabajos, Santa Catarina Lachatao, Oaxaca State.

Species/Collection event	Key	1	2	3	4
HELICOPSYCHIDAE					
<i>Helicopsyche planata</i> Ross, 1956	<i>Hep1</i>	–	1	–	–
HYDROBIOSIDAE					
<i>Atopsyche calopta</i> Ross and King, 1952	<i>Atca</i>	16	12	23	74
<i>Atopsyche dampfi</i> Ross and King, 1952	<i>Atdi</i>	1	–	–	2
HYDROPSYCHIDAE					
<i>Cheumatopsyche gelita</i> Denning, 1952	<i>Chge</i>	6	12	6	19
<i>Hydropsyche toschiae</i> (Denning, 1965)	<i>Hyto</i>	5	–	2	4
HYDROPTILIDAE					
<i>Hydroptila arctia</i> Ross, 1938	<i>Hyar</i>	3	13	4	1
<i>Ithytrichia mexicana</i> Harris and Contreras-Ramos, 1989	<i>Itme</i>	3	1	6	1
<i>Leucotrichia</i> sp.	<i>Lesp</i>	1	1	1	1
<i>Mayatrichia</i> sp.	<i>Masp</i>	–	–	–	1
<i>Metrichia yavesia</i> Bueno-Soria, 2002	<i>Meya</i>	6	8	2	9
<i>Metrichia</i> sp.	<i>Mesp</i>	–	2	–	2
<i>Ochrotrichia buenoi</i> Razo-González, 2018	<i>Ocbu</i>	–	–	–	1
<i>Ochrotrichia ildria</i> Denning and Blickle, 1972	<i>Ocil</i>	–	2	1	1
<i>Ochrotrichia yavesia</i> Bueno-Soria and Holzenthal, 2004	<i>Ocyo</i>	139	322	90	23
<i>Ochrotrichia</i> sp.	<i>Ocsp</i>	1	1	1	5
<i>Rhyacopsyche</i> sp.	<i>Rhsp</i>	–	1	–	–
LEPIDOSTOMATIDAE					
<i>Lepidostoma bakeri</i> Flint, 1965	<i>Leba</i>	–	1	–	1
<i>Lepidostoma catarina</i> Bueno-Soria et al., 2001	<i>Leca</i>	17	–	–	–
<i>Lepidostoma frontale</i> (Banks, 1901)	<i>Lefr</i>	–	10	–	22
LEPTOCERIDAE					
<i>Oecetis sordida</i> Blahnik and Holzenthal, 2014	<i>Oeso</i>	18	17	16	10
<i>Triaenodes</i> sp.	<i>Trsp</i>	–	1	–	1
LIMNEPHILIDAE					
<i>Limnephilus tulatus</i> Denning, 1962	<i>Litu</i>	5	26	37	22
PHILOPOTAMIDAE					
<i>Wormaldia barbai</i> Muñoz-Quesada and Holzenthal, 2015	<i>Woba</i>	1	–	2	–
<i>Wormaldia tarasca</i> Bueno-Soria and Holzenthal, 1986	<i>Wota</i>	10	8	9	22
POLYCENTROPODIDAE					
<i>Polycentropus aztecus</i> Flint, 1967	<i>Poaz</i>	9	3	5	3
<i>Polycentropus casicus</i> Denning and Sykora, 1966	<i>Poca</i>	1	–	–	–
<i>Polycentropus mexicanus</i> (Banks, 1901)	<i>Pome</i>	–	1	1	–
XIPHOCENTRONIDAE					
<i>Xiphocentron serestus</i> Schmid, 1982	<i>Xise</i>	–	1	–	–
Species richness		17	21	16	21
Total abundance		242	444	206	225

Taxa names in bold are the first records for Oaxaca State. Key = Abbreviations used in graphics.

1905 and *Limnephilus* Leach, 1815, as a group clearly separated from the other species. These genera appeared from 21:30 until 06:00 h.

The results from the discriminant analysis (Figure 5) show that most species are clustered into three different groups. The first group includes crepuscular species that are active from dusk until 20:30 h including *Ochrotrichia yavesia* Bueno-Soria and Holzenthal, 2004 and *Oecetis sordida* Blahnik and Holzenthal, 2014; the second group includes *Hydropsyche toschiae* (Denning 1965) and *Atopsyche calopta* Ross and King, 1952 that are more abundant by midnight; and the third, those active during the early morning hours as *Limnephilus tulatus* and *Metrichia yavesia* Bueno-Soria, 2002.

Species abundance and flight timing

The rank-abundance curve (Figure 6) shows that *Ochrotrichia yavesia* was the most abundant species, whereas *Helicopsyche planata* Ross, 1956, *Mayatrichia* sp.,

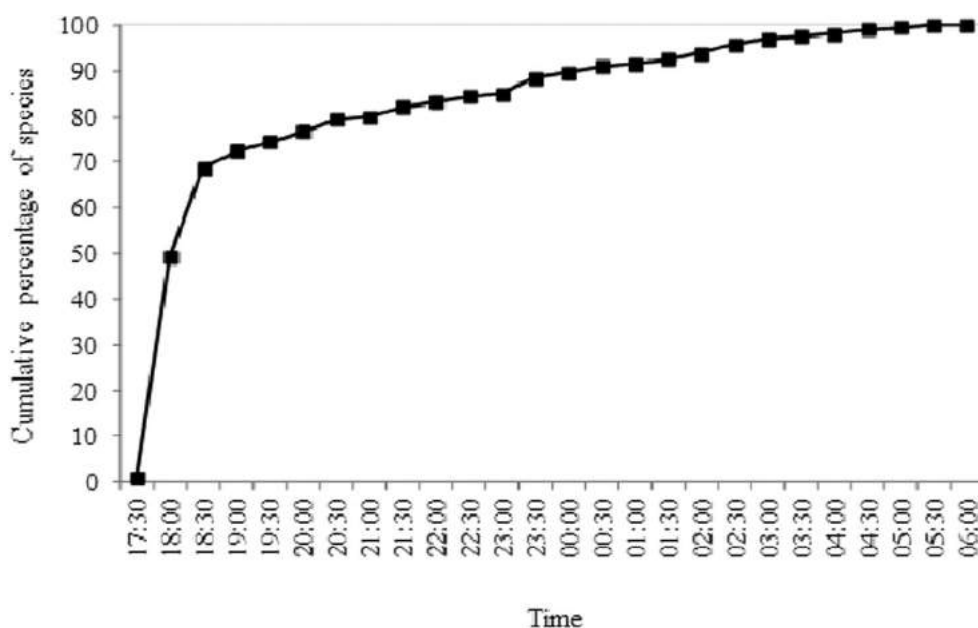


Figure 2. Cumulative percentage of Trichoptera species recorded over time. Each point represents the average of the four collection events.

Ochrotrichia buenoi Razo-González, 2018, *Rhyacopsyche* sp., *Lepidostoma catarina* Bueno-Soria et al., 2001, *Polycentropus casicus* and *Xiphocentron serestus* Schmid, 1982 were the least abundant ones, each with a single specimen in the sample.

Out of the 28 species recorded, the abundance of *Metrichia yavesia*, *Ochrotrichia yavesia*, *Lepidostoma frontale* (Banks, 1901), *Oecetis sordida*, *Wormaldia tarasca* Bueno-Soria and Holzenthal, 1986 and *Polycentropus aztecus* Flint, 1967 peaked between 18:00 and 19:30 h (Figure 7). The genus *Ochrotrichia* was represented by four species (Table 1), with *O. yavesia* accounting for 97.8% of the total abundance of this genus; this species is not shown in the graphs because its high abundance (50.6% of the total) hides the pattern for the other species. *Cheumatopsyche gelita* Denning, 1952 was active between 18:00 and 00:00 h, whereas *Atopsyche calopta*, *A. dampfi* Ross and King, 1952 and *Limnephilus tulatus* were more active later (Figure 8). The abundance of these four species peaked by 23:30 h.

Correlation with the sex of specimens

In the total collection, the proportion of males was 54.70%. This sex ratio varied during the night but only significantly at intervals 18:00 h ($\text{Chi}^2 = 45.59$, $p < 0.05$), 22:00 h ($\text{Chi}^2 = 6.86$, $p < 0.05$) and 23:30 h ($\text{Chi}^2 = 6.22$, $p < 0.05$). Only males were collected by 05:30 h (Figure 9). The sex ratio was less conservative for each of the individual species; 46.4% of the species were represented by males only, and 10.7% exclusively by females (Figure 10). Although the general sex ratio was males-biased ($\text{Chi}^2 = 9.68$, $p < 0.05$), for the most abundant species, the sex ratio was unbalanced towards females (88.80%) for *Atopsyche calopta* ($\text{Chi}^2 = 73.73$, $p < 0.05$) and towards

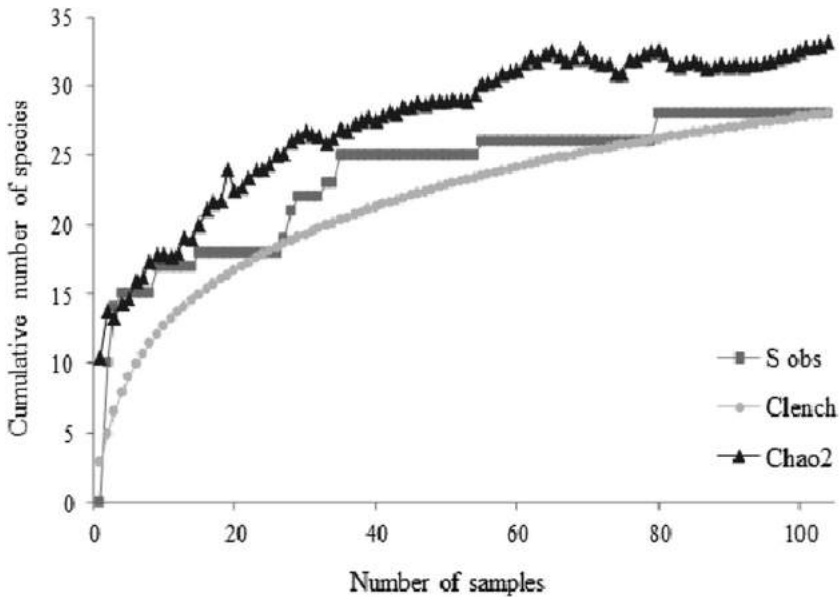


Figure 3. Species accumulation curves of Trichoptera at Puente de los Trabajos.

males for *Ochrotrichia yavesia* (64.11%; $\text{Chi}^2 = 45.16$, $p < 0.05$) and *Limnephilus tulatus* (77.78%; $\text{Chi}^2 = 26.68$, $p < 0.05$).

Correlation with temperature and humidity

Across the sampling window, temperature ranged between 8.8 and 17°C, and relative humidity ranged between 84.4 and 99.9%. Caddisfly abundance was positively correlated with temperature ($r = 0.43$; $p < 0.05$) and negatively with relative humidity ($r = -0.34$; $p < 0.05$). Species richness was significantly correlated with both temperature ($r = 0.54$; $p < 0.05$) and relative humidity ($r = -0.46$; $p < 0.05$; **Figure 11**). The most abundant species *Ochrotrichia yavesia* ($r = 0.50$, $p < 0.05$) and *Limnephilus tulatus* ($r = -0.52$, $p < 0.05$) also correlated significantly with air temperature.

Discussion

Species number and new faunistic records

The number of caddisfly species recorded in this study represents a 25% increase in the Trichoptera species richness of Oaxaca State. Our new records include *Limnephilus tulatus*, which had been so far recorded only from Chihuahua (Bueno-Soria, Morrone, and Barba-Álvarez 2007), Durango and Estado de México states (Bueno-Soria 2010), *Polycentropus casicus* so far know from Durango (Denning and Sykora 1966), Estado de México (Bueno-Soria 2010), Michoacán and Veracruz states (Bueno-Soria and Flint 1978), and an unidentified species of the genus *Mayatrichia* of which only three species have been previously recorded in Mexico: *Mayatrichia rualda* Mosely, 1937 from Chiapas and Guerrero states, *M. tuscaloosa* Harris and Sykora, 1996 from Nuevo León State and *M. ayama* Mosely, 1937 from Guerrero, Hidalgo, Morelos, San Luis Potosí, Tabasco and Veracruz states (Mosely 1937; Harris

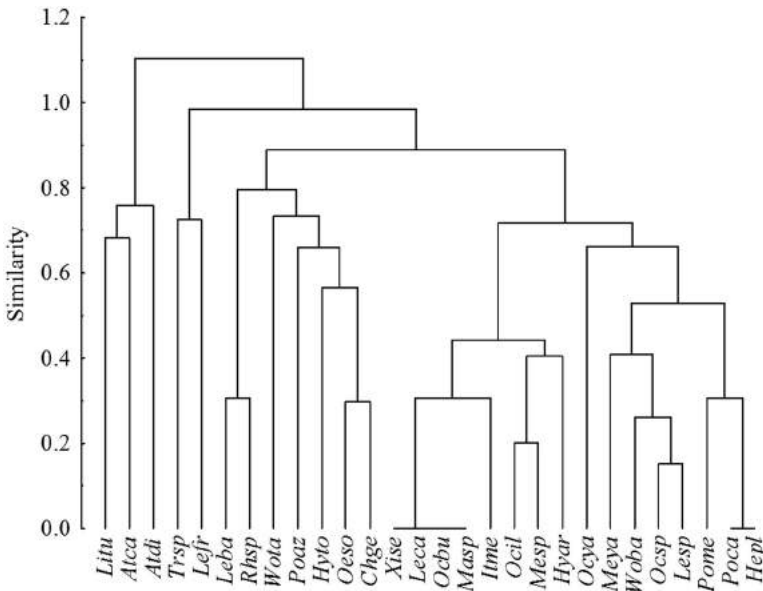


Figure 4. Dendrogram based on presence/absence data of the species recorded throughout collection period. For the abbreviations of species names, refer to Table 1.

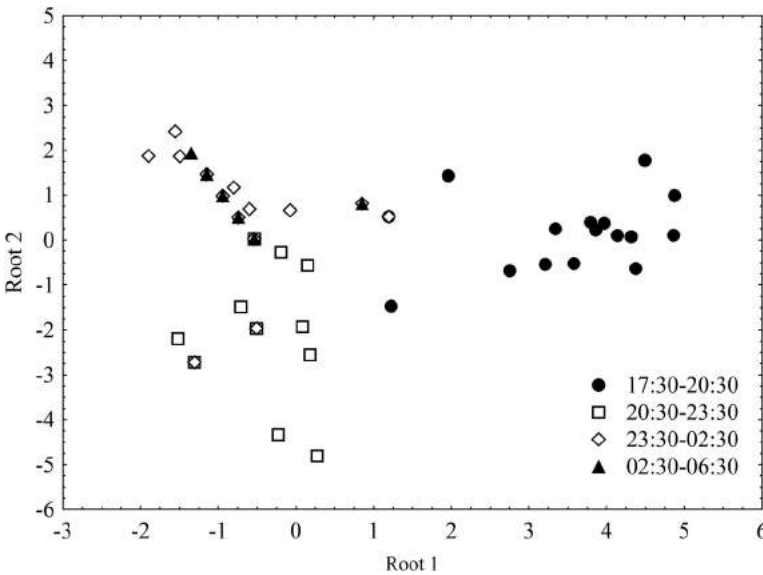


Figure 5. Discriminant analysis based on abundance and relationship with temperature and relative humidity.

and Sykora 1996; Bueno-Soria 2010). Despite the significant increase in the number of species reported in the present study, the richness estimators showed that more species of caddisflies remain to be recorded (Figure 3), because the asymptote was not reached. This can be related with our limited sampling period (fall), or/and possibly the dense plant cover in the riparian zone of this stream that made the light traps less effective in attracting insects.

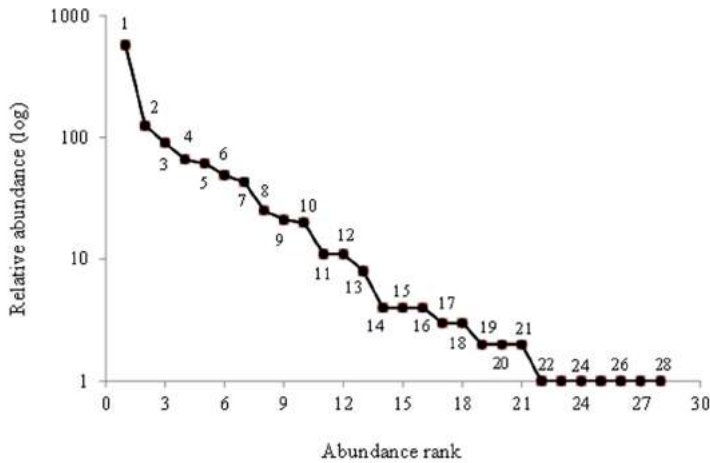


Figure 6. Rank-abundance curve showing the relative abundance of caddisfly species recorded at Puente de los Trabajos. Order of importance: 1 = *O. yavesia* Bueno-Soria and Holzenthal, 2004; 2 = *A. calopta* Ross and King, 1952; 3 = *L. tulatus* Denning, 1962; 4 = *Lepidostoma frontale* (Banks, 1901); 5 = *O. sordida* Blahnik and Holzenthal, 2014.

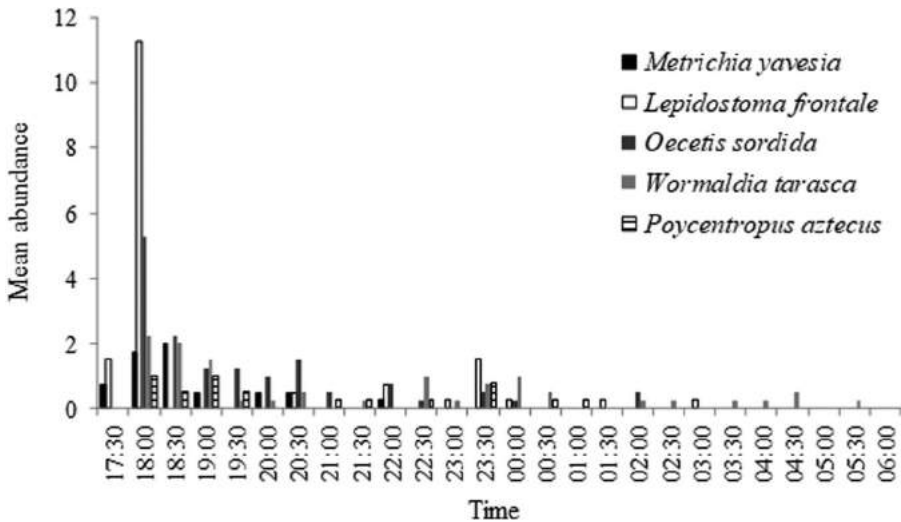


Figure 7. Abundance (average) per sampling event.

Nocturnal flight activity

Flight timing, grouping and species abundance

Our data show that the arrival of caddisflies to the light trap follows a well-defined pattern, consistent with the findings reported in most other studies (Nimmo 1966; Harris 1971; Resh et al. 1975; Brakel et al. 2015), namely an abrupt increase in both abundance and species richness during the early time intervals, followed by a steady

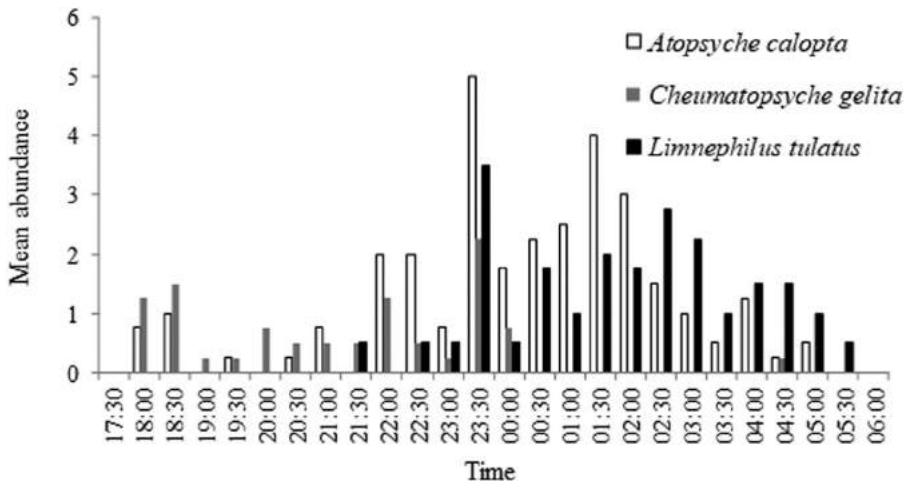


Figure 8. Abundance (average) per sampling interval.

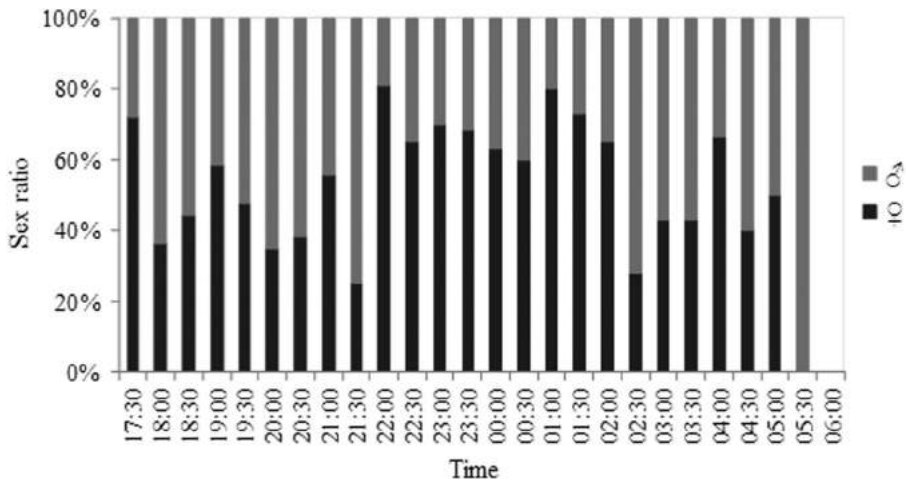


Figure 9. Relative abundance of sexes by sampling interval.

decline over the course of the night. We also observed another, although smaller, peak of activity shortly after midnight, characterised by species *Limnephilus tulatus*, *Atopsyche calopta* and *A. dampfi*, which show a flight pattern notably different from the rest of the species. In a more restrictive sampling period, these would be missed because they fly later in the night and in the early morning hours.

Although highest abundance and species richness were recorded within the first 2 hours after sunset, our results show that restricting the sampling effort to that short period of time might significantly underestimate the overall species diversity, as only 67% of the total number of individuals and 75% of species were recorded during that period. Other studies have reported a similar pattern, in which the majority of caddisflies were collected during a period ranging from ten minutes (de Moor and McIlleron 2016) to 2 hours, approximately (Corbet and Tjonneland 1955; Wright

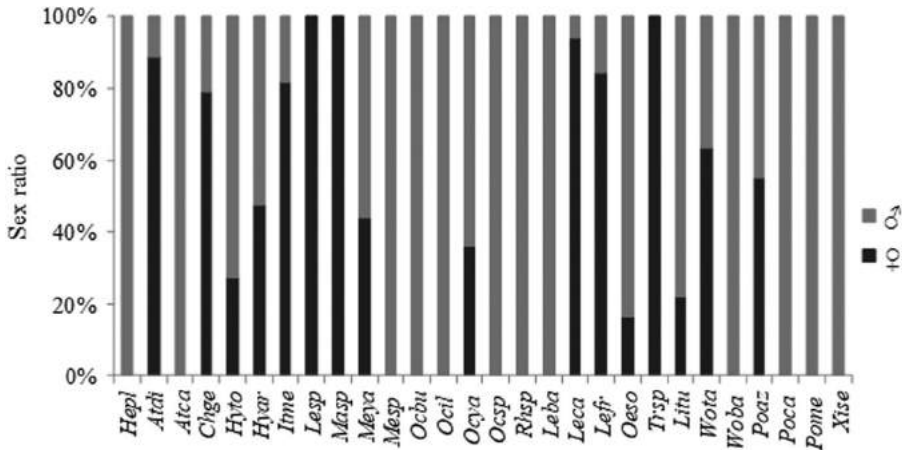


Figure 10. Relative abundance of sexes by species.

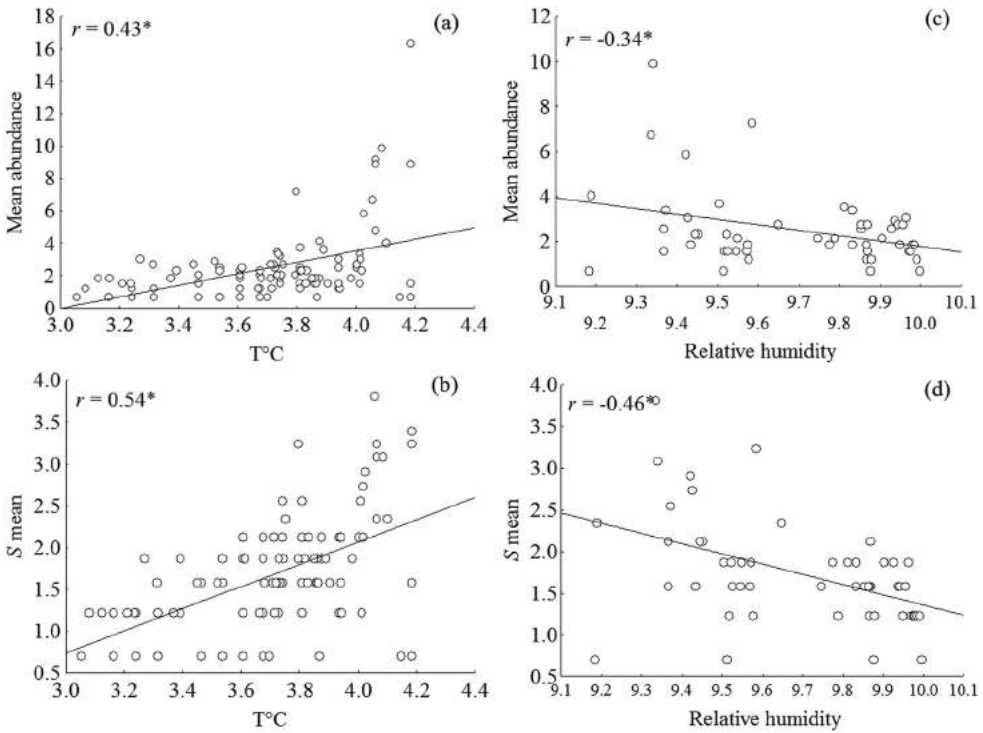


Figure 11. Correlations between the abundance-temperature ($T^{\circ}\text{C}$) (a); abundance-relative humidity percentage (b); species richness-temperature ($T^{\circ}\text{C}$) (c); species richness-relative humidity percentage (d).

et al. 2013; Brakel et al. 2015), and suggest that it may be caused by males looking for females for mating, which is a behaviour similar to some species of nocturnal Lepidoptera (Lingren, Greene, Davis, Baumhover, and Henneberry 1977). Alternatively, it may serve as a means to optimise the use of chemical signals during flight (de Moor and McIlleone 2016).

The disproportionate abundance of *Ochrotrichia yavesia* suggests that this species might have an emergence during this season. According to data recorded at other times of the year and other nearby sites (unpublished data), this could be a univoltine species. This finding is similar to that observed by Flint and Herrmann (1976) for *Ochrotrichia susanae* Flint and Herrmann, 1976, whose emergence was recorded between the third week of June and the last week of July. In addition, the relative abundance of *Ochrotrichia yavesia* males increased gradually (relative to the abundance of females) during the sampling period; this is consistent with observations by Svensson (1972).

The analysis of the flight behaviour of species revealed the existence of three groups. One includes crepuscular species that fly during the first peak of activity just after sunset; a second group displayed a peak of activity around midnight; and the third group was active until 06:00 h. Each group included particular assemblages of species. For instance, during the first period of activity *Ochrotrichia yavesia* was the dominant species. The second activity period primarily included *Lepidostoma frontale*, and *Hydropsyche toschieae*, and the third group was characterised by the presence of *Limnephilus tulatus*, which shows activity after midnight and whose flight is associated with low air temperature as has been observed in other studies for different species within this genus (Crichton 1960; Andersen 1978).

Correlation with the sex of specimens

Harris (1971) reported that the sex ratio does not remain constant during the night. Similarly, Waringer (1989) observed that sex ratio throughout the night varied greatly for different species; both patterns were observed in our study. However, we observed that males were more abundant during the earliest sampling intervals, in contrast with the study just mentioned. Only males were collected for species such as *Atopsyche dampfi* and *Ochrotrichia* sp., while only females were recorded for *Leucotrichia* sp., *Mayatrichia* sp. and *Triaenodes* sp. This pattern may be due to the differential attraction to light shown by caddisflies; previous studies (Svensson 1972; Usis and MacLean 1986; Jackson and Resh 1991; Larsson 2017) have pointed out that, depending on the species, either males or females are more strongly attracted by light. The biological characteristics of each individual species (Morgan 1956) also influence the sex ratio observed and its changes during the course of the night, as in some species the sex ratio is biased towards one of the sexes since the emergence of adults. Finally, the different environmental requirements of each sex should also be considered (Vilarino and Calor 2017).

Correlation with temperature and humidity

Flight activity of caddisflies is determined by conditions intrinsic to the species as well as by environmental factors (Jackson and Resh 1991), including temperature and wind speed and direction (Nimmo 1966; Stiege 2004; de Moor and McIlleron 2016). Previous studies have shown that temperature thresholds around 10°C suppress caddisfly flight activity (Andersen 1978; Usis and Maclean 1986; Waringer 1991; Wright et al. 2013; Nowinszky, Kiss, and Puskás 2014). In this study, temperature during sampling events was almost always above 10°C, only in five of the 104 sampling

intervals (6 November) temperatures recorded were lower than this threshold, and these were the intervals immediately prior to sunrise. Although the correlation between abundance, species richness, temperature and relative humidity was significant, it was low compared to what was found in other studies. For example, Waringer (1991) observed an association between the temperature and catching success in light trap ($r=0.8$, $p < 0.01$), while Jackson and Resh (1991) found correlation between male flight activity and air temperature ($r=0.9$, $p < 0.01$). This suggests that flight activity in our study may be influenced by environmental factors other than those that were recorded, or by the interaction of several factors. On the other hand, relative humidity does not seem to significantly influence itself flight activity of caddisflies; however, it might have an important effect in conjunction with temperature. For example, when high temperature occurs concurrently with low relative humidity, the life expectancy of adults is reduced significantly (Jackson 1988; Prommi et al. 2012).

Conclusion

The findings reported here represent a useful tool to refine sampling protocols and optimise field work according to the particular research objectives. However, our results cannot be generalised to other habitats, as other studies (e.g., Wright et al. 2013) have recorded only one peak of activity around midnight. In addition, other environmental factors that may potentially affect the flight activity of caddisflies, including precipitation (Crichton 1960), season of the year and geographic location (Gíslason 1978), should also be considered. Much remains to be learned about the natural history of caddisflies to better understand the dynamic of their communities and use such knowledge to formulate comprehensive conservation strategies. At the same time, it is highly recommended that further studies be carried out in the Sierra de Juárez, Oaxaca, where Santa Catarina Lachatao is placed, given their geographic location at the confluence of three biogeographic provinces, namely, Faja Volcánica Transmexicana, Veracruzana and the Sierra Madre del Sur (Morrone, Escalante, and Rodríguez-Tapia 2017), which promotes high biodiversity.

Acknowledgements

We thank the authorities of Santa Catarina Lachatao for granting us access to their lands and to V.S. Jiménez-Hernández, M.E. López-Martínez, J. Aragón-Parada and M.A. Patiño-Ruiz for their assistance with field work. To Dr José Arturo Casasola-González for granting access to the facilities of the Instituto de Ciencias Ambientales of the Universidad de la Sierra Juárez. María Elena Sánchez-Salazar translated the manuscript into English. Two anonymous reviewers and Dr Helena Shaverdo gave valuable suggestions to improve the manuscript.

Funding

Posgrado en Ciencias Biológicas program of the Universidad Nacional Autónoma de México for financial support during first author doctoral studies. This study was partly funded by a doctoral grant from CONACyT (326085).

References

- Andersen, T. (1978), 'Influence of Temperature on the Sex Ratio of Trichoptera in Light-Trap Catches in Western Norway', *Norwegian Journal of Entomology*, 25, 149–151.
- Anderson, D.J., and Vondracek, B. (1999), 'Insects as Indicators of Land Use in Three Ecoregions in the Prairie Pothole Region', *Wetlands*, 19, 648–664.
- Banks, N. (1901), 'A List of Neuropteroid Insects from Mexico', *Transactions of the American Entomological Society*, 27, 361–371.
- Banks, N. (1905), 'Descriptions of New Nearctic Neuropteroid Insects', *Transactions of the American Entomological Society*, 32, 1–20.
- Blahnik, R.J., and Holzenthal, R.W. (2004), 'Collection and Curation of Trichoptera, with an Emphasis on Pinned Material', *Nectopsyche, Neotropical Trichoptera Newsletter*, 1, 8–20.
- Blahnik, R.J., and Holzenthal, R.W. (2014), 'Review and Redescription of Species in the *Oecetis Avara* Group, with the Description of 15 New Species (Trichoptera: Leptoceridae)', *ZooKeys*, 376, 1–83.
- Brakel, K., Wassink, L.R., and Houghton, D.C. (2015), 'Nocturnal Flight Periodicity of the Caddisflies (Trichoptera) in Forest and Meadow Habitats of a First Order Michigan Stream', *The Great Lakes Entomologist*, 48, 34–44.
- Bueno-Soria, J. (1984), 'Estudios en Insectos Acuáticos II: revisión Para México y Centroamérica Del Género *Hydroptila* Dalman (Trichoptera: Hydroptilidae)', *Folia Entomológica Mexicana*, 59, 79–138.
- Bueno-Soria, J. (2002), 'The Genus *Metrichia* Ross (Trichoptera: Hydroptilidae) from México', *Transactions of the American Entomological Society*, 128, 223–243.
- Bueno-Soria, J. (2009), 'A Review of the Genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Central America', *Transactions of the American Entomological Society*, 135, 59–160.
- Bueno-Soria, J. (2010), *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*, Distrito Federal, México: Instituto de Biología-Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bueno-Soria, J., and Flint, O.S. Jr., (1978), 'Catálogo sistemático de los tricópteros de México (Insecta: Trichoptera), con algunos registros de Norte, Centro y Sudamérica', *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 49, 189–218.
- Bueno-Soria, J., and Holzenthal, R.W. (1986), 'Estudios en Insectos Acuáticos V. Descripción de Tres Nuevas Especies de Tricópteros de México: (Trichoptera: Philopotamidae)', *Anales Del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 57, 137–144.
- Bueno-Soria, J., and Holzenthal, R.W. (2004), 'New Species of the Genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Panama', *Transactions of the American Entomological Society*, 130, 245–269.
- Bueno-Soria, J., Morrone, J.J., and Barba-Álvarez, R. (2007), 'Trichoptera of the Sierra Tarahumara, Chihuahua, México, in *Proceedings of the 12th International Symposium on Trichoptera*, eds. J. Bueno-Soria, R. Barba-Álvarez, and B.J. Armitage, Columbus, OH: The Caddis Press, pp. 31–35.
- Bueno-Soria, J., Santiago-Fragoso, S., and Barba-Álvarez, R. (2001), 'Studies in Aquatic Insects XVIII: new Species and New Record of Caddisflies (Trichoptera) from Mexico', *Entomological News*, 112, 145–158.
- Collier, K.J., and Smith, B.J. (1998), 'Dispersal of Adult Caddisflies (Trichoptera) into Forests Alongside Three New Zealand Streams', *Hydrobiologia*, 361, 53–65.
- Colwell, R.K. (2009), *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (version 8.2) User's Guide and application* (Statistical program). Available at <http://purl.oclc.org/estimates>.

- Comisión Nacional del Agua (CONAGUA (2010), *Data from: Servicio Meteorológico Nacional, México. Normales climatológicas* (Dataset). Available at <http://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-ver-estado?estado=oax>.
- Corbet, P.S., and Tjonneland, A. (1955), 'Rhythmic Flight Activity of Certain East African Trichoptera', *Nature*, 175, 1122–1123.
- Crichton, M.I. (1960), 'A Study of Captures of Trichoptera in a Light Trap near Reading, Berkshire', *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 112, 319–344.
- Denning, D.G. (1952), 'Descriptions of Several New Species of Caddis Flies', *The Canadian Entomologist*, 84, 17–22.
- Denning, D.G. (1962), 'New Trichoptera', *Pan Pacific Entomologist*, 38, 33–39.
- Denning, D.G. (1965), 'New Hydropsychidae (Trichoptera)', *Journal of the Kansas Entomological Society*, 38, 75–84.
- Denning, D.G., and Blickle, R.L. (1972), 'A Review of the Genus *Ochrotrichia* (Trichoptera: Hydroptilidae)', *Annals of the Entomological Society of America*, 65, 141–151.
- Denning, D.G., and Sykora, J. (1966), 'New North American Trichoptera', *The Canadian Entomologist*, 98, 1219–1226.
- de Moor, F.C., and Ivanov, V.D. (2008), 'Global Diversity of Caddisflies (Trichoptera: Insecta) in Freshwater', *Hydrobiologia*, 595, 393–407.
- de Moor, F.C., and McIlleron, G. (2016), 'Preliminary Observations of Flight Activity of Trichoptera in the Southern Cape, South Africa', *Zoosymposia*, 10, 172–187.
- Flint, O.S. Jr. (1965), 'New Species of Trichoptera from the United States', *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 67, 168–176.
- Flint, O.S. Jr. (1967), 'Studies of Neotropical Caddis Flies, IV: New Species from México and Central America', *Proceedings of the United States National Museum*, 123, 1–24.
- Flint, O.S. Jr., and Herrmann, S.J. (1976), 'The Description of, and Environmental Characterization for, a New Species of *Ochrotrichia* from Colorado (Trichoptera: Hydroptilidae)', *Annals of the Entomological Society of America*, 69, 894–898.
- García, E. (2004), *Modificaciones al sistema climático de Köppen*, Distrito Federal: Instituto de Geografía-UNAM.
- Gíslason, G.M. (1978), 'Flight periods and ovarian maturation in Trichoptera in Iceland', in *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera*, ed. M.I. Crichton, Reading, England: University of Reading, pp. 135–146.
- Gordon, A.E. (1974), 'A Synopsis and Phylogenetic Outline of the Nearctic Members of *Cheumatopsyche*', *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 126, 117–160.
- Hamilton, S.W. (1986), *Systematics and biogeography of the New World *Polycentropus sensu stricto* (Trichoptera: Polycentropodidae)*, Clemson, Clemson University.
- Harris, S.C., and Contreras-Ramos, A. (1989), '*Ithytrichia Mexicana*, (Trichoptera: Hydroptilidae), a New Species of Caddisfly from Mexico', *Entomological News*, 100, 176–178.
- Harris, S.C., and Sykora, J.L. (1996), 'New Species of Microcaddisflies from the Eastern United States (Insecta: Trichoptera: Hydroptilidae)', *Annals of Carnegie Museum*, 65, 17–25.
- Harris, T.L. (1971), 'Crepuscular Flight Periodicity of Trichoptera', *Journal of the Kansas Entomological Society*, 44, 295–301.
- Holzenthal, R.W., and Andersen, T. (2004), 'The Caddisfly Genus *Triaenodes* in the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae)', *Zootaxa*, 511, 1–80.
- Houghton, D.C. (2015), 'A 5-Year Study of the Adult Flight Periodicity of 27 Caddisfly (Trichoptera) Species in Forest and Meadow Habitats of a First-Order Lower Michigan (USA) Stream Stream', *Environmental Entomology*, 44, 1472–1487.
- Houghton, D.C., and Stewart, K.W. (1998), 'Life History and Case Building Behavior of *Culoptila Cantha* (Trichoptera: Glossosomatidae) in the Brazos River, Texas', *Annals of the Entomological Society of America*, 91, 59–70.
- Houghton, D.C., Berry, E.A., Gilchrist, A., Thompson, J., and Nussbaum, M.A. (2011), 'Biological Changes along the Continuum of an Agricultural Stream: Influence of a Small

- Terrestrial Preserve and Use of Adult Caddisflies in Biomonitoring', *Journal of Freshwater Ecology*, 26, 381–397.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). (2010), *Santa Catarina Lachatao, Oaxaca. Compendio de información geográfica municipal 2010*. Available at <http://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/topografia/compendio>.
- Jackson, J.K. (1988), 'Diel Emergence, Swarming and Longevity of Selected Adult Aquatic Insects from a Sonoran Desert Stream', *American Midland Naturalist*, 119, 344–352.
- Jackson, J.K., and Resh, V.H. (1991), 'Periodicity in Mate Attraction and Flight Activity of Three Species of Caddisflies (Trichoptera)', *Journal of the North American Benthological Society*, 10, 198–209.
- Johanson, K.A. (2002), 'Systematic Revision of America *Helicopsyche* of the Subgenus *Feropsyche* (Trichoptera: Helicopsychidae)', *Entomologica Scandinavica*, 60, 1–147.
- Kimura, G., Inoue, E., and Hirabayashi, K. (2008), 'Seasonal abundance of adult caddisfly (Trichoptera) in the middle reaches of the Shinano River in central Japan', in *Proceedings of the Sixth International Conference on urban pests*, eds W.H. Robinson and D. Bajomi, Veszprém: OOK-Press, pp. 259–266.
- Larsson, M. (2017), 'Night, light and flight-light attraction in Trichoptera'. Unpublished master thesis. Linköping University, Department of Physics, Chemistry and Biology.
- Leach, W.E. (1815), 'Entomology', in *The Edinburgh Encyclopaedia (1815)*, ed. David Brewster, Edinburgh: William Blackwood, pp. 57–172.
- Lewis, T., and Taylor, L.R. (1965), 'Diurnal Periodicity of Flight by Insects', *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 116, 393–476.
- Lingren, P.D., Greene, G.L., Davis, D.R., Baumhover, A.H., and Henneberry, T.J. (1977), 'Nocturnal Behavior of Four Lepidopteran Pests That Attack Tobacco and Other Crops', *Annals of the Entomological Society of America*, 70, 161–167.
- McIllernan, W.G., and de Moor, F.C. (2011), 'Photography of Trichoptera in Flight', *Zoosymposia*, 5, 297–318.
- Mackay, R.J., and Wiggins, G.B. (1979), 'Ecological Diversity in Trichoptera', *Annual Review of Entomology*, 24, 185–208.
- Morgan, N.C. (1956), 'The Biology of *Leptocerus Aterrimus* Steph. with Reference to Its Availability as a Food for Trout', *Journal of Animal Ecology*, 25, 329–365.
- Morrone, J.J., Escalante, T., and Rodríguez-Tapia, G. (2017), 'Mexican Biogeographic Provinces: map and Shapefiles', *Zootaxa*, 4277, 277–279.
- Mosely, M.E. (1937), 'Mexican Hydroptilidae (Trichoptera)', *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 86, 151–189.
- Moulton, S.R., Harris, S.C., and Slusark, J.P. (1999), 'The Microcaddisfly Genus *Ithytrichia* Eaton (Trichoptera: Hydroptilidae) in North America', *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101, 233–241.
- Muñoz-Quesada, F., and Holzenthal, R.W. (2015), 'Revision of the Neotropical Species of the Caddisfly Genus *Wormaldia* McLachlan (Trichoptera: Philopotamidae)', *Zootaxa*, 3998, 1–138.
- Nimmo, A.P. (1966), 'The Arrival Pattern of Trichoptera at Artificial Light near Montreal, Quebec', *Quaestiones Entomologicae*, 2, 217–242.
- Nowinszky, L., Kiss, O., and Puskás, J. (2014), 'Light-Trap Catch of Caddisflies (Trichoptera) in the Carpathian Basin and Anatolia in the Four Quarter of the Moon', *Journal of the Entomological Research Society*, 16, 11–25.
- Prommi, T., Seetapan, K., and Thamsenanupap, P. (2012), 'Diversity and Seasonality of Caddisflies (Insecta: Trichoptera) at Champathong Waterfall, Northern Thailand', *SDU Research Journal Sciences and Technology*, 5, 125–137.
- Razo-González, M. (2018), 'Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New Species, New Geographical Records, and Checklist, México', *Zootaxa*, 4388, 22–40.
- Resh, V.H., Haag, K.H., and Neff, S.E. (1975), 'Community Structure and Diversity of Caddisfly Adults from the Salt River, Kentucky', *Environmental Entomology*, 4, 241–253.

- Ross, H. H. (1938), 'Descriptions of Nearctic Caddis Flies', *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 21, 101–183.
- Ross, H.H. (1944), 'The Caddis Flies, or Trichoptera, of Illinois', *Illinois Natural History Survey Bulletin*, 23, 1–326.
- Ross, H.H. (1956), 'New Species of *Helicopsyche* from the Western Hemisphere (Trichoptera, Helicopsychidae)', *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 46, 397–401.
- Ross, H.H., and King, E.W. (1952), 'Biogeographic and Taxonomic Studies in *Atopsyche* (Trichoptera, Rhyacophilidae)', *Annals of the Entomological Society of America*, 45, 177–204.
- Ruiter, D.E. (1995), 'Adult *Limnephilus* Leach (Trichoptera: Limnephilidae) of the New World', *Ohio Biological Survey Bulletin*, 11, 1–200.
- Schmera, D. (2001), 'Seasonal Activity of Caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Börzsöny Mountains, North Hungary', *Opuscula Zoologica*, 33, 83–89.
- Schmid, F. (1982), 'La Familia Des Xiphocentronides (Trichoptera: Annulipalpia)', *Mémoires de la Société Entomologique du Canada*, 121, 1–127.
- Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación (SAGARPA). (2010), *Plan municipal de desarrollo trienio 2011–2013. Santa Catarina Lachatao, Ixtlán, Oaxaca*, México: Consejo Municipal de Desarrollo Rural Sustentable.
- StatSoft, Inc. (1995), *Statistical user guide. Complete Statistical System Statsoft*. Oklahoma.
- Stiege, S. (2004), 'Abundance, Diversity and Seasonality of Adult Trichoptera in and Around Hydroelectric Generating Stations along the Winnipeg River', Unpublished master thesis, University of Manitoba, Department of Entomology.
- Svensson, B.W. (1972), 'Flight Periods, Ovarian Maturation, and Mating in Trichoptera at a South Swedish Stream', *Oikos*, 23, 370–383.
- Usis, J.D., and MacLean, D.B. (1986), 'The Caddisflies (Trichoptera) of Stillfork Swamp Nature Preserve, Carroll County, Ohio', *Ohio Journal of Science*, 86, 33–40.
- Vilarino, A., and Calor, A.R. (2017), 'Trichoptera of Serra da Jibóia, Bahia, Brazil: new Species of *Helicopsyche* (Helicopsychidae) and New Records', *Zootaxa*, 4311, 507–522.
- Waringer, J.A. (1989), 'The Abundance and Temporal Distribution of Caddisflies (Insecta: Trichoptera) Caught by Light Traps on the Austrian Danube from 1986 to 1987', *Freshwater Biology*, 21, 387–399.
- Waringer, J.A. (1991), 'Phenology and the Influence of Meteorological Parameters on the Catching Success of Light-Trapping for Trichoptera', *Freshwater Biology*, 25, 307–319.
- Weaver, J.S. III. (1988), 'A Synopsis of the North American Lepidostomatidae (Trichoptera)', *Contributions of the American Entomological Institute*, 24, 1–141.
- Wiggins, G.B., and Currie, D.F. (2008), 'Trichoptera Families', in *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, eds. R.W. Merritt, K.W. Cummins and M.B. Berg, Dubuque, IA: Kendall/Hunt Publishing Company, pp. 439–480.
- Wright, D.R., Pytel, A.J., and Houghton, D.C. (2013), 'Nocturnal Flight Periodicity of Caddisflies (Trichoptera) in a Large Michigan River', *Journal of Freshwater Ecology*, 28, 463–476.

CAPÍTULO III

Variación temporal de la diversidad verdadera en ensamblajes de tricópteros (Insecta: Trichoptera) en un gradiente de elevación en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México

Este capítulo será enviado a la revista Tropical Conservation Science.

Variación temporal de la diversidad verdadera en ensamblajes de tricópteros (Insecta: Trichoptera), en un gradiente de elevación en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México
Razo-González, M.¹, G. Castaño-Meneses¹, R. Novelo-Gutiérrez² y J. Márquez³

¹ Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, *Campus* Juriquilla, Universidad Nacional Autónoma de México, Juriquilla 76230, Querétaro, México.
E-mail: gabycast99@hotmail.com

² Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México. rodolfo.novelo@inecol.mx

³ Laboratorio de Sistemática Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, km 4.5, carretera Pachuca-Tulancingo s/n, Ciudad del Conocimiento, Col. Carboneras, CP 42184, Mineral de la Reforma, Hidalgo, México.
marquezorum@gmail.com

Resumen

En este trabajo se analizaron los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad de Trichoptera en un gradiente altitudinal que va de los 136 (río Soyolapmam) a los 2,432 (río Flor de Azahar) msnm, mediante el estudio de cinco ensamblajes de tricópteros en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Las muestras se recolectaron en las temporadas de nortes (febrero) y lluvias (octubre) de 2016, en cinco ríos. Adicionalmente, se registraron la temperatura ambiental y la humedad relativa. Los adultos se identificaron a nivel de especie, registrándose 118 especies, entre ellas 17 especies nuevas para la ciencia. Las especies más abundantes fueron *Nectopsyche gemmoides* y *Smicridea radula*. Los ensamblajes mostraron un patrón estacional de abundancia claramente asociado a la temporada de lluvias y también se presentó una alta disimilitud en la composición de especies entre ensamblajes. La riqueza y abundancia fueron significativamente mayores en los pisos altitudinales más bajos (río Soyolapmam y río Bobo). De acuerdo con los estimadores de riqueza, se obtuvo entre 88.06% y 88.72% de la riqueza teórica. La mayor diversidad alfa se registró en el río Flor de Azahar. La diversidad beta se incrementó a la par de la altitud y tuvo un aporte importante a la diversidad gamma, la cual fue de 17.22 especies efectivas. Nuestros resultados sugieren que la variación temporal y altitudinal afectan las variables ambientales, las cuales a su vez tienen influencia en la estructura de los ensamblajes de tricópteros. Los análisis discriminantes indicaron que la temperatura es el factor que determina primordialmente los patrones de distribución espacial y temporal de los ensamblajes de tricópteros en el área de estudio; no obstante, para la temporada de lluvias, dicho factor explica una proporción menor de los cambios observados, por lo que es necesario evaluar otras variables ambientales, como la velocidad y la dirección del viento, además de explorar otros ecosistemas y los ensamblajes de larvas para proveer mayor evidencia sobre los factores que afectan los patrones espacio-temporales de la diversidad de Trichoptera en la Sierra de Juárez.

Palabras clave. Tricópteros, diversidad verdadera, altitud, temperatura, humedad relativa

Introducción

En las comunidades de macroinvertebrados acuáticos, los tricópteros son particularmente interesantes, ya que conforman el orden más diverso entre los insectos exclusivamente

acuáticos. Sus larvas presentan una amplia variedad de hábitos alimentarios, a la vez que son alimento de diferentes organismos, contribuyendo a la dinámica trófica y al flujo de energía entre los sistemas acuáticos y los sistemas terrestres aledaños (Wiggins, 1996a; Holzenthal et al., 2007; Morse et al., 2019). Además, han sido ampliamente utilizados en la evaluación y monitoreo biológicos de la calidad del agua (Ward, 1992; Holzenthal et al., 2007).

La diversidad de especies es el resultado de las interacciones ecológicas que se establecen entre ellas mismas, de las relaciones que guardan con el ambiente, y de la historia tanto evolutiva como biogeográfica de las áreas y la biota que las habitan (Halffter y Moreno, 2005). Para inferir la contribución de todos esos elementos, es necesario el estudio conjunto de los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad (Halffter y Moreno, 2005). El componente alfa se define como la variedad y abundancia de especies en un punto específico de estudio (Magurran, 2013), y se puede traducir como el reflejo de las relaciones ecológicas que ocurren en un espacio particular (Halffter y Moreno, 2005). El concepto de diversidad beta no es sencillo de definir pero representa el recambio de especies entre comunidades ubicadas en diferentes localidades (Whittaker, 1960), y es el resultado de la interacción de factores ambientales, espaciales e históricos (Breda et al., 2020). La diversidad beta total (β_{cc}) puede descomponerse en dos elementos: el reemplazamiento (β_{-3}), que implica la sustitución de unas especies por otras entre ensamblajes, y el anidamiento (β_{rich}), que manifiesta la pérdida de especies del ensamblaje más rico al más pobre en especies (Baselga y Gómez-Rodríguez, 2019). El componente gamma de la diversidad se define por la riqueza de especies de un conjunto de localidades que integran un paisaje (Halffter y Moreno, 2005).

Se han realizado diversos estudios en Europa y Norteamérica donde se analizan los patrones de distribución altitudinal de tricópteros (Malicky y Chantaramongkol, 1993; Ruiz-García et al., 2006; Kučinić et al., 2011; Wigger et al., 2015). Este tipo de estudios ha empezado a realizarse recientemente en países de Centro y Sudamérica (Miserendino, 1999; Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010; Scheibler et al., 2014; Henriques-Oliveira et al., 2015; Castro et al., 2019), pero en México no se tiene ninguno hasta el momento.

A mediados del siglo pasado, Janzen (1967) señaló que la riqueza de especies es mayor en las zonas tropicales que en las templadas, y se concentra en las regiones montañosas, debido a que los cambios estacionales de la temperatura actúan como un factor de selección de tolerancias térmicas más estrechas para los organismos ubicados en un gradiente de elevación

tropical. La gradación térmica previene la dispersión y trae como consecuencia aislamiento reproductivo y tasas de especiación más altas (Janzen, 1967). Esta propuesta impulsó la realización de varios estudios sobre el tema (Graham et al., 2014; Polato et al., 2018) los cuales han confirmado, en lo general, la predicción de Janzen.

De acuerdo con Jacobsen (2004), el estudio de los patrones de riqueza de macroinvertebrados en gradientes altitudinales, ha mostrado diferentes resultados y hasta ahora no se ha detectado un patrón general. Dicho patrón, si es que existe, puede verse obscurecido por problemas metodológicos, por características intrínsecas del sistema estudiado o por efectos antropogénicos (Jacobsen, 2004). No obstante, es evidente que la temperatura es uno de los factores más importantes en la estructuración de la fauna de los ríos (Jacobsen et al., 1997). En términos de diversidad, se ha observado que la diversidad alfa puede presentar un patrón de correlación con la altitud tanto positivo (Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010), como negativo (Miserendino, 1999, Castro et al., 2019), y en algunos casos se observa una diversidad baja en los sitios más bajos y más altos del gradiente, mientras que en los sitios intermedios, la diversidad es mayor (Malicky y Chantaramongkol, 1993; Kučinić et al., 2011). La diversidad beta se incrementa a la par de la altitud (Castro et al., 2019) y puede tener, en comparación con la diversidad alfa, una mayor contribución a la diversidad gamma (Magliozzi et al., 2020).

La Sierra de Juárez se ubica en la zona centro-norte del estado de Oaxaca en México. Por su localización geográfica y su historia geológica, es un área que presenta una alta heterogeneidad ambiental donde predominan los bosques templados, la selva alta perennifolia y el bosque mesófilo de montaña, donde incluso se registra la presencia de la planta arbórea *Oreomunnea mexicana* (Standl.) J. F. Leroy (Juglandaceae), una especie relictica que surgió en el Mioceno tardío, hace 23 ma. aproximadamente (Rzedowski y Palacios, 1977), lo cual es evidencia de la antigüedad de la sierra. Esta región alberga cuantiosas especies de plantas y animales, así como numerosos endemismos (Morrone, 2017). La presencia de terrenos altamente accidentados se asocia a una red hidrológica compleja, con una amplia variedad de ambientes acuáticos con el potencial de albergar una gran riqueza de tricópteros, entre otros taxones.

A pesar de que el estudio de los tricópteros en México ha sido casi continuo durante los últimos 45 años (Bueno-Soria com. pers.), la información todavía es escasa, debido a la

carencia de especialistas, y la mayor parte de dichos estudios se ha enfocado en la sistemática y taxonomía del orden. Esperamos que i) la riqueza sea mayor en los sitios de estudio ubicados a bajas altitudes, mientras que en los sitios más altos, será menor; ii) considerando que los sitios de estudio se ubican en una región tropical, se espera que la diversidad alfa disminuya conforme aumente la altitud, iii) que la diversidad beta se incremente a lo largo del gradiente altitudinal, y iv) que la temperatura tenga un efecto importante en la modelación de los ensamblajes estudiados. Es por ello que el objetivo de este estudio fue examinar la diversidad de tricópteros en la vertiente oriental de la Sierra de Juárez, mediante el análisis de cinco ensamblajes de tricópteros, en relación con la variación temporal y algunos factores ambientales, a diferentes altitudes.

Material y métodos

Área de estudio

La Sierra de Juárez se encuentra al norte de Oaxaca en el distrito de Ixtlán de Juárez, sus coordenadas extremas son 17°46' N, 96°30' W y 17°02' N, 96°16' W (Fig. 1). En la región predomina el clima templado, aunque a una escala local se presenta un vasto mosaico de climas, que van desde semicálidos húmedos y subhúmedos, a semifríos y templados húmedos en las partes más altas (Trejo, 2004), asociados a un gradiente de temperatura y de tipos de vegetación particulares, en donde el bosque de pino es el de mayor extensión, seguido por la selva alta perennifolia y el bosque mesófilo de montaña, entre otros (Arriaga et al., 2000). La temperatura media anual oscila entre 12° y 18° C, pero a altitudes mayores puede ser menor de 12° C y se llegan a presentar heladas. La precipitación varía de 800 a 1200 mm anuales, con un régimen de lluvias en verano. Los cinco sitios de colecta corresponden a diferentes ríos distribuidos a lo largo de un gradiente altitudinal que va de los 136 m snm (Río Soyolapam) a los 2,432 m snm (Cascadas de Comaltepec). Dichas corrientes se ubican en la cuenca hidrológica del río Papaloapan (RH28) y en las subcuencas del río Valle Nacional (RS, RB, CC) y del río Playa Vicente (RY, FA) (INEGI, 2020).

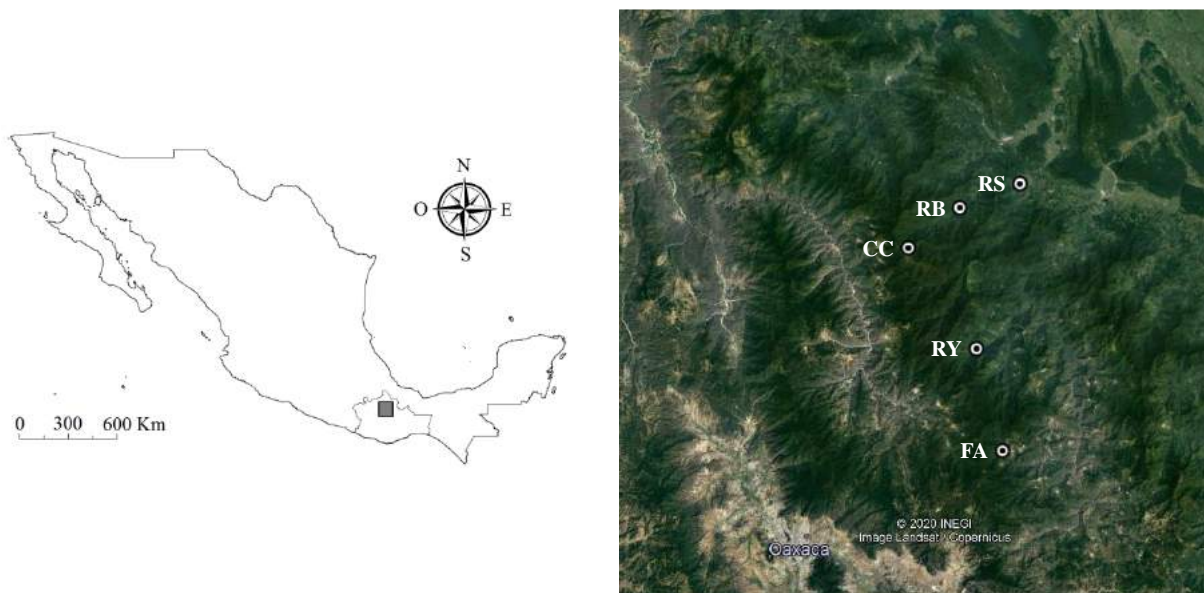


Figura 1. Localización geográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, y los cinco sitios de estudio. RS = río Soyolapam; RB = río Bobo; CC = Cascadas de Comaltepec; RY = río Yegual-Lagu; FA = río Flor de Azahar. Modificado de Google Earth.

Río Soyolapam (RS). El sitio de colecta sobre este río se ubica en las coordenadas geográficas 17°41'47'' N y 96°16'54'' W, a 136 m snm, siendo la localidad de menor altitud. Se encuentra en las orillas de la comunidad San Martín Soyolapam, perteneciente al municipio Santiago Comaltepec. Su clima es cálido-húmedo con lluvias todo el año y temperatura media anual de 24.9°C. La precipitación oscila entre los 3000 y los 3500 mm anuales. La vegetación dominante es la selva alta perennifolia (Luengas-López, 2007; Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010) con vegetación secundaria. En la vegetación arbórea se pueden encontrar *Ficus insipida* Willd., *Cecropia obtusifolia* Bertol. y *Cedrus* sp., entre otras especies. Es un río de quinto orden (INEGI, 2020) moderadamente alterado por las actividades humanas asociadas tanto a las actividades domésticas, como a la ganadería y la agricultura (Luengas-López, 2007).

Río Bobo (RB). El área de colecta se localiza en 17°39'23'' N y 96°23'43'' W, a 460 m snm, en el municipio San Pedro Yólox. El clima es cálido-húmedo, con precipitación anual entre 2500 y 3000 mm (INEGI, 2009a) y temperatura media anual de 30°C. La vegetación que predomina es la selva alta perennifolia (Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010) en donde se pueden distinguir las especies vegetales *Cecropia obtusifolia*, *Sapium lateriflorum* Hemsl., *Persea pallescens* (Mez) Lorea-Hern., *Sloanea medusula* K. Schum. y Pittier,

Tillandsia multicaulis Steud. y *Peperomia quadrifolia* (L.) Kunth., entre otras (García-Leyva, 2019). Es un río de cuarto orden (INEGI, 2020) que, de acuerdo con la manifestación de impacto ambiental para la construcción del puente vehicular sobre el camino E. C. km 10+300 (2015), presenta buena calidad del agua y no ha sido alterado significativamente por la ganadería ni la agricultura.

Río Yegu-Iag-Lagu (RY). El sitio de colecta se encuentra en las coordenadas 17°24'18'' N y 96°23'11'' W, a 1320 m snm. Se localiza cerca de la localidad San Juan Tepanzacoalco. El clima es semicálido húmedo con abundantes lluvias en verano (INEGI, 2009b), con una precipitación entre los 1200 y los 3000 mm al año (Consejo municipal de desarrollo rural sustentable de San Pedro Yaneri, 2008). La vegetación en el sitio de estudio es el bosque mesófilo de montaña donde predominan las especies vegetales *Liquidambar styraciflua* L. y *Pinus strobus* var. *chiapensis* Martínez (Bolaños-Méndez, 2012). Es un río de segundo orden (INEGI, 2020) alterado, aunque no de manera notoria, por actividades asociadas con la agricultura y la ganadería (Ayuntamiento Municipal de San Pedro Yaneri, 2012).

Río Flor de Azahar (FA). El sitio de colecta se ubica en 17°13'21'' N y 96°19'39'' W, a 1967 m snm, en Santiago Laxopa. El clima de la región es templado-húmedo con abundantes lluvias en verano. La precipitación está en el rango de los 800 a los 1200 mm anuales (INEGI, 2009c). La temperatura media anual es de 22.5°C (Ayuntamiento de Santiago Laxopa, 2011). La vegetación dominante es el bosque de encino-pino. El río es de segundo orden (INEGI, 2020), sombreado por la vegetación circundante, aparentemente poco alterado por las actividades humanas.

Cascadas de Comaltepec (CC). La zona de muestreo en el río se localiza en 17°35'15'' N y 96°29'35'' W, a 2432 m snm. El clima de la zona es templado-húmedo con abundantes lluvias en verano y la vegetación se caracteriza por la presencia de pinos y encinos. La precipitación oscila entre 2000 y 2500 mm (Ayuntamiento de Santiago Comaltepec, 2010). Temperatura media anual de 9°C. Ésta es una corriente de agua de primer orden (INEGI, 2020) casi prístino cubierto principalmente por la vegetación ribereña conformada principalmente por arbustos grandes y árboles, la cual muestra un buen estado de conservación.

Recolecta e identificación de organismos

Para registrar la diversidad de los Trichoptera en la Sierra de Juárez, se realizaron dos muestreos durante 2016, uno en la temporada de nortes (febrero) y otro al término de la temporada de lluvias (octubre), todos ellos realizados por tres personas, durante dos días consecutivos en cada río. Debido a que los insectos adultos de Trichoptera son de hábitos crepusculares nocturnos y, además son atraídos por la luz, la recolección de estos ejemplares se realizó mediante el uso de dos trampas de luz negra. Cada trampa se conformó por una manta blanca de 2.2 X 1.5 m asegurada con cuerdas, se alumbró con una lámpara de luz negra de 15 watts y una fuente de energía (Blahnik y Holzenthal, 2004). Las trampas de luz se colocaron en la ribera de cada uno de los cinco ríos, con una separación mínima de 25 m, y operaron durante cuatro horas a partir del crepúsculo. En cada sitio se colectaron los tricópteros que se posaron en la trampa de luz, por intervalos de 30 minutos (considerados como muestras), en el período entre las 18:30 y las 22:30 horas durante el invierno y de las 18:00 a las 22:00 horas en otoño, Así, se obtuvieron 32 muestras por sitio y 160 muestras para la zona de estudio, por temporada. Adicionalmente algunos tricópteros se sacrificaron en cámaras letales con acetato de etilo (Borror et al., 1981) con la finalidad de conformar una colección de referencia con material montado en alfileres (Blahnik y Holzenthal, 2004). El resto de los insectos recolectados se colocaron en frascos con alcohol al 96% para su preservación y posterior identificación. De manera adjunta, se registraron la temperatura del aire y la humedad relativa con la misma periodicidad, mediante el uso de un termohigrómetro HOBO Pro v2. Los muestreos sistemáticos se llevaron a cabo con cuatro réplicas que se obtuvieron colocando dos trampas de luz, en dos días consecutivos para cada sitio de colecta. Complementariamente, se usó una red entomológica en el día, durante una hora, con el propósito de capturar activamente a los tricópteros de hábitos diurnos como los de la familia Xiphocentronidae (Schmid, 1982). La colecta se realizó peinando la vegetación cercana al lecho de los ríos, entre las 12:00 y las 13:00 horas.

Para identificar las especies, las estructuras genitales de los machos adultos se procesaron de acuerdo con la técnica descrita por Blahnik y Holzenthal (2004). La identificación a nivel de familia y género se realizó con el apoyo de las claves taxonómicas de Ross (1944) y Wiggins (1996b); mientras que para el nivel de especie se emplearon las de Barba-Álvarez (1991), Blahnik y Holzenthal (2008), Bueno-Soria (2002, 2009), Bueno-Soria y Barba-Álvarez (2015), Bueno-Soria y Santiago-Fragoso (1996), Denning (1965), Fernández-

Gama (1991), Flint (1967, 1970, 1972, 1974, 1981), Holzenthal (1995), Mosely (1937, 1954), Moulton y Harris (1997), Muñoz-Quesada y Holzenthal (2015), Weaver (1983, 1988), Tufinio-Ascoitia (1986), entre otras. El material colectado fue debidamente curado y depositado en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM.

Análisis de datos

Para determinar los efectos del sitio y la temporada de colecta sobre la temperatura y la humedad relativa del aire se realizó un ANOVA de dos vías y un análisis de correlación múltiple para determinar el sentido de la relación, en el programa Statistica ver. 6 (StatSoft, 1995). Se calculó la proporción sexual total y de las especies más abundantes, y se obtuvieron valores de Chi^2 para probar la significancia de las diferencias observadas. Se elaboraron matrices de presencia-ausencia de las especies para cada sitio, cada temporada y toda la región, y se analizaron con un modelo paramétrico (Clench) y el modelo no paramétrico Chao 2, con el propósito de evaluar la eficiencia del muestro y estimar la riqueza esperada. Estos análisis se realizaron en los programas EstimateS ver 9.1.0 (Colwell, 2013) y Statistica ver. 6 (StatSoft, 1995). El desempeño del modelo de Clench se evaluó de acuerdo con Jiménez-Valverde y Hortal (2003), y del modelo Chao 2, de acuerdo con González-Oreja et al. (2010). Las unidades de muestreo se definieron como los intervalos de muestreo con duración de treinta minutos. Para evaluar las similitudes en la composición de especies entre los cinco ensamblajes y las dos temporadas se construyó una matriz de presencia-ausencia, se elaboró un dendograma usando el método de agrupamiento de pares con la media aritmética no ponderada (UPGMA), y se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) empleando el índice de Jaccard. La similitud entre los grupos se probó estadísticamente ($p < 0.05$) usando 1000 permutaciones (Clarke y Green, 1988). Estos análisis se realizaron con el programa BioDiversity Pro ver. 2 (McAleece et al., 1997). Se analizaron los diferentes componentes de la diversidad registrando el número de especies (riqueza) y estimando la “diversidad verdadera” utilizando el exponencial del índice de Shannon (Jost, 2006) que corresponde al orden 1 (**alfa**). La unidad de medida es el número de especies efectivas que representa a la diversidad que tendría una comunidad hipotética en la cual todas las especies tuvieran exactamente la misma abundancia (Jost, 2006). Para el cálculo de los índices de diversidad, solo se consideraron las abundancias de los machos, debido a que no se cuenta con la

información taxonómica suficiente para hacer la separación y asignación de las hembras a las diferentes especies. La diversidad **beta** entre los ensamblajes, y sus componentes se calcularon mediante el paquete *betapart* para R (Baselga et al., 2017) y la diversidad beta entre temporadas, se calculó mediante el programa SPADE (Chao y Shen, 2010). La diversidad **gamma** verdadera utiliza la partición multiplicativa de la diversidad propuesta por Whittaker (1960) y se calculó como el producto de la diversidad alfa promedio por la diversidad beta total (Baselga, 2010). Se realizó un ANOVA de dos vías para determinar los efectos del sitio y la temporada de colecta sobre la riqueza y la abundancia totales de tricópteros y un análisis de correlación múltiple para determinar el sentido de la relación, en el programa Statistica ver. 6 (StatSoft, 1995). Para entender la relación entre la temperatura, la humedad relativa y los ensamblajes de tricópteros se realizaron análisis discriminantes, por temporada y para los niveles taxonómicos de familia, género y especie en el programa Statistica ver. 6 (StatSoft, 1995). Para este y el análisis anterior los datos se normalizaron mediante una corrección de tipo $\sqrt{x + 0.5}$ para los datos de temperatura y abundancia, y una corrección de tipo $\arcsen\sqrt{(x/100)}$ para el porcentaje de humedad relativa (Zar, 1999).

Resultados

Variabes ambientales. Los valores mínimo y máximo de temperatura del aire se presentaron en el río Cascadas de Comaltepec durante la temporada de nortes (1.4°C) y en el río Soyolapam durante la temporada de lluvias (29.2°C), respectivamente. La menor humedad relativa se registró en el río Soyolapam en la temporada de lluvias (68.7%) y la mayor en el río Cascadas de Comaltepec en la temporada de lluvias (98%) (Cuadro 1).

Conforme al ANOVA de dos vías, se encontró un efecto significativo del sitio, el mes de colecta y la interacción de ambos factores sobre la temperatura y la humedad relativa (Cuadro 2). Se observó una correlación negativa entre la altitud de los sitios y la temperatura ($r^2 = -0.43$, $p < 0.001$), así como una correlación positiva entre la altitud y la humedad relativa ($r^2 = 0.22$, $p < 0.001$).

Cuadro 1. Valores promedio, (error estándar), máximos y mínimos de la temperatura ambiental (°C) y la humedad relativa (%), de los cinco ríos en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. N= temporada de nortes, LI= temporada de lluvias. N= 50

Sitio	RS		RB		RY		FA		CC	
	N	LI	N	LI	N	LI	N	LI	N	LI
Temperatura ambiental	16.74 (0.13)	21.90 (0.24)	15.73 (0.04)	19.71 (0.14)	10.31 (0.07)	19.42 (0.33)	9.43 (0.26)	14.89 (0.37)	2.26 (0.13)	11.77 (0.11)
Mínima	15.61	20.22	15.41	18.72	9.46	17.08	6.08	12.94	1.40	10.88
Máxima	18.18	29.24	16.39	23.62	11.66	24.77	14.19	20.89	3.49	14.65
Humedad relativa	90.87 (0.15)	88.60 (0.85)	91.62 (0.10)	91.49 (0.49)	91.35 (0.09)	92.13 (0.26)	80.71 (0.95)	93.19 (0.36)	84.84 (0.87)	94.45 (0.53)
Mínima	88.33	68.74	89.87	80.87	89.65	87.21	69.25	81.89	72.32	87.33
Máxima	92.53	92.74	92.72	93.75	92.26	94.30	91.47	96.73	90.39	98.00

Cuadro 2. Valores de *F* del ANOVA para evaluar los efectos de la temporada, el río y la interacción (temporada por río), sobre la temperatura y humedad relativa en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. **p* < 0.005; gl Temporada = 1, gl Sitio = 4, gl Interacción = 4.

Factor	Temperatura	Humedad relativa
Temporada	2280.0*	232.8*
Sitio	940.1*	25.2*
Interacción	157.4*	56.3*

Riqueza y composición. Del análisis de 320 muestras provenientes de los cinco ríos, se colectó un total de 19,479 insectos adultos, pertenecientes a 13 familias, 37 géneros y 118 especies (Cuadro 3). Se descubrieron 15 especies nuevas para la ciencia: tres en el género *Lepidostoma*, dos en *Hydropsyche*, dos en *Ochrotrichia*, dos en *Metrichia* y una para cada uno de los géneros *Ithytrichia*, *Rhyacopsyche*, *Zumatrichia*, *Oecetis*, *Triaenodes* y *Cnodocentron*. El río Soyolapam (RS) presentó 71 especies, mientras que los ríos Bobo (RB), Yegu-Iag-Lagu (RY) y Flor de Azahar (FA) presentaron una riqueza menor con 44, 40 y 28 especies respectivamente, el río Cascadas de Comaltepec (CC) presentó solo ocho especies. Hubo correlación negativa y significativa entre la altitud y el número de especies ($r = -0.94$, $p < 0.005$), mientras que entre la altitud y la abundancia no fue significativa ($r = -0.76$, $p = 0.14$).

Como resultado del muestreo activo con red aérea se colectaron adicionalmente las especies *Ithytrichia* sp. en FA, *Leucotrichia melleopicta* en RS y *Oxyethira desadorna* en RY y FA.

Cuadro 3. Riqueza y composición de los ensamblajes de Trichoptera adultos en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. x= nortes, *= lluvias, += especies nuevas. En negritas los registros nuevos para el estado de Oaxaca. Las familias están organizadas alfabéticamente y las especies por familias. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec.

Especies/ensamblaje	RS	RB	RY	FA	CC	Frec.
Calamoceratidae						
<i>Phylloicus aeneus</i> (Hagen, 1861)	*	*		*		30
Glossosomatidae						
<i>Culoptila jamapa</i> Bueno y Santiago, 1996			x *	x *		40
<i>Culoptila pararusia</i> Blahnik y Holzenthal, 2006	x*					20
<i>Mortoniella falcicula</i> Blahnik y Holzenthal, 2008			*			10
<i>Mortoniella meralda</i> (Mosely, 1954)	x *					20
<i>Mortoniella mexicana</i> Blahnik y Holzenthal, 2008	*	x				20
<i>Protoptila bicornuta</i> Flint, 1963	*					10
<i>Protoptila ixtala</i> Mosely, 1937	x *					20
<i>Protoptila liqua</i> Mosely, 1954	x *					20
<i>Protoptila resolda</i> Mosely, 1937	*					10
<i>Protoptila rota</i> Mosely, 1937	*					10
<i>Protoptila spangleri</i> Flint, 1967	x *					20
Helicopsychidae						
<i>Cochliopsyche vazquezae</i> Flint, 1986	*					10
<i>Helicopsyche borealis</i> (Hagen, 1861)	x *	*	*			40
<i>Helicopsyche dampfi</i> Ross, 1956		*				10
<i>Helicopsyche planata</i> Ross, 1956	x	x	*			30
<i>Helicopsyche tuxtlenensis</i> Bueno-Soria, 1983	x	*	*			30
<i>Helicopsyche</i> sp.⁺				*		10
Hydrobiosidae						
<i>Atopsyche calopta</i> Ross y King, 1952		x		x		20
<i>Atopsyche dampfi</i> Ross y King, 1952	x	x	x *	x *		60
<i>Atopsyche erigia</i> Ross, 1947	*					10
<i>Atopsyche huenga</i> Flint, 1974			*			10
<i>Atopsyche japoda</i> Ross y King, 1952		x	x			20
<i>Atopsyche majada</i> Ross, 1947	x *	*				30
<i>Atopsyche pilcomayo</i> Schmid, 1989					*	10
<i>Atopsyche jujmi</i> Razo y Novelo 2021					*	10
<i>Atopsyche bifurcata</i> Razo y Novelo 2021					*	10
Hydropsychidae						

<i>Cheumatopsyche gelita</i> Denning, 1952	x					10
<i>Diplectrona chiapensis</i> Flint, 1967		x	x	x*	*	50
<i>Hydropsyche toschiae</i> (Denning, 1965)	x	x*	x*	x*		70
<i>Hydropsyche</i> sp. 1⁺			x*	x*	*	50
<i>Hydropsyche</i> sp. 2⁺	x*	*				30
<i>Leptonema albovirens</i> (Walker, 1852)	x*					20
<i>Leptonema championi</i> Mosely 1933		x				10
<i>Leptonema crassum</i> Ulmer, 1905	*					10
<i>Leptonema pinotepa</i> Bueno-Soria et al. 2001		x*				20
<i>Leptonema simulans mayanum</i> Flint, et al, 1987		x*				20
<i>Plectropsyche hoogstraali</i> Ross, 1947	x*	x*				40
<i>Smicridea bulara</i> Flint y Denning, 1989	*					10
<i>Smicridea dampfi</i> Flint, 1974		*				10
<i>Smicridea dithyra</i> Flint, 1974	x*	x*	*			50
<i>Smicridea lachanha</i> Bueno y Hamilton, 1986	x*					20
<i>Smicridea radula</i> Flint, 1974	x*	x*	*			50
<i>Smicridea signata</i> (Banks, 1903)	*					10
Hydroptilidae						
<i>Anchitrichia spangleri</i> Flint 1970	x*					20
<i>Costatrichia lodora</i> Mosely, 1937	x*					20
<i>Hydroptila denza</i> Ross, 1948	*					10
<i>Hydroptila mexicana</i> Mosely, 1937	x*					20
<i>Hydroptila misolha</i> Bueno, 1984	*					10
<i>Ithytrichia mexicana</i> Harris y Contreras, 1989			*	*		20
<i>Leucotrichia imitator</i> Flint, 1970		x				10
<i>Mayatrichia rualda</i> Mosely, 1937			x*	*		30
<i>Metrichia nr. circulatrix</i> Bueno-Soria 2002			*			10
<i>Metrichia crenula</i> Bueno-Soria 2002			x			10
<i>Metrichia yavesia</i> Bueno-Soria, 2002				x*		20
<i>Metrichia</i> sp. 1⁺			*			10
<i>Metrichia</i> sp. 2⁺	*					10
<i>Neotrichia exicoma</i> (Mosely, 1937)	*					10
<i>Neotrichia xicana</i> (Mosely, 1937)	*	x				20
<i>Neotrichia cf. maria</i> Bueno y Hamilton, 1986		x				10
<i>Ochrotrichia pacifica</i> Flint 1972	x*					20
<i>Ochrotrichia yavesia</i> Bueno y Holzenthal, 2004			*	x		20
<i>Ochrotrichia yetla</i> Bueno-Soria, 2009	*	x*				30
<i>Ochrotrichia</i> sp. 1⁺			*			10
<i>Ochrotrichia</i> sp. 2⁺			*	*		20
<i>Oxyethira azteca</i> (Mosely, 1937)	x	x				20
<i>Oxyethira tica</i> Holzenthal y Harris, 1992	*					10
<i>Rhyacopsyche mexicana</i> (Flint, 1967)	*					10
<i>Rhyacopsyche</i> sp.⁺			*			10
<i>Zumatrichia filosa</i> Mosely, 1937	*					10
<i>Zumatrichia multisetosa</i> Flint, 1970	*					10
<i>Zumatrichia</i> sp.⁺	*	x				20
Lepidostomatidae						

<i>Lepidostoma bakeri</i> Flint, 1965				X *	20
<i>Lepidostoma frontale</i> (Banks, 1901)			X	X *	30
<i>Lepidostoma zapoteca</i> Razo-González, 2018				X	10
<i>Lepidostoma</i> sp. 1	*				
<i>Lepidostoma</i> sp. 2⁺			X *	X	30
<i>Lepidostoma</i> sp. 3⁺				X *	20
<i>Lepidostoma</i> sp. 4⁺		*	*		20
Leptoceridae					
<i>Nectopsyche dorsalis</i> (Banks, 1901)	X*				20
<i>Nectopsyche gemmoides</i> Flint, 1981	X*	X*	*		50
<i>Nectopsyche pavid</i> (Hagen, 1861)	X				10
<i>Oecetis disjuncta</i> (Banks, 1920)	X*	X*			40
<i>Oecetis metlacensis</i> Bueno-Soria, 1981	X*	X*	*	*	60
<i>Oecetis silviae</i> Bueno-Soria, 1981			*	*	20
<i>Oecetis sordida</i> Blahnik y Holzenthal, 2014				X *	20
<i>Oecetis</i> sp.⁺	*				10
<i>Triaenodes</i> sp. 1		*	*		20
<i>Triaenodes</i> sp. 2⁺				*	10
Odontoceridae					
<i>Marilia flexuosa</i> Ulmer, 1905	*				10
Philopotamidae					
<i>Chimarra acuta</i> Ross, 1959	*				10
<i>Chimarra barrettae</i> (Banks, 1900)	X *	*			30
<i>Chimarra bicolor</i> (Banks, 1901)	*	*	*		30
<i>Chimarra dentosa</i> Ross, 1948	*				10
<i>Chimarra laguna</i> Ross, 1951	*				10
<i>Chimarra mexicana</i> (Banks, 1900)		X	X *	*	40
<i>Chimarra oaxaca</i> Blahnik, 1998				*	10
<i>Chimarra ortiziana</i> Flint, 1967	*				10
<i>Chimarra pelaezi</i> Bueno-Soria, 1985	*	X*	*		40
<i>Chimarra ridleyi</i> (Denning, 1941)	*				10
<i>Chimarra setosa</i> Ross, 1959	*				10
<i>Wormaldia barb</i> ai Muñoz y Holzenthal, 2015	*	X*	*	*	50
<i>Wormaldia noveloi</i> Razo-González, 2018			*	*	20
<i>Wormaldia planae</i> Ross & king, 1956	X				10
<i>Wormaldia tarasca</i> Bueno-Soria y Holzenthal, 1986				*	10
Polycentropodidae					
<i>Cernotina calcea</i> Ross, 1938	*				10
<i>Cernotina chiapaneca</i> Bueno-Soria, 2010	*				10
<i>Polycentropus aliciae</i> Barba y Bueno, 2005				*	10
<i>Polycentropus aztecus</i> Flint, 1967				X *	20
<i>Polycentropus casicus</i> Denning y Sykora, 1966				*	10
<i>Polycentropus mayanus</i> Flint, 1981	X *	*			30
<i>Polycentropus mexicanus</i> (Banks, 1901)				X *	20
<i>Polycentropus veracruzensis</i> Flint, 1981		*	*		20
<i>Polyplectropus carolae</i> Bueno-Soria, 1990		*			10
<i>Polyplectropus charlesi</i> (Ross, 1941)	*				10

Psychomyiidae		
<i>Tinodes</i> sp.	x*	20
Xiphocentronidae		
<i>Cnodocentron</i> sp.+	*	10
<i>Xiphocentron aureum</i> Flint, 1967	*	10

La distribución geográfica de las especies exhibió gran variación entre los sitios de muestreo. A escala de paisaje, 65.25% de las especies fueron exclusivas de algún sitio en particular (Cuadro 4), la mayor parte de ellas se registró en RS y en los demás ríos se registraron 10 especies exclusivas o menos. Ninguna especie se encontró en todos los ríos, pero cinco especies se presentaron en cuatro de ellos, y 34 especies (28.81%) se encontraron en dos o tres de los ríos.

Las especies más abundantes fueron *Smicridea radula* y *Nectopsyche gemmoides*. Las familias con el mayor número de especies exclusivas de algún sitio de muestreo fueron Hydroptilidae (20) e Hydropsychidae (10) en concordancia con la su alta abundancia. Siete especies, *Atopsyche dampfi*, *Hydropsyche toschiae*, *Hydropsyche* sp. 1, *Smicridea dithyra*, *Oecetis disjuncta*, *O. metlacensis* y *Wormaldia barbai*, mostraron distribución amplia en la Sierra de Juárez, mientras que, para las especies *Protoptila bicornuta*, *P. resolda*, *Helicopsyche dampfi*, *Atopsyche huenga*, *Leptonema championi*, *Smicridea dampfi*, *Metrichia circulatrix*, *Metrichia* sp. 1, *Metrichia* sp. 2, *Neotrichia exicoma*, *Ochrotrichia* sp. 1, *Lepidostoma zapoteca*, *Nectosyche pavidata*, *Marilia flexuosa*, *Cernotina calcea*, *C. chiapaneca*, *Polycentropus casicus*, *Polyplectropus carolae*, *Cnodocentron* sp. y *Xiphocentron aureum*, se colectó un solo ejemplar. Treinta y ocho especies más fueron raras al presentar entre dos y cinco ejemplares en todo el muestreo.

A pesar de que la proporción sexual total estuvo sesgada significativamente hacia las hembras (60.24%, $\text{Chi}^2 = 788.36$, $p < 0.05$), para algunas de las especies más abundantes, *Smicridea radula*, *S. lacanha* y *Oecetis disjuncta*, la proporción estuvo sesgada hacia los machos (55.58%, $\text{Chi}^2 = 43.22$, $p < 0.05$; 73.56%, $\text{Chi}^2 = 287.89$, $p < 0.05$; 74.24%, $\text{Chi}^2 = 175.96$, $p < 0.05$, respectivamente), mientras que para otras, *Nectopsyche gemmoides*, *S. dithyra*, *Ochrotrichia pacifica*, *Anchitrichia spangleri* y *Ochrotrichia* sp. 2 el sesgo fue hacia las hembras (85.10%, $\text{Chi}^2 = 1681.06$, $p < 0.05$; 61.81%, $\text{Chi}^2 = 110.34$, $p < 0.05$; 63.83%,

$\chi^2 = 118.11$, $p < 0.05$; 58.81%, $\chi^2 = 15.86$, $p < 0.05$; 84.38%, $\chi^2 = 343.84$, $p < 0.05$, respectivamente).

Cuadro 4. Riqueza observada, estimada y exclusiva, y diversidad verdadera observada y estimada de Trichoptera en un gradiente de altitud en la Sierra de Juárez (SJ), Oaxaca, México. En paréntesis el porcentaje de la riqueza y la diversidad obtenida en campo respecto las estimadas. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. n= nortes, ll= lluvias.

Sitio	Abun.		Riqueza			Diversidad verdadera	
	machos	Obs.	Clench	Chao2	Excl.	Obs.	Est.
RSn	504	34	47 (72.34)	39 (87.18)	13(11.02)	6.60	6.90 (95.65)
RBn	191	27	40 (67.50)	69 (39.13)	4(3.39)	10.76	12.08 (89.07)
RYn	25	12	24 (50.00)	13 (92.31)	1(0.85)	10.80	14.57 (74.12)
FAn	29	16	35 (45.71)	30 (53.33)	6(5.08)	13.65	23.13 (59.01)
CCn	1	1	-	-	1(0.85)	1	-
RSll	5038	61	67 (91.04)	66 (92.42)	41(34.75)	11.68	11.77 (99.24)
RBll	1138	32	38 (94.12)	62 (51.61)	6(5.08)	4.86	4.99 (97.39)
RYll	527	37	55 (67.27)	55 (67.27)	8(6.78)	10.41	10.94 (95.16)
FAll	283	25	30 (83.33)	29 (86.21)	10(8.47)	10.85	11.43 (94.93)
CCll	44	8	11 (72.73)	8 (100)	5(4.24)	5.05	5.50 (91.82)
SJ	7402	118	133 (88.72)	134 (88.06)	77(65.25)	17.22	19.45 (88.53)

En términos de la temporalidad, 56 especies estuvieron presentes en las dos temporadas, ocho especies se presentaron solo en la época de nortes y 56 solo en lluvias. Durante la temporada de nortes se obtuvieron 1,697 tricópteros clasificados en 10 familias, 28 géneros y 67 especies. En la temporada de lluvias se colectaron 17,782 adultos pertenecientes a 13 familias, 37 géneros y 114 especies. En RS se registraron 13 familias, 34 géneros y 71 especies, donde las especies dominantes fueron *Nectopsyche gemmoides*, *Smicridea radula* y *S. dithyra*, las cuales representan el 51.18% de la abundancia total del sitio. En RB se reconocieron 44 especies pertenecientes a 11 familias en 26 géneros, *Smicridea radula* y *Leptonema pinotepa* fueron las especies dominantes constituyendo el 56.58% de la abundancia. En RY se registraron 40 especies clasificadas en 9 familias y 23 géneros, en este río las especies dominantes fueron *Chimarra mexicana* y *Leucotrichia* sp., las cuales significan el 38.23% de la abundancia del sitio. Las 28 especies registradas en FA, pertenecen a 10 familias y 18 géneros, las especies que dominaron fueron *Ochrotrichia* sp. 2 e *Hydropsyche toschieae* con el 60.41 % del total. En CC se colectaron 54 ejemplares

clasificados en 5 familias, 6 géneros y 8 especies, las especies dominantes fueron *Lepidostoma* sp. 3 y *Wormaldia noveloi*, que constituyen el 64.81% de la abundancia total para el sitio.

El dendograma obtenido con el índice de Jaccard mostró que los ensamblajes de tricópteros son particulares para cada altitud (Fig. 2). CC, el sitio con mayor altitud, se separó del resto que formaron dos grupos. Por una parte, se separaron las muestras de FA y RYn; por otro lado, se separaron las muestras de RB junto con las de RYll y finalmente las muestras de RS, ubicado en la parte más baja del gradiente. Estos resultados revelan que la composición de los ensamblajes es particular en cada río y en cada temporada del año, aunque el análisis de similitudes (ANOSIM) no mostró diferencias significativas entre los grupos ($R = 0.90$, $p > 0.05$).

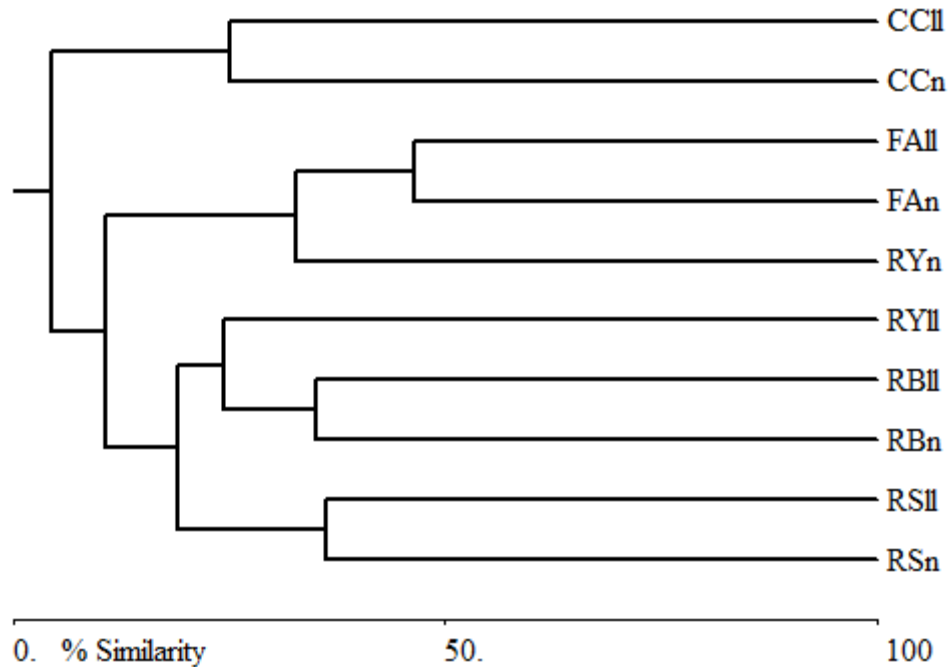


Figura 2. Dendograma basado en el índice de Jaccard y UPGMA que representa las relaciones faunísticas entre los ríos muestreados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. n=nortes, ll=lluvias.

Estimadores de riqueza

La riqueza estimada por los modelos de Clench y Chao2 fue muy similar, 133 y 134 especies, respectivamente, de tal manera que las 118 especies colectadas representan el 88.72% y

88.06% de la riqueza teórica. Los datos mostraron un mejor ajuste al modelo de Clench ($R^2 \geq 0.99$, Fig. 3), el cual indica que el inventario aun es incompleto (pendiente mayor a 0.01) pues la proporción de la diversidad muestreada en cada sitio varía entre 44.50% (FA en nortes) y 71.98% (RS) en la temporada de nortes, y entre 67.23% (RY) y 90.89% (RS) en la temporada de lluvias (Cuadro 5).

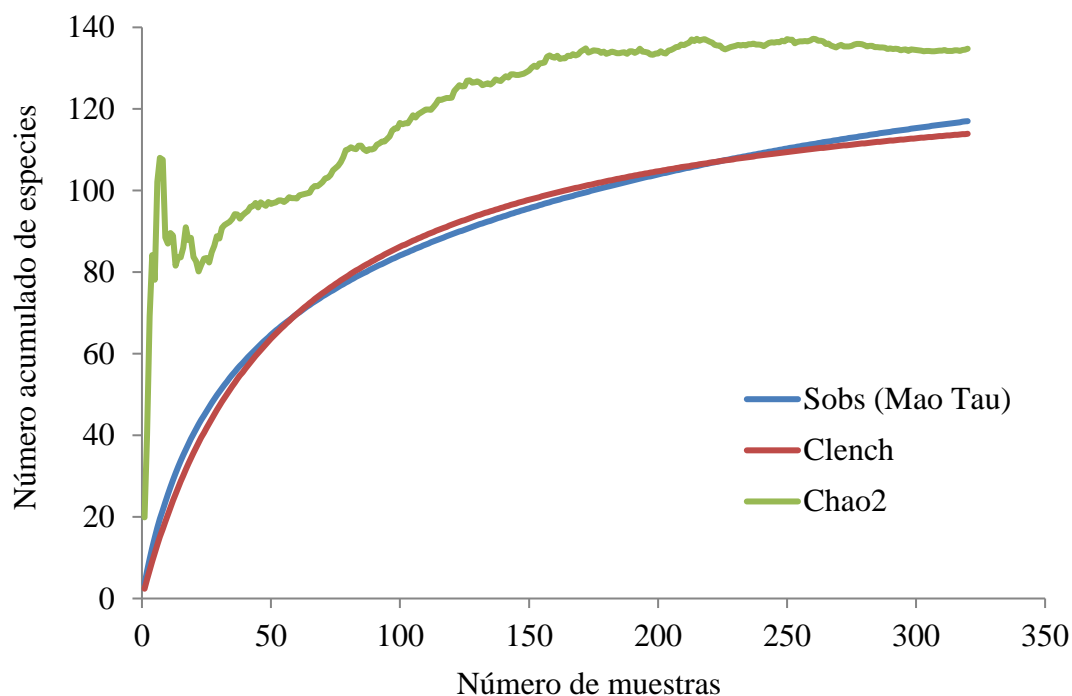


Figura 3. Curva de acumulación de especies de Trichoptera en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.

Cuadro 5. Riqueza registrada (S), parámetros y predicciones del modelo de acumulación de especies por temporada en cinco ensamblajes de Trichoptera en la Sierra de Juárez (SJ), Oaxaca, México. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. n= nortes, ll= lluvias.

Sitio	S	Clench				R^2	pendiente	%
		n	a	b	a/b			
RSn	34	32	3.76	0.08	47.24	0.99	0.30	71.98
RBn	27	32	2.42	0.06	40.05	0.99	0.28	67.42
RYn	12	32	0.76	0.03	24.25	0.99	0.19	49.49
FAn	16	32	0.89	0.02	35.95	0.99	0.28	44.50
CCn	1	16	-	-	-	-	-	-
RSll	61	32	16.54	0.25	67.12	0.99	0.21	90.89

RBII	32	32	4.79	0.12	38.93	0.99	0.20	82.21
RYII	37	32	3.27	0.06	55.03	0.99	0.39	67.23
FAII	25	32	3.72	0.12	30.86	0.99	0.16	81.01
CCII	8	32	0.98	0.09	11.19	0.99	0.07	71.50
SJtotal	118	320	2.44	0.02	133.41	0.99	0.97	87.70

Diversidad verdadera

A diferencia del número de especies, la diversidad alfa verdadera, por sitio, fue 2.57 veces mayor en FA (12.82 especies efectivas) que en CC, donde se registró la menor diversidad (4.99 especies efectivas, Figura 4).

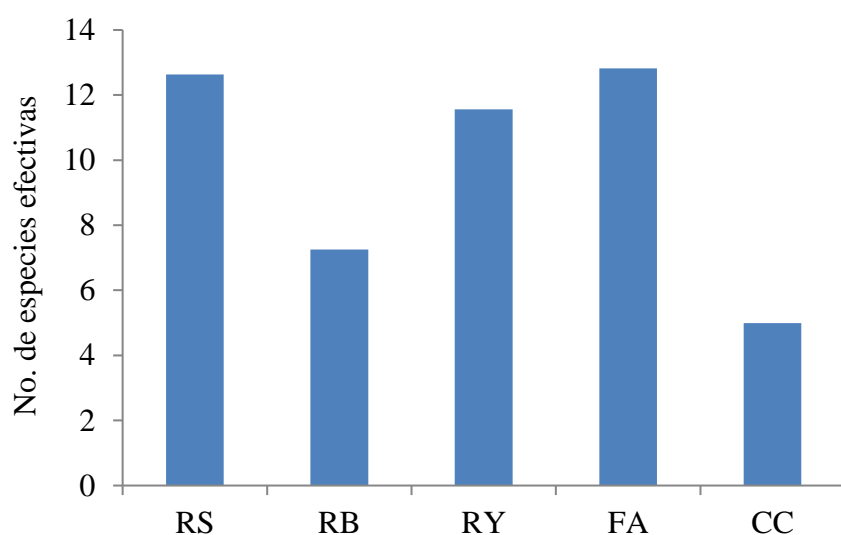


Figura 4. Diversidad verdadera de tricópteros en la Sierra de Juárez. Abreviaturas de los sitios en el Cuadro 1. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec.

La diversidad alfa verdadera, en general, fue menor en la temporada de nortes (15.26 especies efectivas) que en la de lluvias (17.05 especies efectivas). En cada uno de los ríos, el número efectivo de especies fue mayor en la temporada de nortes que en la temporada de lluvias, excepto en RS y CC, donde la tendencia fue inversa (Cuadro 4, Fig. 5). La mayor diversidad alfa verdadera se registró en FA durante la época de nortes (13.65 especies efectivas) y la menor, en CC durante la temporada de lluvias (5.05 especies efectivas), sin considerar que en CC durante la temporada de nortes solo se colectó un ejemplar. La

diversidad alfa verdadera observada fue similar a la esperada en la mayoría de los casos, excepto para FA en la temporada de nortes (Figura 5).

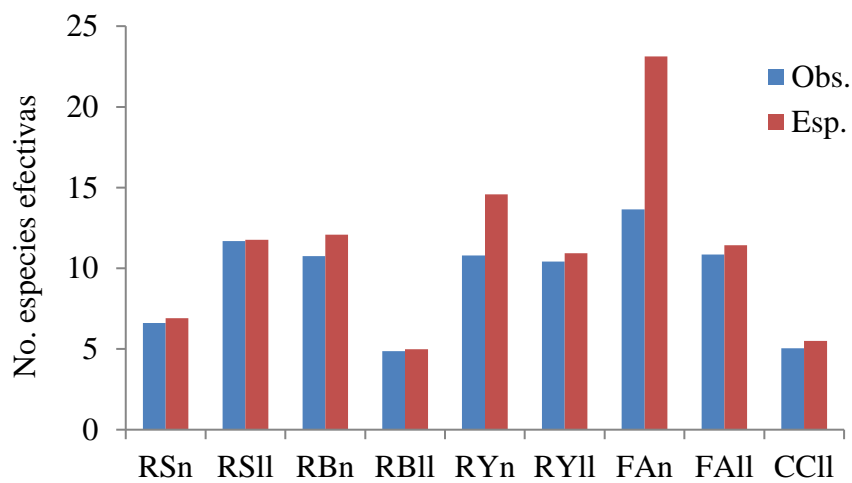


Figura 5. Variación temporal de la diversidad verdadera de tricópteros observada y esperada en la Sierra de Juárez. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. n= nortes, ll= lluvias.

La diversidad beta se incrementó significativamente conforme a la altitud ($r^2 = 0.99$, $p < 0.005$). Los valores promedio de β_{cc} variaron entre 83% (RB y RY) y 94% (FA). La reducción de la riqueza taxonómica con el aumento de la altitud se caracteriza por el recambio de especies (β_{-3}). Se obtuvieron porcentajes de disimilitud entre ensamblajes de 65% a 100%, mientras que el anidamiento explicó entre el 3% (RB) y el 13% (RY) de la diversidad beta total. Los ensamblajes más disímiles fueron RS y RB respecto de CC (Cuadro 6).

Los ensamblajes con altitudes más cercanas entre sí, fueron más similares; sin embargo, se registró un importante recambio de especies principalmente entre el río CC y el resto de los ensamblajes, en ambas temporadas (Cuadro 7).

Cuadro 6. Valores de la diversidad beta global (β_{cc}), el recambio de especies (β_{-3}) y las diferencias en riqueza (β_{rich}) entre los ensamblajes de tricópteros de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec.

		RB	RY	FA	CC	Promedio
RS	β_{cc}	0.72	0.85	0.92	1.00	0.87
	β_{-3}	0.59	0.78	0.86	1.00	0.81
	β_{rich}	0.13	0.07	0.07	0.00	0.07
RB	β_{cc}		0.65	0.87	0.98	0.83
	β_{-3}		0.63	0.83	0.93	0.80
	β_{rich}		0.01	0.04	0.05	0.03
RY	β_{cc}			0.72	0.93	0.83
	β_{-3}			0.63	0.77	0.70
	β_{rich}			0.09	0.17	0.13
FA	β_{cc}				0.94	0.94
	β_{-3}				0.86	0.86
	β_{rich}				0.08	0.08

Cuadro 7. Valores de la diversidad beta total entre los ensamblajes de tricópteros y entre las temporadas de nortes y de lluvias, en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec. n= nortes, ll= lluvias.

	RSn	RBn	RYn	FAn	CCn	RSll	RBll	RYll	FAll	CCll
RSn	0.00	0.93	0.99	0.99	1.00	0.72	0.93	0.98	0.99	1.00
RBn		0.00	0.93	0.89	1.00	0.91	0.93	0.78	0.87	0.99
RYn			0.00	0.32	1.00	1.00	0.99	0.67	0.74	0.99
FAn				0.00	1.00	1.00	0.98	0.61	0.52	0.95
CCn					0.00	1.00	1.00	1.00	1.00	1.00
RSll						0.00	0.41	0.88	0.99	1.00
RBll							0.00	0.90	0.97	1.00
RYll								0.00	0.22	0.99
FAll									0.00	0.99
CCll										0.00

La diversidad alfa promedio fue de 8.57 especies efectivas y la beta de 2.01 comunidades efectivas, de esta manera la diversidad gamma de tricópteros en la Sierra de Juárez fue de 17.22 especies efectivas.

Factores asociados a la diversidad de Trichoptera

Conforme al ANOVA de dos vías, se encontró un efecto significativo del sitio y de la temporada de colecta sobre la riqueza y la abundancia totales de tricópteros, así como sobre la abundancia de las especies dominantes (Cuadro 8). Se observó correlación positiva de la temporada con la riqueza, la abundancia total, y las abundancias de las especies dominantes, mientras que el sitio presentó correlación negativa con todas las variables antes mencionadas (Cuadro 9).

Cuadro 8. Valores de F del ANOVA para evaluar los efectos de la temporada, el río y la interacción (temporada por río), sobre la riqueza, abundancia totales de tricópteros, y de las dos especies dominantes, en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. * $p < 0.001$; gl temporada = 1, gl río = 4, gl interacción = 4.

Factor	Riqueza total	Abundancia total	<i>Nectopsyche gemmoides</i>	<i>Smicridea radula</i>
Temporada	256.40*	147.65*	37.39*	70.74*
Sitio	127.55*	74.55*	132.08*	38.84*
Interacción	16.79*	24.11*	33.26*	27.97*

Cuadro 9. Coeficientes de correlación múltiple entre la temporada, el sitio, la riqueza, la abundancia totales de tricópteros, y de la dos especies dominantes, en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. gl = grados de libertad, * diferencias significativas.

	Riqueza total	Abundancia total	<i>Nectopsyche gemmoides</i>	<i>Smicridea radula</i>
Temporada	$r^2 = 0.47^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = 0.42^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = 0.19^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = 0.33^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$
Sitio	$r^2 = -0.43^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = -0.43^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = -0.52^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$	$r^2 = -0.44^*$ $gl = 2.32$ $p = 0.00$

Los análisis discriminantes realizados sobre las familias, los géneros y las especies, en relación con las variables ambientales y la temporalidad, mostraron una clara distinción entre los sitios determinada principalmente por la temperatura (Fig. 6). En la temporada de nortes, los ensamblajes de familias (Fig. 6a) de géneros (Fig. 6c) y de especies (Fig. 6e) correspondientes a CC, se separan de los grupos formados por RY+FA y RS+RB. En la

temporada de lluvias los ensamblajes se separan en dos grupos, uno formado por CC+FA, los sitios ubicados a mayor altitud, y RS+RB+RY (Figs. 6b, d y f). Para el caso de los ensamblajes de familias y géneros en la temporada de nortes, la temperatura estuvo más fuertemente correlacionada con el eje 1 (90.24% de la varianza, eigenvalue = 29.90 y 86.26% de la varianza, eigenvalue = 32.39, respectivamente), mientras que la humedad relativa se correlacionó más con el eje 2 (5.16% de la varianza, eigenvalue = 1.71 y 6.47% de la varianza, eigenvalue = 2.43, respectivamente). En cambio, para el ensamblaje de especies en nortes y para todos los ensamblajes en lluvias, tanto la temperatura como la humedad relativa se correlacionaron más con el eje 1 explicando entre el 74.28% (géneros en lluvias) y el 88.64% (especies en nortes) de la varianza.

Discusión

En este estudio se evaluaron los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad de tricópteros, en relación con la temperatura y la humedad relativa del ambiente, a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra de Juárez, Oaxaca. Hasta donde sabemos, este es el primer estudio en su tipo realizado en México y provee evidencia que permite dilucidar los factores ecológicos que moldean los ensamblajes de tricópteros en los ríos de montaña.

Según lo previsto, la temperatura ambiental y la humedad relativa variaron de acuerdo con la altitud. Nuestros resultados mostraron una disminución de la temperatura y un incremento de la humedad relativa conforme al aumento de la altitud (Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010; Wigger et al., 2015).

Los resultados obtenidos sugieren que la riqueza y diversidad de tricópteros en la Sierra de Juárez son altas, ya que las 118 especies reportadas aquí representan el 20.32% de la diversidad de México y el 56.73% de la diversidad de Oaxaca (Bueno-Soria, 2010; Razo-González, 2018; Razo-González et al., 2020; Razo-González et al., 2021a). Cabe destacar que se colectaron 51 especies (33.11%) no reportadas previamente para el estado. En cuanto a las estimaciones de la riqueza por sitio, los resultados indican que aún falta por descubrirse entre el 9.11 y el 55.5% de la fauna de Trichoptera, un muestreo más extenso en una región tan heterogénea, como es la Sierra de Juárez, podría incrementar de forma considerable el número de especies reconocidas. Otros taxones para los que también se ha registrado una alta riqueza en la zona, son los lepidópteros papilionidos (Luis-Martínez et al., 1991), algunos grupos de

angiospermas (Rodríguez et al., 2018), las crasuláceas del género *Sedum* (Aragón-Parada et al., 2019) y los

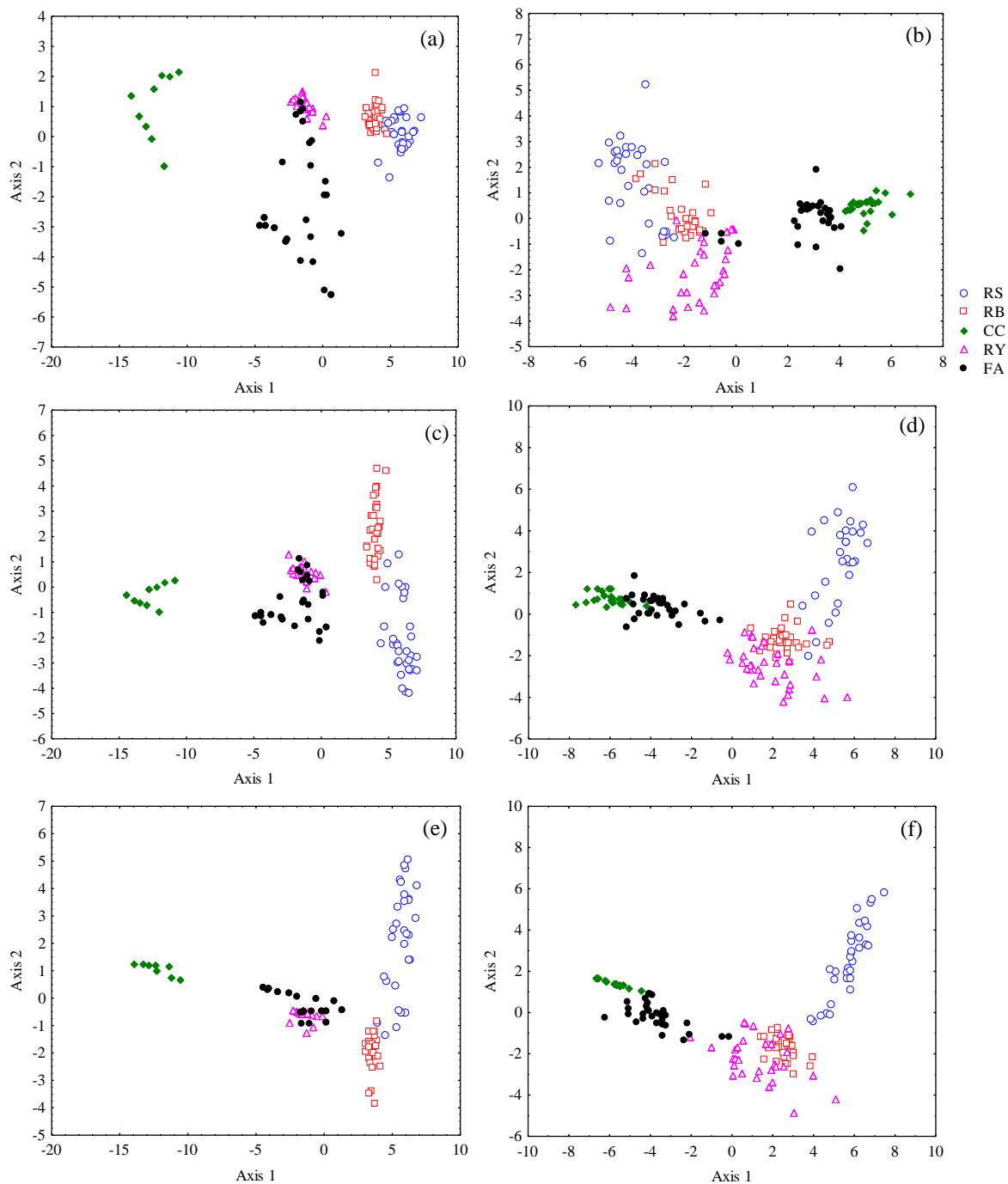


Figura 6. Análisis discriminante basado en la abundancia de diferentes taxones y diferentes temporadas en relación con la temperatura y la humedad relativa en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Ejes 1 y 2. (a) familias nortes, (b) familias lluvias, (c) géneros nortes, (d)

géneros lluvias, (e) especies nortes, (f) especies lluvias. RS= río Soyolapam, RB= río Bobo, RY= río Yegu-Iag-Lagu, FA= río Flor de Azahar, CC= Cascadas de Comaltepec.

musgos (Hernández-Rodríguez y Aguirre-Hidalgo, 2020). Lo anterior, es una muestra fehaciente de la enorme riqueza, en general, y de tricópteros, en particular, que existe en México y de la necesidad urgente de estudios enfocados en diversos aspectos de este grupo.

Como ya se ha señalado en otros trabajos (Flint et al., 1999; Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010), Hydropsychidae y Leptoceridae fueron dominantes, confirmando que dichas familias son las más abundantes en regiones tropicales. Los cambios observados en la proporción sexual pueden ser un reflejo de la proporción sexual que presentan las larvas en el río, o pueden deberse a la selectividad de los sexos por la trampa de luz (Kimura et al., 2008), en este estudio no contamos con los datos de las larvas por lo que no podemos determinar la causa.

Los resultados mostraron una clara modificación de los ensamblajes de tricópteros, en relación con el gradiente altitudinal, dando así soporte a nuestra primera hipótesis de que la riqueza de tricópteros a lo largo del gradiente, disminuiría con el aumento de la altitud (Jacobsen, 2003, 2004; Wigger et al., 2015; Castro et al., 2019), a diferencia de lo observado por Malicky y Chantaramongkol (1993) y Kučinić et al. (2011), quienes registraron una mayor riqueza concentrada en el rango intermedio del gradiente altitudinal. De manera semejante, en el dendograma se observó que los ensamblajes estudiados, aunque segregados de acuerdo a la altitud, no se estructuraron de acuerdo al gradiente espacial, esto pudo deberse a que otros factores, como la capacidad de dispersión, quizá tengan mayor influencia sobre la estructuración de los ensamblajes (Thompson y Townsend, 2006). Además, Wigger et al. (2015), encontraron que su análisis de similitudes mostró una segregación de los sitios con diferencias significativas, las cuales no se observaron aquí.

A diferencia de lo planteado en la segunda hipótesis, la diversidad alfa presentó una tendencia oscilatoria, en donde la mayor diversidad se presentó en FA (Fig. 3), uno de los sitios con mayor altitud (1967 m snm). Si se considera la variación temporal, se observa que en la temporada de nortes, la diversidad alfa aumenta junto con la altitud, excepto para el caso de CC en donde se recolectó un solo ejemplar; en cambio, en la temporada de lluvias, la diversidad alfa fue mayor en los pisos altitudinales intermedios, tal como lo reportaron

Malicky y Chantaramongkol (1993) para un río tailandés ubicado en un gradiente altitudinal similar al estudiado. Ensamblajes tan ricos en especies como RS, RB y RY tuvieron valores de diversidad más bajos -principalmente como consecuencia de la presencia de especies muy dominantes- en comparación con FA, que presentó menor riqueza y una distribución más homogénea de la abundancia de especies. El mejor ejemplo del primer caso fue RS, donde el 38.64% del total de individuos recolectados, correspondieron a las especies *Nectopsyche gemmoides* y *Smicridea radula*.

Los ensamblajes en las elevaciones más bajas se conformaron de manera similar al del RS. El ensamblaje de Cascadas de Comaltepec mostró una riqueza baja, pero muy importante para la fauna a nivel regional, ya que la mayor parte de sus especies no se comparte con el resto de los ensamblajes y muy probablemente son endémicas de México. Dicha localidad se encuentra en la parte más alta de la subcuenca formando parte de una cabecera de río. No obstante su baja diversidad alfa, CC representa un aporte importante a la diversidad regional por sus características espaciales únicas (Clarke et al., 2008). En varios trabajos realizados en ríos de cabecera (Monaghan et al., 2005; Danehy et al., 2007; Frady et al., 2007; Moldenke y Linden, 2007), se ha señalado que una proporción de hasta el 50% de los taxones es única de algún sitio en particular, como también se observó en este estudio.

En cuanto a la diversidad beta, los resultados también coinciden con aquellos obtenidos por Jacobsen, (2003) y Castro et al. (2019) en donde la diversidad beta aumenta con la altitud. La mayor contribución de la diversidad beta a la diversidad regional de la Sierra de Juárez, representa una adición de especies a la comunidad, como resultado de la variación ambiental entre los sitios, patrón registrado en otras montañas tropicales (Jacobsen, 2003; Scheibler et al., 2014; Castro et al., 2019) y en ensamblajes de plantas vasculares (Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010). Las diferencias en la vegetación a lo largo del gradiente pueden estar traducidas como complejidad del hábitat, ya que, a menor altitud, la estructura de los ríos es más compleja permitiendo la presencia de ensamblajes más diversos (Cava et al., 2013). De la misma manera, la mayor diversidad observada en la temporada de lluvias puede explicarse por la mayor disponibilidad de recursos en esa época.

La diversidad beta tuvo una contribución muy importante, quizás debido a la capacidad de dispersión limitada que presentan los tricópteros (Hepp y Melo, 2013; Curry y Baird, 2015), por lo que la distancia entre los sitios de estudio pudo causar la variación en la

composición de los ensamblajes, así como un nivel alto de endemismos (Janzen, 1967). Los valores de diversidad beta global (β_{cc}), tuvieron un aporte muy importante del reemplazamiento de especies (β_3), que, al mismo tiempo, es una expresión del número de especies exclusivas de un sitio; en cambio, la disimilitud debida a la riqueza de especies en cada ensamblaje tuvo un aporte menor en comparación con el recambio. El patrón antes mencionado no es una novedad, ya que Hernández-Rodríguez y Aguirre-Hidalgo (2020), al estudiar los ensamblajes de briofitas en Santiago Comaltepec, reportaron aportes similares para los elementos β_3 y β_{rich} de la diversidad beta. En otros trabajos (Clarke et al., 2008; Jacobsen, 2003; Hepp y Melo, 2013) se ha teorizado que la diversidad beta alta en sitios altos, puede ser consecuencia de la reducción en la capacidad de dispersión de los insectos, provocada por factores ecológicos e históricos, entre los que destacan las condiciones de frío, viento o barreras topográficas infranqueables; así mismo, la diversidad beta aumenta conforme nos acercamos a los trópicos (Baselga y Gómez-Rodríguez, 2019).

Nuestros resultados indican que la temperatura es un factor determinante en la distribución espacial de los ensamblajes de tricópteros, ya que el análisis discriminante mostró que dicho parámetro tiene una fuerte influencia sobre los mismos, independientemente del nivel taxonómico del que se trate, además de explicar un gran porcentaje de la varianza observada (más del 74.28% en todos los casos). En este sentido, Rohde (1992) y Jacobsen et al. (1997) argumentan que las temperaturas altas favorecen tasas altas de mutación y generaciones más cortas, acelerando así la evolución y el proceso de especiación. El patrón es disímil entre temporadas, debido probablemente a que en cada una de ellas son diferentes los factores que, asociados a la temperatura, tienen mayor influencia sobre los ensamblajes; sin embargo, la segregación de los sitios en razón de la temperatura y la altitud es evidente. Estos resultados son consistentes con diversos trabajos (Mora et al., 2011; De Mendoza et al., 2015; Wigger et al., 2015) en donde puede apreciarse la preponderancia de la temperatura sobre otros parámetros como la composición de la cobertura vegetal, el porcentaje de sombra y el contenido de materia orgánica en sedimentos profundos, entre otros.

Otros aspectos de gran importancia en la conformación de los ensamblajes son los factores históricos. De ellos, la historia biogeográfica, aparentemente tiene gran influencia, debido a que la Sierra de Juárez se ubica en la zona de transición mexicana, y a su vez, se ubica en la transición entre las provincias biogeográficas de la Sierra Madre del Sur,

Veracruzana y Cuenca del Balsas (Morrone, 2019). Un reflejo de su complejidad biogeográfica, son los ocho trazos generalizados que cruzan la región (Razo-González et al., 2021b) y que integran especies pertenecientes a diferentes componentes bióticos. La ubicación particular de la Sierra de Juárez favorece la expansión de los rangos de distribución de las especies y promueve eventos de especiación (Halffter, 2017), lo cual explica en cierta medida la alta diversidad beta registrada.

Para mejorar el conocimiento de la diversidad de tricópteros en la Sierra de Juárez y los factores que modelan sus ensamblajes, será necesario explorar otros hábitats dentro de la región e incorporar el análisis de factores ambientales adicionales, como las condiciones y parámetros fisicoquímicos del agua, que pueden estar definiendo de manera directa o indirecta los patrones de diversidad a diferentes escalas como sugieren otros estudios (Castro et al., 2019; Breda et al., 2020). También es recomendable analizar la diversidad de los ensamblajes de tricópteros adultos en la temporada seca, así como la diversidad de los ensamblajes de juveniles. No obstante, estos resultados proveen un argumento sólido para promover acciones de protección y manejo que permitan la conservación de los ríos ubicados en la Sierra de Juárez y de su enorme biodiversidad.

Los tricópteros constituyen uno de los órdenes más diversos entre los insectos acuáticos y tienen una distribución amplia tanto en ambientes tropicales como templados (). Sin embargo, en México, sus patrones de diversidad no se han estudiado a profundidad y poco se conoce sobre sus patrones de distribución geográfica y sobre su ecología. Los resultados obtenidos aquí acentúan la importancia de este tipo de estudios, no solo por contribuir al inventario de especies de la Sierra de Juárez, sino por la información que proveen acerca de la importancia de conservar los ecosistemas acuáticos de la región.

Agradecimientos

La primera autora agradece al Dr. José Antonio Gómez-Anaya (Instituto de Ecología A. C.) por su apoyo durante el trabajo de campo; al Dr. José Arturo Casasola González (Instituto de Estudios Ambientales, Universidad de la Sierra Juárez), al Dr. José G. Palacios Vargas (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México), la Dra. Alicia Callejas Chavero (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional) y la M. en C. Alicia Rojas Ascencio (Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México)

por las facilidades para el trabajo de laboratorio; al Dr. Joaquín Bueno-Soria y al Biól. Rafael Barba Álvarez (Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México) por su asistencia para la identificación de Trichoptera. A las autoridades de Santiago Comaltepec, San Martín Soyolapam, San Juan Tepanzacoalco, La Esperanza, Santiago Cuasimulco y Santiago Laxopa por proporcionar acceso a sus tierras.

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo económico durante los estudios de doctorado de la primera autora. Al CONACYT por la beca doctoral 326085.

Referencias

- Aragón-Parada, J., P. Carrillo-Reyes, A. Rodríguez y G. Munguía-Lino. 2019. Diversidad y distribución del género *Sedum* (Crassulaceae) en la Sierra Madre del Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: 1-17.
- Arriaga L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loa. (Coordinadores). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Ayuntamiento Municipal de San Pedro Yaneri, Oaxaca. 2012. Plan Municipal de Desarrollo 2011-2013. 173 p.
- Ayuntamiento de Santiago Comaltepec; Ixtlán, Oaxaca. 2010. Plan Municipal de Desarrollo Santiago Comaltepec, Ixtlán, Oaxaca. 129 p.
- Ayuntamiento de Santiago Laxopa; Ixtlán, Oaxaca. 2011. Plan municipal de desarrollo Santiago Laxopa, Ixtlán, Oaxaca. 74 p.
- Banks, N. 1901. A list of neuropteroid insects from Mexico. *Transactions of the American Entomological Society*, 27: 361-371.
- Barba-Álvarez, R. E. 1991. *Revisión taxonómica del género Polycentropus Curtis para México (Trichoptera: Polycentropodidae)*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 98 p.
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19: 134-143.

- Baselga, A., C. D. L. Orme, S. Villéger, J. De Bortoli y F. Leprieur. 2017. *Betapart: Partitioning beta diversity into turnover and nestedness components*. R package version 1.4. Recuperado de: <http://CRAN.R-project.org/package=betapart>.
- Baselga, A. y C. Gómez-Rodríguez. 2019. Diversidad alfa, beta y gamma: ¿cómo medimos las diferencias entre comunidades biológicas? *Nova Acta Científica Compostelana*, 26: 39-45.
- Blahnik, R. J. y R. W. Holzenthal. 2004. Collection and curation of Trichoptera, with emphasis on pinned material. *Nectopsyche, Neotropical Trichoptera Newsletter*, 1, supplement, 8-22.
- Blahnik, R. J. y R. W. Holzenthal. 2008. Revision of the Mexican and Central American species of *Mortoniella* (Trichoptera: Glossosomatidae: Protoptilinae). *Zootaxa*, 1711: 1-72.
- Bolaños-Méndez, M. 2012. *El valor de los cafetales del Rincón de Ixtlán como instrumento para ampliar las actividades de la conectividad del Corredor Biológico Mesoamericano en el estado de Oaxaca*. Informe final. México. 159 pp.
- Borror, D. J., M. De Long y C. A. Triplehorn. 1981. *An Introduction to the Study of Insects*. Saunders College Publishing. USA. 827 p.
- Breda, M., R. M. Restello, R. Giovenardi, A. P. Vizzotto, B. Soares y L. U. Hepp. 2020. Alpha and beta diversities of Trichoptera (Insecta) assemblages in natural and rural subtropical streams. *Acta Limnologica Brasiliensis*, 32: 1-11.
- Bueno-Soria, J. 2002. The genus *Metrichia* Ross (Trichoptera: Hydroptilidae) from México. *Transactions of the American Entomological Society*, 128:223-243.
- Bueno-Soria, J. 2009. A review of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Central America. *Transactions of the Entomological Society*, 135: 59-160.
- Bueno-Soria, J. 2010. *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. 228 p.
- Bueno-Soria, J. y R. Barba-Álvarez. 2015. New species of *Plectropsyche* Ross 1947 (Trichoptera: Hydropsychidae: Hydropsychinae). *Zootaxa*, 4040: 421-432.

- Bueno-Soria, J. y S. Santiago-Fragoso. 1996. Studies in aquatic insects X: Descriptions of five new species of the genus *Culoptila* Mosely (Trichoptera: Glossosomatidae) from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109: 446-452.
- Castro, D. M., M. Callisto, R. R. C. Solar, D. R. Macedo y G. W. Fernades. 2019. Beta diversity of aquatic invertebrates increases along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain. *Biotropica*, 51: 399-411.
- Cava, M. B., J. A. Corronca y A. J. Echeverría. 2013. Diversidad alfa y beta de los artrópodos en diferentes ambientes del Parque Nacional Los Cardones, Salta (Argentina). *Revista de Biología Tropical*, 61: 1785-1798.
- Chao, A. y T. J. Shen. 2021. Program SPADE (Species prediction and diversity estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>; última consulta: 06.vi.2021.
- Clarke, K. R. y R. H. Green. 1988. Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. *Marine Ecology Progress Series*, 4: 213-226.
- Clarke, A., R. Mac Nally, N. Bond y P. S. Lake. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: A review. *Freshwater Biology*, 53: 1707-1721.
- Colwell, R. K. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples (version 9.1.0) User's Guide and application. [5-ene-2021]. Disponible: <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates/EstimateSPages/EstSUsersGuide/EstimateSUsersGuide.htm>>.
- Consejo municipal de desarrollo rural sustentable de San Pedro Yaneri, Ixtlán, Oaxaca. 2008. Diagnóstico y plan municipal de desarrollo rural sustentable. Programa de soporte 2008.
- Curry, C. J. y D. J. Baird. 2015. Habitat type and dispersal ability influence spatial structuring of larval Odonata and Trichoptera assemblages. *Freshwater Biology*, 60(10): 2142-2155.
- Danehy R. J., S. S. Chan, G. T. Lester, R. B. Langshaw y T. R. Turner. 2007. Periphyton and macroinvertebrate assemblage structure in headwaters bordered by mature, thinned, and clearcut douglas-fir stands. *Forest Science*, 53: 294-307.
- De Mendoza, G., M. Ventura y J. Catalan. 2015. Environmental factors prevail over dispersal constraints in determining the distribution and assembly of Trichoptera species in mountain lakes. *Ecology and Evolution*, 5: 2518-2532.

- Denning, D. G. 1965. New Hydropsychidae (Trichoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 38: 75-84.
- Denning, D. G. y J. L. Sykora. 1966. New North American Trichoptera. *Canadian Entomologist*, 98: 1219-1226.
- Fernández-Gama, D. 1991. *Revisión taxonómica del género Helicopsyche Von Siebold para México (Trichoptera: Helicopsychidae)*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. 91 p.
- Flint, O. S. Jr. 1967. Studies of Neotropical caddis flies, VI: on a collection from northwestern Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 69: 162-176.
- Flint, O. S. Jr. 1970. Studies of Neotropical caddisflies, X: *Leucotrichia* and related genera from North and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 60; 1-64.
- Flint, O. S. Jr. 1972. Studies of Neotropical caddisflies, XIII: the genus *Ochrotrichia* from Mexico and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 118: 1-28.
- Flint, O. S. Jr. 1974. Studies of Neotropical caddisflies XVII: the genus *Smicridea* from North and Central America (Trichoptera:Hydropsychidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 167:1-65.
- Flint, O. S. Jr. 1981. Studies of Neotropical caddisflies, XXVIII: The Trichoptera of the Río Limón Basin, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 330: 1-61.
- Flint, O.S., R. W. Holzenthal, y S. C. Harris. 1999. *Catalog of the Neotropical Caddisflies (Insecta: Trichoptera)*. Ohio: Ohio Biological Survey, 239 p.
- Fraday, C., S. Johnson y J. Li. 2007. Stream macroinvertebrate community responses as legacies of forest harvest at the H.J. Andrews experimental forest, Oregon. *Forest Science*, 53: 281-293.
- García-Leyva, N. 2019. Manifestación de impacto ambiental, modalidad particular: elaboración de los estudios y proyectos ejecutivos para la construcción del puente vehicular sobre el camino E. C. km 10+300 (Oaxaca-Tuxtepec). Santiago Cuasimulco, en el estado de Oaxaca. Secretaria de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de los Pueblos Indígenas. 285 p.

- González-Oreja, J. A., A. A. de la Fuente-Díaz, L. Hernández-Santín, D. Buzo-Franco y C. Bonache-Regidor. 2010. Evaluación de los estimadores no paramétricos de la riqueza de especies. Un ejemplo con las aves en áreas verdes de la ciudad de Puebla, México. *Animal Biodiversity and Conservation* 33.1: 31-45.
- Graham, C. H., A. C. Carnaval, C. D. Cadena, K. R. Zamudio, T. E. Roberts, J. L. Parra, C. M. McCain, R. C. K. Bowie, C. Moritz, S. B. Baines, C. J. Schneider, J. VanDerWal, C. Rahbek, K. H. Kozak y N. J. Sanders. 2014. The origin and maintenance of montane diversity: integrating evolutionary and ecological processes. *Ecography*, 37: 711-719.
- Hagen, H. A. 1861. Synopsis of the Neuroptera of North America with a list of the South American species. *Smithsonian Institution Miscellaneous Collections*, 4: 1-347.
- Halfpeter, G. 2017. La zona de transición mexicana y la megadiversidad de México: del marco histórico a la riqueza actual. *Dugesiana*, 24: 77-89.
- Halfpeter, G. y C. E. Moreno. 2005. Significado biológico de la diversidad alfa, beta y gamma. En G. Halfpeter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma. Vol. 4* (pp. 5-18). Zaragoza: m3m-Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa, Comisión Nacional para el uso y Conocimiento de la Biodiversidad, Grupo Diversitas y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Henriques-Oliveira, A. L. y J. L. Nessimian. 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10: 115-128.
- Henriques-Oliveira, A. L., J. L. Nessimian y D. Baptista. 2015. Diversity and composition of Trichoptera (Insecta) larvae assemblages in streams with different environmental conditions at Serra da Bocaina, Southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 27: 394-410.
- Hepp, L. U. y A. S. Melo. 2013. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia*, 703: 239-246.
- Hernández-Rodríguez, E. y V. Aguirre-Hidalgo. 2020. Diversidad de musgos del bosque nublado de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 127: 1-14.

- Holzenthal, R. W. 1995. The caddisfly genus *Nectopsyche*: new *gemma* group species from Costa Rica and the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae). *Journal of the North American Benthological Society*, 14: 61-83.
- Holzenthal, R. W., R. J. Blahnik, A. L. Prather y K. M. Kjer. 2007. Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa*, 1668: 639-698.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009a. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. San Pedro Yólox, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009b. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. San Pedro Yaneri, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática). 2009c. Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos. Santiago Laxopa, Oaxaca. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística y Geografía). 2020. Hidrología. <https://www.inegi.org.mx/temas/hidrologia/> [Examinado septiembre 30, 2020]
- Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, 158: 145-167.
- Jacobsen, D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal family richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. *Freshwater Biology*, 49: 1293-1305.
- Jacobsen, D., R. Schultz y A. Encalada. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*, 38: 247-261.
- Janzen, D. H. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics. *The American Naturalist*, 101: 233-249.
- Jost, L. 2006. Entropy and Diversity. *Oikos*, 113: 363-375.
- Kimura, G., E. Inoue y K. Hirabayashi. 2008. Seasonal abundance of adult caddisfly (Trichoptera) in the middle reaches of the Shinano River in Central Japan. En: Robinson, W. H. y D. Bajomi. (Eds.), *Proceedings of the 6th International Conference on Urban Pests*, Országos Oktatási Központ-Press Kft., Veszprem, pp. 259-266.

- Kučinić, M., I. Vučković, H. Kutnjak, L. S. Jelaska y D. Marguš. 2011. Diversity, distribution, ecology and biogeography of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Krka river (National Park “Krka”, Croatia). *Zoosymposia*, 5: 255-268.
- Luengas-López, R. 2007. Diagnóstico participativo de San Martín Soyolapam, Comaltepec, Oaxaca. Global Environmental Management Education Center, College of Natural Resources e Instituto Tecnológico del Valle de Oaxaca. 49 pp.
- Luis-Martínez, A., I. Vargas-Fernández y J. Llorente-Bousquets. 1991. Lepidopteroфаuna de Oaxaca I: distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*, 3: 1-119.
- Magliozzi, C., A. Meyer, P. Usseglio, A. Robertson y R. C. Grabowski. 2020. Investigating invertebrate biodiversity around large Wood: taxonomic vs functional metrics. *Aquatic Sciences*, 82: 1-13.
- Magurran, A. E. 2013. *Measuring biological diversity*. New York: John Wiley and Sons.
- Malicky, H. y P. Chantaramongkol. 1993. The altitudinal distribution of Trichoptera species in Mae Klang catchment on Doi Inthanon, northern Thailand: stream zonation and cool- and warm-adapted groups. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 26: 279-291.
- McAleece, N., J. D. G. Gage, P. J. D. Lamshead y G. L. J. Paterson. 1997. BioDiversity Professional statistics analysis software. Jointly developed by the Scottish Association for Marine Science and the Natural History Museum London. [8-noviembre-2020]. Disponible en: < <https://www.sams.ac.uk/science/outputs/>>.
- Miserendino, M. L. 1999. Distribución altitudinal de especies de Trichoptera en un sistema fluvial en Patagonia. *Ecología Austral*, 9: 28-34.
- Moldenke, A. R. y C. V. Linden. 2007. Effects of clearcutting and riparian buffers on the yield of adult aquatic macroinvertebrates from headwater streams. *Forest Science*, 53: 308-319.
- Monaghan M. T., C. T. Robinson, P. Spaak y J. V. Ward. 2005. Macroinvertebrate diversity in fragmented Alpine streams: implications for freshwater conservation. *Aquatic Science*, 67: 454-464.
- Mora, A., I. Szivák, C. Deák, R. Boda, Z. Csabai, P. Sály, P. Takács, T. Erős y P. Bíró. 2011. Environmental factors influencing distribution of EPT assemblages in streams of Lake Batalon's catchment area, Hungary. *Zoosymposia*, 5: 360-371.

- Morrone, J. J. 2017. Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 710-714.
- Morrone, J. J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 9: 1-68.
- Morse, J. C., P. B. Frandsen, W. Graf y J. A. Thomas. 2019. Diversity and ecosystem services of Trichoptera. *Insects*, 10: 1-28.
- Mosely, M. E. 1937. Mexican Hydroptilidae (Trichoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 86: 151-190.
- Mosely, M. E. 1954. The *Protoptila* group of the Glossosomatinae (Trichoptera: Rhyacophilidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology*, 3: 317-346.
- Moulton, S. R. y S. C. Harris. 1997. New species of southwestern Nearctic microcaddisflies (Trichoptera: Hydroptilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 99: 494-501.
- Muñoz-Quesada, F. y R. W. Holzenthal. 2015. Revision of the Neotropical species of the caddisfly genus *Wormaldia* McLachlan (Trichoptera: Philopotamidae). *Zootaxa*, 3998: 1-138.
- Polato, N. R., B. A. Gill, A. A. Shah, M. M. Gray, K. L. Casner, A. Barthelet, P. W. Messer, M. P. Simmons, J. M. Guayasamin, A. C. Encalada, B. C. Kondratieff, A. S. Flecker, S. A. Thomas, C. K. Ghalambor, N. LeRoy Poff, W. C. Funk, y K. R. Zamudio. 2018. Narrow thermal tolerance and low dispersal drive higher speciation in tropical mountains. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115: 12471-12476.
- Razo-González, M. 2018. Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: new species, new geographical records, and checklist, México. *Zootaxa*, 4388: 22-40.
- Razo-González, M., G. Cataño-Meneses, R. Novelo-Gutiérrez y J. Márquez. 2020. Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Aquatic Insects*, 41: 339-355.

- Razo-González, G., R. Novelo-Gutiérrez, G. Castaño-Meneses y J. Márquez. 2021a. *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
- Razo-González, M., J. Márquez, G. Castaño-Meneses y R. Novelo-Gutiérrez. 2021b. La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92: 1-21.
- Rodríguez, V., A., A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, O. Vargas-Ponce, P. Zamora-Tavares, J. González-Gallegos. P. Carrillo-Reyes, M. Anguiano-Constante, M. Carrasco-Ortiz, M. García-Martínez, B. Gutiérrez-Rodríguez, J. Aragón-Parada, C. Valdez-Ibarra y G. Munguía-Lino. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *Journal of Systematics and Evolution*, 56: 537-549.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos*, 65: 514-527.
- Ross, H. H. 1944. The Caddis Flies, or Trichoptera, of Illinois. *Bulletin Natural History Survey*, 23: 326 p.
- Ross, H. H. 1947. Descriptions and records of North American Trichoptera, with synoptic notes. *Transactions of the American Entomological Society*, 73: 125-168.
- Ross, H. H. y E. W. King. 1952. Biogeographic and taxonomic studies in *Atopsyche* (Trichoptera, Rhyacophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 45: 177-204.
- Ruiz-García, A., A. F. Herrera-Grao y M. Ferreras-Romero. 2006. Distribution of Trichoptera Communities in the Hozgarganta Catchment (Los Alcornocales Natural Park, SW Spain). *International Review of Hydrobiology*, 91: 71-85.
- Rzedowski, J., y R. Palacios. 1977. El bosque de *Engelhardtia* (*Oreomunnea*) *mexicana* en la región de la Chinantla, Oaxaca, México, una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 36: 93-123.
- Scheibler, E. E., M. C. Claps y S. A. Roig-Juñent. 2014. Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrates assemblages in an Andean river basin of Argentina. *Journal of Limnology*, 73: 76-92.

- Schmid, F. 1982. La famille des Xiphocentronides (Trichoptera:Annulipalpia). *Memories de la Société Entomologique du Canada*, 121: 1-127.
- Schmid, F. 1989. Les Hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 59 (Supplement): 1-154.
- StatSoft, Inc. 1995. Statistical user guide. Complete Statistical System Statsoft. Oklahoma.
- Trejo, I. 2004. Clima. Pp. 67-85. En: A. J. García Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund. México. 605 p.
- Thompson, R. y C. Townsend, 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology*, 75: 476-484.
- Tufinio-Ascoitia, S. 1986. *Revisión taxonómica del género Atopsyche para México (Trichoptera: Rhyacophilidae)*. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM. 96 p.
- Ulmer, G. 1905. Zur Kenntniss aussereuropäischer Trichopteren. (Neue Trichoptern des Hamburger und Stettiner Museums und des Zoologischen Instituts in Halle, nebst Beschreibungen einiger Typen Kolenati's und Burmeister's.). *Stettiner Entomologische Zeitung*, 66: 1-119.
- Walker, F. 1852. *Catalogue of the specimens of Neuropterous Insects in the collection of the British Museum, Part I: Phryganides-Perlides*. British Museum, London, 192 pp.
- Ward, J. V. 1992. *Aquatic insect ecology. 1. Biology and habitat*. Ed. John Wiley and Sons, Inc. USA. 438 p.
- Weaver, J. S., III. 1983. *The evolution and classification of Trichoptera, with a revision of the Lepidostomatidae and North American Synopsis of this family*. Ph. D. Dissertation, Clemson University. 411 p.
- Weaver, J. S., III. 1988. A synopsis of the North American Lepidostomatidae (Trichoptera). *Contributions of the American Entomological Institute*, 24: 1-141.
- Wigger, F. W., L. Schmidlin, P. Nagel y S. von Fumetti. 2015. Macroinvertebrate assemblages of natural spring along an altitudinal gradient in the Bernese Alps, Switzerland. *Annales de Limnologie*, 51: 237-247.
- Wiggins, G. B. 1996a. *Larvae of the North America caddisfly genera (Trichoptera)*. 2nd ed. Toronto: University of Toronto Press, 457 p.

- Wiggins, G. B. 1996b. Trichoptera Families. En: Merrit, R. W. y K. W. Cummins. eds. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Ed. Kendall/Hunt Publishing Company. U.S.A. págs. 439-480.
- Whittaker, R. H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.
- Zacarías-Eslava, Y. y R. F. del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 13-28.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, Nueva Jersey. 663 p.

CAPÍTULO IV

La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera)

Cita: Razo-González, J. Márquez, M., G. Castaño-Meneses, R. Novelo-Gutiérrez (2021). La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92: 1-21. DOI: 10.22201/ib.20078706e.2021.92.38

Biogeografía

La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera)

The biogeographic complexity of the Sierra de Juarez, Oaxaca, Mexico, revealed through parsimony analysis of endemism of caddisflies species (Insecta: Trichoptera)

María Razo-González ^{a, *}, Juan Márquez ^b, Gabriela Castaño-Meneses ^a
y Rodolfo Novelo-Gutiérrez ^c

^a Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, Unidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Boulevard Juriquilla #3001, 76230 Juriquilla, Querétaro, México

^b Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Centro de Investigaciones Biológicas, Laboratorio de Sistemática Animal, Km 4.5, carretera Pachuca-Tulancingo s/n, Ciudad del Conocimiento, Col. Carboneras, 42184 Mineral de la Reforma, Hidalgo, México

^c Instituto de Ecología, A.C., Red de Biodiversidad y Sistemática, Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91073 Xalapa, Veracruz, México

*Autor para correspondencia: maria_razo@hotmail.com (M. Razo-González)

Recibido: 27 octubre 2020; aceptado: 17 febrero 2021

Resumen

Se identificaron los patrones de distribución de 120 especies de tricópteros de la Sierra de Juárez, Oaxaca, mediante un análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE) y la búsqueda de trazos generalizados. El análisis se basó en los registros de distribución provenientes de colectas en campo y de literatura especializada, y las unidades de estudio fueron las provincias biogeográficas de México. Se identificaron 8 trazos generalizados que coinciden en lo general con los hallados en otros estudios, todos ellos incluyendo a la provincia Veracruzana. Los trazos generalizados se integraron por provincias pertenecientes a la Zona de Transición Mexicana y la región Neotropical. Los 8 trazos generalizados se interceptan o atraviesan la Sierra de Juárez, conformando un nodo panbiogeográfico notablemente más complejo respecto a lo reportado en estudios previos. Esto permite reconocer que su historia biogeográfica ha contribuido considerablemente en su alta biodiversidad, por lo que se considera necesario que sea un área natural protegida.

Palabras clave: Patrones de distribución; Provincias; Parsimonia; Trazos generalizados; Nodos

Abstract

The distributional patterns of 120 species of caddisflies recorded in the Sierra de Juárez, Oaxaca, were analyzed by means of parsimony analysis of endemism with progressive character elimination (PAE-PCE) to identify generalized tracks. The analysis was based on distribution records from field collections and specialized literature, and the study units were the Mexican biogeographic provinces. Eight generalized tracks were identified that generally coincide with those found in other studies, all of them including the Veracruz province. Tracks include provinces belonging to the Mexican Transition Zone and the Neotropical region. The 8 generalized tracks intersect or cross the Sierra de Juárez, forming a panbiogeographic node that is notably more complex compared to that reported in previous studies. This allows us to recognize that its biogeographic history has contributed considerably to its high biodiversity, and it is necessary that it is a protected natural area.

Keywords: Distributional patterns; Provinces; Parsimony; Generalized tracks; Nodes

Introducción

Los Trichoptera constituyen el orden más diverso de insectos exclusivamente acuáticos y se distribuyen en todo el mundo, excepto en la Antártida (de Moor e Ivanov, 2008; Wiggins, 1996). La presencia de los tricópteros en el registro fósil data del período Triásico, por lo que su distribución y biogeografía reflejan los eventos del pasado, que han promovido la diversificación de la biota acuática de la Tierra (Holzenthal et al., 2007). Las larvas de los tricópteros son componentes esenciales de la dinámica trófica y del flujo de energía en los ecosistemas acuáticos (Mackay y Wiggins, 1979). Están considerados entre los organismos acuáticos más útiles e importantes como indicadores biológicos de la calidad del agua (Holzenthal et al., 2007; Houghton et al., 2011).

El conocimiento de los tricópteros en México aún es incompleto debido a la escasez de especialistas, por lo que hasta ahora se han registrado 488 especies, de las cuales 156 se distribuyen en el estado de Oaxaca y representan 31.9% de la diversidad del país (Razo-González, 2018). Los estudios de tricópteros mexicanos son básicamente revisiones taxonómicas, descripciones de especies nuevas y estudios ecológicos, donde solo 3 trabajos incorporan alguna metodología biogeográfica para analizar su distribución. Bueno-Soria y Barba-Álvarez (1992) realizaron la primera aproximación a las afinidades biogeográficas de algunos tricópteros de México, mediante una aportación al Atlas Nacional de Naturaleza de México. En dicho estudio, determinaron la afinidad de algunas familias y géneros de tricópteros con base en su distribución geográfica. En otro estudio, Bueno-Soria et al. (2005) catalogaron la diversidad de tricópteros del arroyo Las Flores en Tabasco, e indagaron sus afinidades biogeográficas. Posteriormente, Bueno-Soria et al. (2007) analizaron la distribución de los tricópteros de la Sierra Tarahumara para inferir sus posibles afinidades biogeográficas, mediante un análisis de parsimonia de endemismos, y determinaron que la

fauna de dicha Sierra presenta afinidad primordialmente Neotropical.

La Sierra de Juárez es un macizo montañoso localizado en la zona centro-norte del estado de Oaxaca, que forma parte de la región terrestre prioritaria de las sierras del norte de Oaxaca-Mixe (Arriaga et al., 2000), que se caracteriza por una gran diversidad de ambientes y cuya importancia para la conservación se debe, principalmente, a su variedad de ecosistemas, la presencia de endemismos y su riqueza específica, entre otros aspectos. La vegetación predominante en la zona es el bosque de pino, pero también se presentan bosques mixtos, selva alta perennifolia y bosque mesófilo de montaña (Arriaga et al., 2000). Predomina el clima templado, aunque a escala local se presenta un mosaico de climas, que van desde semicálidos húmedos y subhúmedos, a semifríos y templados húmedos en las partes más altas (Trejo, 2004). La precipitación media anual oscila entre 800 y 2,000 mm y la temperatura media anual varía entre 12 y 18 °C.

La Sierra de Juárez forma parte de la Zona de Transición Mexicana, especialmente interesante por presentar una alta mezcla de elementos de afinidad neártica y neotropical (Bueno-Soria y Barba-Álvarez, 1992). De acuerdo con Morrone y Márquez (2008), en esta región convergen 3 provincias biogeográficas, por lo que se catalogó de manera preliminar como un nodo panbiogeográfico. Escalante et al. (2004, 2018), mediante el análisis de los patrones de distribución de taxones de mamíferos, identificaron varios nodos en los que se incluye el área de la Sierra de Juárez. En otro estudio, León-Paniagua y Morrone (2009) analizaron varios taxones de vertebrados mediante biogeografía cladística, encontrando que en las tierras altas de Oaxaca, en las que se incluye la Sierra de Juárez, convergen 2 componentes bióticos, y se sugiere la realización de más estudios en el área para comprender la diversificación biótica de esta zona. De acuerdo con la regionalización más reciente de México, las provincias que convergen en la Sierra de Juárez son la Cuenca del

Balsas, en la vertiente occidental de la sierra, la Sierra Madre del Sur y la Veracruzana (Morrone, 2019). Morrone (2017), en su regionalización biogeográfica de la provincia de la Sierra Madre del Sur, identificó la existencia de 3 subprovincias: 1) la subprovincia Occidental a su vez se divide en los distritos Jalisciense y Jalisciense-Manantlán, 2) la subprovincia Central que comprende el distrito Michoacano, y 3) la subprovincia Oriental, la cual se divide en los distritos Guerrerense y Altiplanicie Oaxaqueña; en este último distrito, que corresponde a las Sierras Mixteca y Norte, se incluye la Sierra de Juárez. En este estudio dicha sierra no se cataloga como un nodo; sin embargo, el distrito en donde se ubica es el que concentra el mayor número de especies endémicas de toda la provincia (35 especies; Morrone, 2017).

Rosen (1988) propuso el análisis de parsimonia de endemismos como herramienta para la identificación de áreas de endemismo. De acuerdo con Morrone (1994), el análisis de parsimonia de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés) identifica áreas de endemismo (análogas a taxones) con base en conjuntos de taxones compartidos (análogos a caracteres), de acuerdo con el cladograma más parsimonioso. El análisis parte de una matriz de datos de presencia/ausencia de un conjunto de localidades y de un grupo de taxones. Algunos autores han utilizado este método para evaluar las relaciones entre las provincias biogeográficas de México como áreas de endemismo predeterminadas (Morrone y Márquez, 2001; Morrone et al., 1999). El PAE con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE por sus siglas en inglés), es una modificación propuesta por Luna et al. (2000) y García-Barros et al. (2002). El PAE-PCE es un proceso iterativo, en el que cada vez que se lleva a cabo un análisis de parsimonia y se obtiene un cladograma, las especies que sustentan los clados (sinapomorfias) se eliminan de la matriz para realizar un nuevo análisis. El procedimiento se repite hasta que no aparecen sinapomorfias en los cladogramas. El PAE-PCE ha sido utilizado como una herramienta para facilitar la identificación de trazos generalizados, pues cada nuevo análisis permite obtener clados alternativos que representan nuevos trazos generalizados (Luna et al., 2000). Debido a que el PAE puede considerarse como un método de anidamiento de trazos generalizados en un esquema jerárquico (Craw et al., 1999; Smith, 1992), éste ha sido aplicado en algunos estudios en México con el propósito de establecer áreas prioritarias de conservación y analizar los límites de la Zona de Transición Mexicana (Luna et al., 2000; Morrone y Márquez, 2001).

En este trabajo se examinan los patrones de distribución de los tricópteros de la Sierra de Juárez mediante un PAE-PCE para identificar trazos generalizados y evidenciar la complejidad biogeográfica de la zona. Con ello, se pretende

comprender por qué es un área altamente biodiversa desde el punto de vista histórico, así como contar con argumentos adicionales a los ya documentados para considerarla como área natural protegida.

Materiales y métodos

La Sierra de Juárez es un complejo montañoso ubicado en el distrito Ixtlán de Juárez, que forma parte de la Sierra Madre de Oaxaca. Limita al norte por el río Santo Domingo, al oeste por el río Grande, al este por el río Cajonos y en el extremo sur converge con la Sierra Monteflor. Los municipios que pertenecen a esta sierra son: Ixtlán de Juárez, Natividad, San Juan Atepec, San Juan Evangelista Analco, San Juan Quiotepec, Capulálpam de Méndez, San Miguel Yotao, San Pablo Macuilianguis, San Pedro Yaneri, San Pedro Yólox, Santa Ana Yareni, Santa Catarina Lachatao, Santa María Yavesía, Santiago Comaltepec, Santiago Laxopa y Santiago Xiacuí, los cuales abarcan una superficie de 1,700 km² aproximadamente. La vegetación predominante en la Sierra de Juárez, son los bosques templados entre los que se pueden mencionar los bosques de pinos, de encinos y mixtos. La selva alta perennifolia también tiene una representatividad importante, seguida del bosque mesófilo de montaña, el bosque caducifolio, y en menor proporción el bosque de galería y pastizales (Arriaga et al., 2000; Torres-Colín, 2004).

El estudio se basó en 120 especies de tricópteros colectadas en la Sierra de Juárez, Oaxaca. Las colectas se realizaron en 5 ríos distribuidos a lo largo de 1 gradiente de altitud que abarca aproximadamente 2,300 m (fig. 1, tabla 1). Debido a que los adultos de Trichoptera son de hábitos crepusculares-nocturnos y, además, son atraídos por la luz, la recolección se realizó mediante trampas de luz negra (Blahnik y Holzenthal, 2004). Las trampas de luz se colocaron en la ribera de cada 1 de los 5 ríos y estuvieron encendidas durante 4 horas a partir del crepúsculo. Los insectos recolectados se colocaron en frascos con alcohol al 96% para su preservación y posterior identificación. De manera complementaria, se usó una red entomológica en el día, durante una hora, con el propósito de capturar activamente a los tricópteros de hábitos diurnos como los de la familia Xiphocentronidae (Schmid, 1982). Para identificar las especies, las estructuras genitales de los machos adultos se procesaron de acuerdo a la técnica descrita por Blahnik y Holzenthal (2004). El material colectado fue depositado en la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología de la UNAM.

Para el análisis biogeográfico se tomaron en cuenta 946 registros de distribución geográfica, solo en el territorio mexicano, de las 120 especies de tricópteros reportadas para la Sierra de Juárez, incluyendo los registrados en

campo y los obtenidos mediante la revisión exhaustiva de la literatura disponible (Banks, 1900, 1901; Barba-Álvarez y Bueno-Soria, 2005; Barba-Álvarez et al., 2002; Blahnik, 1998; Blahnik y Holzenthal, 2006, 2008, 2014; Bueno-Soria, 1981, 1983, 1984, 1985, 1986, 1990, 1999, 2002, 2009, 2010; Bueno-Soria y Barba-Álvarez, 2011, 2015; Bueno-Soria y Hamilton, 1986; Bueno-Soria y Holzenthal, 1986, 2004; Bueno-Soria y Santiago-Fragoso, 1996; Bueno-Soria et al., 2001, 2005; Denning, 1941, 1952, 1965, 1968; Denning y Blickle, 1979; Denning y Sykora, 1966; Flint, 1965, 1967, 1970, 1971, 1972, 1974, 1981, 1985, 1991, 1998; Flint y Bueno-Soria, 1977; Flint et al., 1987; Hagen, 1861; Harris y Contreras-Ramos, 1989; Holzenthal, 1988, 1995; Holzenthal y Andersen, 2004; Holzenthal y Harris, 1992; Johanson, 2002; Mosely, 1934, 1937, 1954; Moulton y Harris, 1997; Muñoz-Quesada y Holzenthal, 2015; Oláh y Johanson, 2011, 2012; Razo-González, 2018; Razo-González et al., 2020; Rojas-Ascencio et al. 2002; Ross, 1947, 1948, 1951, 1956, 1959; Ross y King, 1952; Schmid, 1982, 1989; Thompson y Holzenthal, 2015; Weaver, 1988). Dichos registros fueron asignados manualmente a las provincias biogeográficas propuestas por Morrone et al. (2017; fig. 2).

Se construyó una matriz básica de datos (tabla 2) donde las unidades de estudio fueron las provincias biogeográficas de México, codificando la presencia (1) o ausencia (0) de las especies (columnas) en cada una de las provincias (filas). Las provincias Californiana, Baja California, Sonora, Desierto Chihuahuense y Península de Yucatán se excluyeron del análisis por no presentar alguna especie o contar con 1 solo registro. Así, el número final de áreas de endemismo fue de 10, incluyendo un área hipotética codificada con ceros para enraizar el cladograma (Morrone, 1994). Se eliminaron las especies *Phylloicus aeneus* (Hagen, 1861), *Mortoniella meralda* (Mosely, 1954), *Helicopsyche borealis* (Hagen, 1861) y *Chimarra mexicana* (Banks, 1900) por presentar una distribución amplia en el país, en al menos 7 de las 10 provincias.

El análisis se llevó a cabo mediante una búsqueda heurística (múltiple TBR+TBR) en WinClada (Nixon,

2002) y NONA (Goloboff, 1999) con 1,000,000 como el número máximo de árboles retenidos por cada iteración del análisis, 100,000 réplicas y 100 árboles iniciales por réplica. Se obtuvo el árbol de consenso estricto de los árboles más parsimoniosos. Una vez obtenido este árbol, se implementó el análisis de parsimonia de endemismos con eliminación progresiva de caracteres (PAE-PCE) de acuerdo con Luna et al. (2000) y García-Barros et al. (2002), donde cada vez que se obtuvo un conjunto de cladogramas, se elaboró un árbol de consenso estricto, se eliminaron las sinapomorfias geográficas (especies) que definieron los trazos generalizados y se analizó nuevamente la matriz. Este proceso se realizó hasta no obtener sinapomorfias en los árboles generados. Se obtuvieron valores de soporte para cada análisis mediante pruebas de bootstrap con 2000 réplicas. Posteriormente, se analizaron los cladogramas y se utilizaron los siguientes criterios para la definición de los clados que se transformaron en trazos generalizados: 1) que los clados contaran con al menos 2 sinapomorfias geográficas, 2) cuando se presentó más de un posible trazo generalizado dentro de una rama interna del cladograma, se seleccionó aquel que presentó el mayor valor de bootstrap, y 3) cuando se presentaron 2 o más clados con 2 o más sinapomorfias en distintas ramas del cladograma, éstos se consideraron como trazos generalizados, independientemente de sus valores de bootstrap. Los trazos generalizados se dibujaron uniendo las provincias incluidas en el mismo clado por su distancia geográfica mínima. Dichos trazos son parciales debido a que en el análisis no se incluyeron las localidades fuera de México. Se revisó la distribución geográfica de las especies diagnósticas de cada trazo generalizado y cuando la distribución de al menos 2 de ellas se extiende hacia el sur del país, esta situación se hace notar con una flecha que apunta hacia esa dirección. Solo se describió el nodo ubicado en la Sierra de Juárez con base en la intersección o cruce de los 8 trazos generalizados, considerando que para definir otros nodos es necesaria la inclusión de más información, puesto que aquí no restringimos al análisis de las especies de la Sierra de Juárez.

Tabla 1

Sitios de estudio en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México.

Río	Altitud (m snm)	Vegetación	Clima	Provincia biogeográfica
Soyolapam	136	Selva alta perennifolia	Aw	Veracruzana
Bobo	460	Selva alta perennifolia	Af	Veracruzana
Yegu-Iag-Lagu	1,320	Bosque mesófilo	(A)c(m)	Sierra Madre del Sur
Flor de Azahar	1,967	Bosque encino-pino	Cw	Sierra Madre del Sur
Cascadas Comaltepec	2,432	Bosque pino	Cw	Sierra Madre del Sur

Tabla 2

Matriz básica de datos de las especies de tricópteros de la Sierra de Juárez y su ubicación en provincias biogeográficas (X = raíz). Las columnas y filas han sido transpuestas por presentación. Abreviaturas de las provincias biogeográficas en el pie de la figura 2. Las especies están organizadas por familias y las familias se ordenan alfabéticamente.

Especies	Provincias biogeográficas									
	X	TAM	SMO	SME	FVT	CB	SMS	TBP	VER	TAC
Calamocaratidae										
<i>Phylloicus gomezi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Glossosomatidae										
<i>Culoptila jamapa</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
<i>Culoptila pararusia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Mortoniella falcicula</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Mortoniella mexicana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Protoptila bicornuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Protoptila ixtala</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1
<i>Protoptila liqua</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protoptila resolda</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protoptila rota</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Protoptila spangleri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Helicopsychidae										
<i>Cochliopsyche vazquezae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Helicopsyche dampfi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Helicopsyche planata</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1
<i>Helicopsyche tuxtensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Helicopsyche villegasi</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
Hydrobiosidae										
<i>Atopsyche calopta</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1
<i>Atopsyche dampfi</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Atopsyche erigia</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
<i>Atopsyche huenga</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Atopsyche japoda</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Atopsyche majada</i>	0	0	0	1	1	1	0	0	1	1
<i>Atopsyche pilcomayo</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Hydropsychidae										
<i>Cheumatopsyche gelita</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Diplectrona chiapensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Hydropsyche toschieae</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0
<i>Leptonema albovirens</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Leptonema championi</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Leptonema crassum</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Leptonema pinotepa</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Leptonema s. mayanum</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1

Tabla 2. Continúa

Especies	Provincias biogeográficas									
	X	TAM	SMO	SME	FVT	CB	SMS	TBP	VER	TAC
<i>Rhyacopsyche mexicana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Zumatrichia filosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Zumatrichia multisetosa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Leidostomatidae										
<i>Lepidostoma aztecum</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Lepidostoma bakeri</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Lepidostoma catarina</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lepidostoma frontale</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0
<i>Lepidostoma zapoteca</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Leptoceridae										
<i>Nectopsyche dorsalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>Nectopsyche gemmoides</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	1
<i>Nectopsyche pavidata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oecetis disjuncta</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0
<i>Oecetis metlacensis</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Oecetis silviae</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Oecetis sordida</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Triaenodes flintorum</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Triaenodes oaxacensis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Odontoceridae										
<i>Marilia flexuosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
Philopotamidae										
<i>Chimarra acuta</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1
<i>Chimarra barrettae</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1
<i>Chimarra bicolor</i>	0	0	1	1	0	1	1	0	1	1
<i>Chimarra butleri</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
<i>Chimarra dentosa</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Chimarra cornuta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chimarra laguna</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>Chimarra oaxaca</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Chimarra ortiziana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chimarra pelaezi</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Chimarra ridleyi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Chimarra setosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Chimarra texana</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Wormaldia barbai</i>	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Wormaldia noveloi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Wormaldia palma</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0

Tabla 2. Continúa

Especies	Provincias biogeográficas									
	X	TAM	SMO	SME	FVT	CB	SMS	TBP	VER	TAC
<i>Wormaldia plana</i>	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0
<i>Wormaldia tarasca</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0
Polycentropodidae										
<i>Cernotina calcea</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Cernotina chiapaneca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Limnephilus tulatus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Polycentropus aliciae</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
<i>Polycentropus ariensis</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0
<i>Polycentropus aztecus</i>	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0
<i>Polycentropus casicus</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0
<i>Polycentropus mexicanus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Polycentropus mayanus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Polycentropus veracruzensis</i>	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0
<i>Polyplectopus carolae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Polyplectopus charlesi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Xiphocentronidae										
<i>Cnodocentron trilineatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Xiphocentron aureum</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Xiphocentron serestus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0

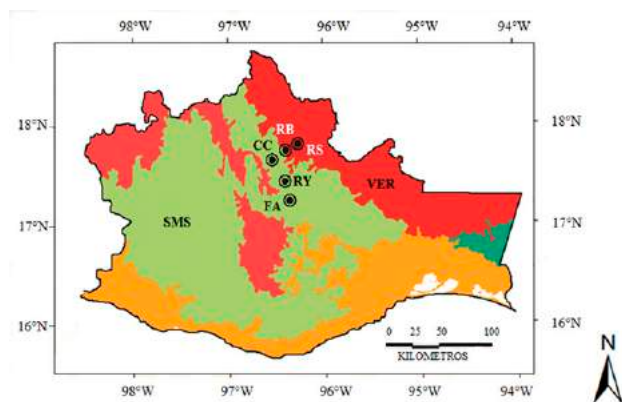


Figura 1. Localización geográfica de los 5 sitios de estudio en la Sierra de Juárez (círculos negros). RB: Río Bobo; RS: río Soyolapam, CC: cascadas de Comaltepec; RY: río Yegu-Iag-Lagu; FA: río Flor de Azahar. Provincias Sierra Madre del Sur (SMS) y Veracruzana (VER). Redibujado de Morrone et al. (2017).

Resultados

El análisis de la matriz original generó 2 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 206 pasos, índice de consistencia de 0.57 e índice de retención de 0.44. El árbol de consenso estricto fue de 209 pasos, índice de consistencia de 0.56 e índice de retención de 0.42 (fig. 3). Los 2 cladogramas igualmente parsimoniosos fueron muy similares, y solo difirieron en la posición de las provincias de la Faja Volcánica Transmexicana y de las Tierras Altas de Chiapas, respecto del clado que contiene a las provincias de la Sierra Madre del Sur y Veracruzana. En el primer cladograma, la Faja Volcánica Transmexicana es el grupo hermano de dicho clado, soportado por las especies *Hydropsyche toschiae* (Denning, 1965) y *Xiphocentron serestus* Schmid, 1982, mientras que en el segundo cladograma las Tierras Altas de Chiapas ocupan esta posición, pero sin sinapomorfías. El cladograma de consenso estricto presenta 2 componentes principales,



Figura 2. Provincias biogeográficas de México (modificado de Morrone et al., 2017): CAL: Californiana; BC: Baja California; SON: Sonora; DC: Desierto Chihuahuense; TAM: Tamaulipas; YUC: Península de Yucatán; SMO: Sierra Madre Occidental; SME: Sierra Madre Oriental; FVT: Faja Volcánica Transmexicana; CB: Cuenca del Balsas; SMS: Sierra Madre del Sur; TBP: Tierras Bajas del Pacífico; VER: Veracruzana; TAC: Tierras Altas de Chiapas.

el primero incluye a las provincias de la Sierra Madre Occidental, la Cuenca del Balsas y las Tierras Bajas del Pacífico; el segundo componente incluye a la provincia de Tamaulipas como grupo hermano de la mayoría de las provincias montañosas junto con la Veracruzana. En este último, la provincia de la Sierra Madre Oriental aparece como grupo hermano de un clado con relaciones no resueltas, que incluye a la Faja Volcánica Transmexicana, las Tierras Altas de Chiapas y al clado de las provincias de la Sierra Madre del Sur y la Veracruzana, soportado por 11 especies (tabla 3). El clado que contiene a las provincias

de la Sierra Madre del Sur y Veracruzana se seleccionó como el trazo generalizado I (fig. 4).

En el PAE-PCE, para el segundo análisis se eliminaron 11 especies de la matriz que resultaron sinapomorfias para el trazo generalizado I del primer análisis. Se obtuvieron 5 cladogramas igualmente parsimoniosos ($L = 187$, $CI = 0.57$, $RI = 0.45$) y en el cladograma de consenso estricto ($L = 209$, $CI = 0.51$, $RI = 0.30$; fig. 5), el clado que

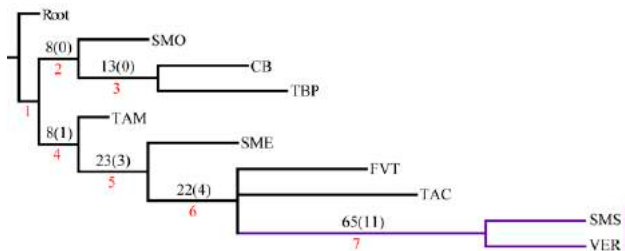


Figura 3. Cladograma de consenso estricto obtenido de 2 árboles igualmente parsimoniosos en el primer análisis PAE-PCE. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra morada identifica el trazo generalizado I.



Figura 4. Trazo generalizado I que incluye a las provincias Sierra Madre del Sur y Veracruzana. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

contiene a las provincias Veracruzana y Tierras Altas de Chiapas se representó como el trazo generalizado II (fig. 6). Del tercer análisis, se eliminaron 11 especies, se produjo un solo cladograma (L = 172, CI = 0.56, RI = 0.44; fig. 7) donde el clado que contiene a las provincias Tierras Bajas del Pacífico y Veracruzana, y el clado que contiene a las provincias Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur, se transformaron en los trazos generalizados III y IV (fig. 8). El cuarto análisis se realizó eliminando 7 especies, originó 4 cladogramas igualmente parsimoniosos (L = 160, CI = 0.56, RI = 0.44), en cuyo cladograma de consenso (L =

178, CI = 0.50, RI = 0.30; fig. 9), el clado mejor sustentado con 4 especies definió el trazo generalizado V que contiene a las provincias Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Tierras Altas de Chiapas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana (fig. 10). En un quinto análisis se eliminaron 4 especies, obteniendo así 3 árboles igualmente parsimoniosos (L = 149, CI = 0.57, RI = 0.44), en el cladograma de consenso estricto (L = 155, CI = 0.55, RI = 0.38; fig. 11), el clado que contiene a las provincias Cuenca del Balsas, Tierras Bajas del Pacífico, Tierras Altas de Chiapas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana se transformó en el trazo generalizado VI (fig. 12). Para el

Tabla 3

Trazos generalizados de Trichoptera de la Sierra de Juárez, Oaxaca, organizados por regiones y provincias, con las especies que los definen. Las abreviaturas de las provincias se especifican en la figura 2.

Trazos generalizados	Regiones	Provincias	Especies
I	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	SMS VER	<i>Helicopsyche tuxtlensis</i> , <i>Atopsyche japoda</i> , <i>Smicridea soyatepecana</i> , <i>Ithytrichia mexicana</i> , <i>Mayatrachia rualda</i> , <i>Metrichia circulatrix</i> , <i>Neotrichia tuxtla</i> , <i>Ochrotrichia stylata</i> , <i>Triaenodes flintorum</i> , <i>Marilia flexuosa</i> , <i>Chimarra setosa</i>
II	Neotropical	VER TAC	<i>Protophila liqua</i> , <i>P. resolda</i> , <i>P. rota</i> , <i>Cochliopsyche vazquezae</i> , <i>Smicridea lacanha</i> , <i>Costatrachia lodora</i> , <i>Hydroptila mexicana</i> , <i>H. misolha</i> , <i>Neotrichia exicoma</i> , <i>Zumatrachia filosa</i> , <i>Polycentropus mayanus</i>
III	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	TBP VER	<i>Helicopsyche damfi</i> , <i>Leptonema pinotepa</i> , <i>Anchitrichia spangleri</i> , <i>Ochrotrichia pacifica</i> , <i>Nectopsyche dorsalis</i>
IV	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	TAC VER SMS	<i>Lepidostoma bakeri</i> , <i>Polycentropus mexicanus</i>
V	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	SME FVT TAC SMS VER	<i>Atopsyche damfi</i> , <i>Oxyethira azteca</i> , <i>Lepidostoma frontale</i> , <i>Chimarra barrettae</i>
VI	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	CB TBP TAC VER SMS	<i>Protophila ixtala</i> , <i>Leptonema simulans mayanum</i> , <i>Chimarra dentosa</i>
VII	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	CB VER SMS	<i>Hydroptila arctia</i> , <i>Metrichia crenula</i> , <i>Wormaldia barbai</i>
VIII	Zona de Transición Mexicana y Neotropical	SMO SME CB TBP VER TAC FVT SMS	<i>Atopsyche calopta</i> , <i>A. majada</i> , <i>Plectropsyche hoogstraali</i> , <i>Chimarra acuta</i> , <i>C. bicolor</i> , <i>C. laguna</i>

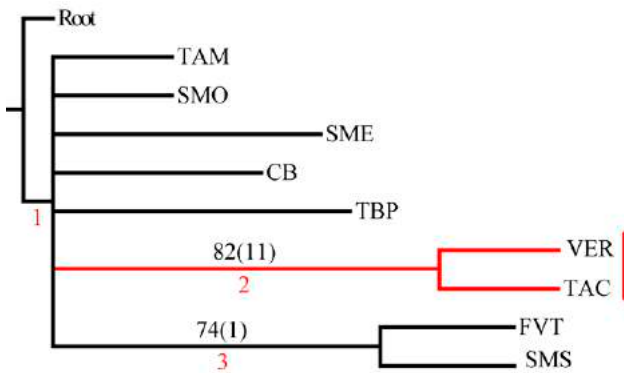


Figura 5. Cladograma de consenso estricto obtenido de 5 árboles igualmente parsimoniosos en el segundo análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra roja identifica el trazo generalizado II.



Figura 6. Trazo generalizado II que incluye a las provincias Veracruzana y Tierras Altas de Chiapas. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

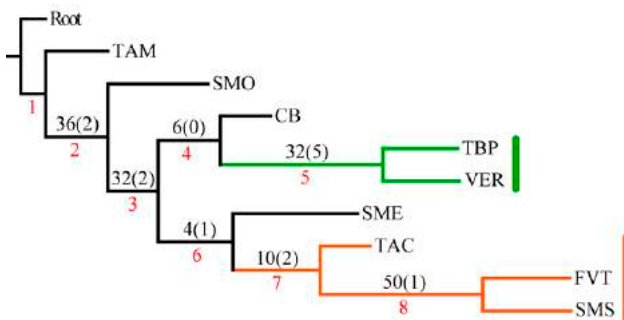


Figura 7. Cladograma más parsimonioso obtenido en el tercer análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra verde identifica el trazo generalizado III. La barra naranja identifica el trazo generalizado IV.

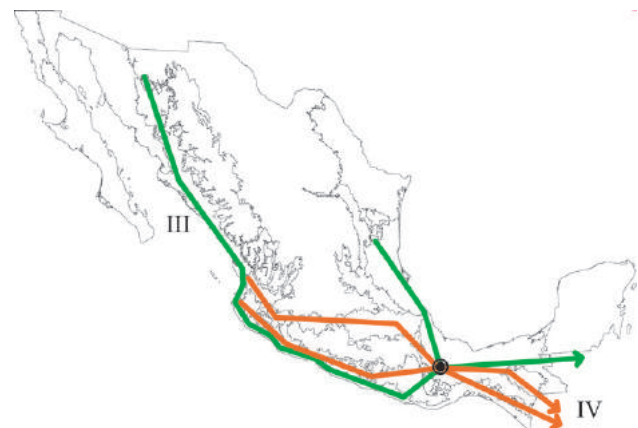


Figura 8. Trazo generalizado III que incluye a las provincias Tierras Bajas del Pacífico y Veracruzana, y trazo generalizado IV que contiene a las provincias Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

sexto análisis se eliminaron 3 especies y se produjo un solo cladograma ($L = 142$, $CI = 0.58$, $RI = 0.42$) (fig. 13), donde el clado que abarca a las provincias Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana se representó como el trazo generalizado VII (fig. 14). El séptimo análisis se realizó después de eliminar 3 especies, se generaron 4 árboles igualmente parsimoniosos ($L = 136$, $CI = 0.58$, $RI = 0.42$) y se construyó el cladograma de consenso estricto ($L = 156$, $CI = 0.51$, $RI = 0.21$; fig. 15) en el que el clado que contiene a las provincias Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Cuenca del Balsas, Tierras Bajas del Pacífico, Veracruzana, Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur, se interpretó como el trazo generalizado VIII (fig. 16).

Se llevó a cabo un octavo análisis eliminando 6 especies, se produjeron 4 árboles igualmente parsimoniosos ($L = 136$, $CI = 0.58$, $RI = 0.42$) y se construyó un cladograma de consenso estricto ($L = 120$, $CI = 0.61$, $RI = 0.40$). Sin embargo, las relaciones mostradas fueron soportadas únicamente por homoplasias o por una sola sinapomorfía, de manera que ya no se reconocieron trazos generalizados en este último análisis. Las especies de tricópteros que definieron cada trazo generalizado se listan en la tabla 3.

En este estudio se definió la Sierra de Juárez como un nodo panbiogeográfico por la superposición manual de los 8 trazos generalizados identificados (fig. 17).

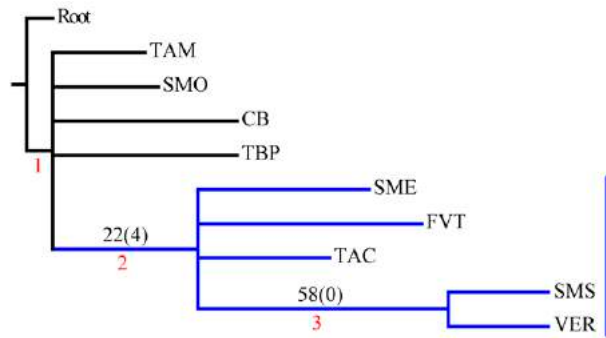


Figura 9. Cladograma de consenso estricto obtenido de 4 árboles igualmente parsimoniosos en el cuarto análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra azul identifica el trazo generalizado V.

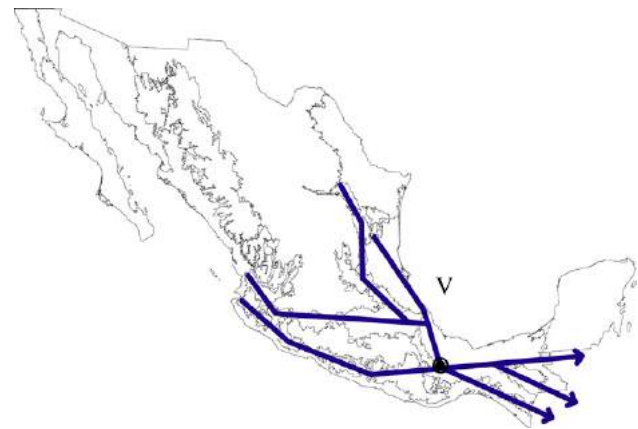


Figura 10. Trazo generalizado V que incluye a las provincias Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Tierras Altas de Chiapas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

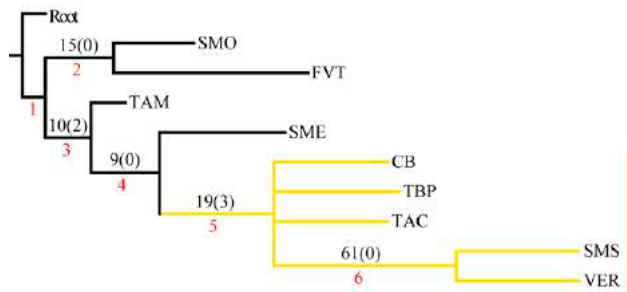


Figura 11. Cladograma de consenso estricto obtenido de 3 árboles igualmente parsimoniosos en el quinto análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra amarilla identifica el trazo generalizado VI.

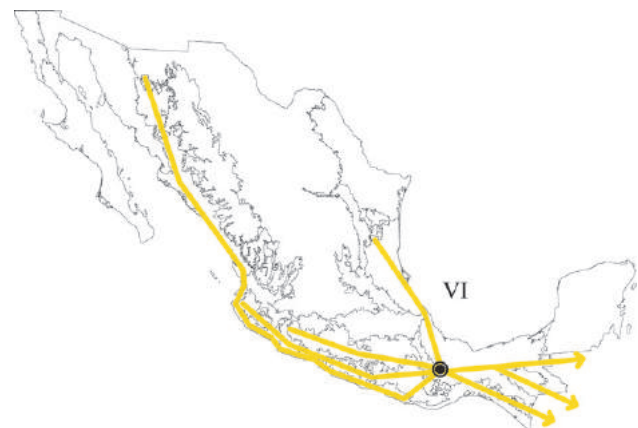


Figura 12. Trazo generalizado VI que incluye a las provincias Cuenca del Balsas, Tierras Bajas del Pacífico, Tierras Altas de Chiapas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

De las 120 especies de tricópteros registradas, 47 presentan registros solo en el territorio mexicano, es decir, 73 extienden su distribución más allá de las fronteras geopolíticas, ya sea hacia el norte o hacia el sur. Las especies endémicas de la provincia de la Sierra Madre del Sur son: *Phyllocus gomezi* (Razo-González, 2018), *Mortoniella falcicula* (Blahnik y Holzenthal, 2008), *Atopsyche pilcomayo* (Schmid, 1989), *Metrichia yavesia* (Bueno-Soria, 2002), *Ochrotrichia buenoi* (Razo-González, 2018), *O. yavesia* (Bueno-Soria y Holzenthal, 2004), *Lepidostoma catarina* (Bueno-Soria, Santiago-Fragoso y Barba-Álvarez, 2001), *L. zapoteca* (Razo-González, 2018), *Triaenodes oaxacensis* (Holzenthal y Andersen, 2004), *Chimarra oaxaca* (Blahnik, 1998) y *Wormaldia noveloi* (Razo-González, 2018). Las especies endémicas de la provincia Veracruzana son *Culoptila*

pararusia (Blahnik y Holzenthal, 2006), *Mortoniella mexicana* (Blahnik y Holzenthal, 2008), *Protophila spangleri* (Flint, 1967), *Smicridea dampfi* (Flint, 1974), *Byrsopteryx tabasquensis* (Bueno-Soria, Santiago-Fragoso y Barba-Álvarez, 2001), *Ochrotrichia yetla* (Bueno-Soria, 2009), *Chimarra cornuta* (Ross, 1959), *Cernotina chiapaneca* (Bueno-Soria, 2010), *Polyplectropus carolae* (Bueno-Soria, 1990) y *Cnodocentron trilineatum* (Mosely, 1934). Las especies endémicas de la Sierra de Juárez son *Phyllocus gomezi* (Razo-González, 2018), *Mortoniella falcicula* (Blahnik y Holzenthal, 2008), *Atopsyche pilcomayo* (Schmid, 1989), *Metrichia yavesia* (Bueno-

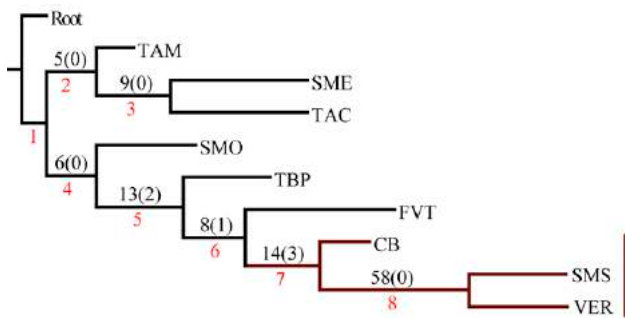


Figura 13. Cladograma más parsimonioso obtenido en el sexto análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra café identifica el trazo generalizado VII.



Figura 14. Trazo generalizado VII que incluye a las provincias Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

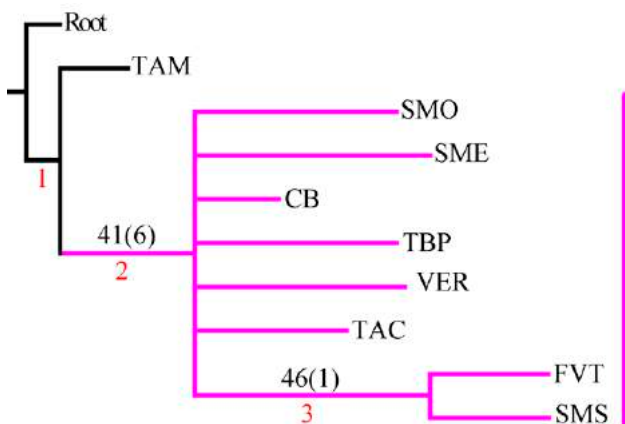


Figura 15. Cladograma de consenso estricto obtenido de 3 árboles igualmente parsimoniosos en el séptimo análisis. Los números sobre las ramas representan las sinapomorfias geográficas (el valor de soporte). El número en rojo es el número del nodo. La barra fucsia identifica el trazo generalizado VIII.



Figura 16. Trazo generalizado VIII que incluye a las provincias Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Cuenca del Balsas, Tierras Bajas del Pacífico, Veracruzana, Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur. El círculo negro representa a la Sierra de Juárez.

Soria, 2002), *Ochrotrichia buenoi* (Razo-González, 2018), *O. yavesia* (Bueno-Soria y Holzenthal, 2004), *O. yetla* (Bueno-Soria, 2009), *Lepidostoma catarina* (Bueno-Soria, Santiago-Fragoso y Barba-Álvarez, 2001), *L. zapoteca* (Razo-González, 2018), *Chimarra oaxaca* (Blahnik, 1998) y *Wormaldia noveloi* (Razo-González, 2018).

Discusión

Las 120 especies registradas en la Sierra de Juárez representan 24.6% de la riqueza nacional registrada, en una porción equivalente a 0.9% de la superficie del país.

Los trazos generalizados y el nodo identificado en este trabajo fortalecen la hipótesis que la Sierra de Juárez es un área muy compleja biogeográficamente hablando, al ubicarse en una zona de transición entre varias provincias, dado que en estas zonas ocurren eventos de hibridación biótica causados por cambios ecológicos e históricos que permiten la combinación de diferentes componentes bióticos (Morrone, 2004a).

Cuando se comparan nuestros resultados con estudios previos que han examinado las relaciones entre las provincias biogeográficas mexicanas, algunas similitudes son evidentes. Morrone et al. (1999) y Contreras-Medina

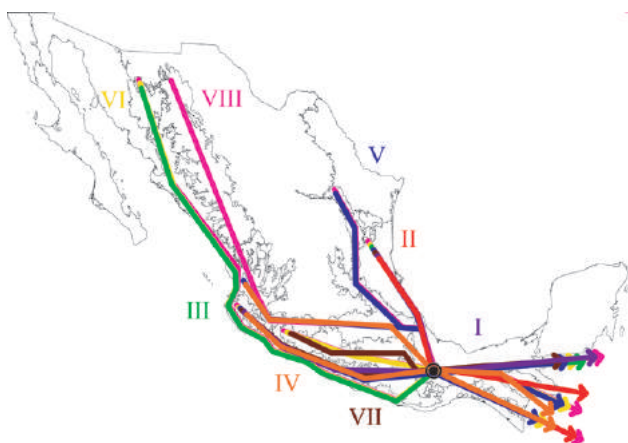


Figura 17. Trazos generalizados y nodo panbiogeográfico identificados en la Sierra de Juárez.

et al. (2007), con base en datos de distribución de aves, insectos y plantas, detectaron la segregación en 2 grupos principales, uno incluye a las provincias del norte del país y otro contiene a las provincias del centro y el sur de México. En este estudio tal segregación es evidente solo para el caso de la provincia de Tamaulipas, debido a que la mayoría de las provincias del norte del país cuentan con muy pocos o ningún registro de distribución de tricópteros. Respecto al segundo grupo, la posición de las provincias es variable, pero la relación entre la Sierra Madre del Sur y la Veracruzana se mantiene, como también se ha reportado en otros estudios (Corona y Morrone, 2005; Corona et al., 2007; García-Marmolejo et al., 2008; Morrone y Escalante, 2002; Morrone y Gutiérrez, 2005). De las especies de tricópteros que fungieron como sinapomorfias geográficas, 3 se distribuyen más allá de la frontera con los EUA, 16 son endémicas de México, y la gran mayoría presenta una distribución sureña, que en algunos casos se extiende hacia Centro y Sudamérica.

El análisis de la distribución geográfica de los tricópteros registrados en la Sierra de Juárez permitió identificar 8 trazos generalizados que ponen de manifiesto la naturaleza compleja de la región por la mezcla de especies que pertenecen a distintos componentes bióticos. En el trazo generalizado I se relacionan las provincias Veracruzana y de la Sierra Madre del Sur, patrón que se ha reconocido recurrentemente mediante el análisis de diversos taxones en otros estudios (Contreras-Medina et al., 2007; Corona y Morrone, 2005; Corona et al., 2007; García-Marmolejo et al., 2008; Morrone y Escalante, 2002; Morrone y Gutiérrez, 2005; Toledo et al., 2007). La relación entre la provincia de las Tierras Altas de Chiapas y la Veracruzana, observada en el trazo generalizado II,

ha sido evidenciada en trabajos que incluyen el análisis de varios taxones (Echeverry y Morrone, 2013; Morrone et al., 1999), coleópteros (Morrone y Márquez, 2001; Toledo et al., 2007), mamíferos (Escalante et al., 2005) y plantas (Contreras-Medina et al., 2007; Cué-Bär et al., 2006). Este trazo está sustentado por una mezcla de especies endémicas y de especies que se distribuyen en México y Centroamérica, mostrando un patrón de distribución que, aparentemente, corresponde con el componente biótico Mesoamericano de Morrone y Márquez (2003). El trazo generalizado III, que relaciona a las provincias Tierras Bajas del Pacífico y Veracruzana, coincide con el trazo Sudamericano de Contreras-Medina y Eliosa-León (2001) mediante el análisis de taxones tanto animales como vegetales; también es semejante a los trazos 14 y 15 de Corona y Morrone (2005, coleópteros), al trazo V de García-Marmolejo et al. (2008, mamíferos), y al trazo II de Maya-Martínez et al. (2011, mariposas), los cuales también pertenecen al componente Mesoamericano (Morrone y Márquez, 2003). Las relaciones entre las provincias Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre del Sur observadas en el trazo IV coinciden con el trazo “d” de Contreras-Medina et al. (2007); sin embargo, dicho trazo no incluye a las Tierras Altas de Chiapas. El trazo generalizado V, que relaciona a las provincias Sierra Madre Oriental, Faja Volcánica Transmexicana, Tierras Altas de Chiapas, Veracruzana y Sierra Madre del Sur, a pesar de presentar relaciones no resueltas, concuerda con el trazo generalizado 12 de Álvarez-Mondragón y Morrone (2004, aves); sin embargo, nuestro trazo incluye a las Tierras Altas de Chiapas en lugar de las Tierras Bajas del Pacífico. El trazo V también coincide con uno de los clados encontrados por Escalante et al. (2005) mediante el análisis de mamíferos y se ajusta al trazo 1 de Corona et al. (2007, bupréstidos), excepto que nuestro trazo también incluye a la Faja Volcánica Transmexicana. El trazo generalizado VI coincide con el trazo IV de García-Marmolejo et al. (2008) y con uno de los trazos encontrados por Echeverry y Morrone (2010), exceptuando que nuestro trazo no incluye a la provincia Faja Volcánica Transmexicana. El trazo generalizado VII, que asocia a la Cuenca del Balsas como grupo hermano del clado y que contiene a las provincias Sierra Madre del Sur y Veracruzana, representa un patrón que no se había registrado como tal en otros estudios. El trazo generalizado VIII es una muestra clara de la compleja historia biogeográfica de México, y particularmente de la Sierra de Juárez, al integrar a las provincias Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Cuenca del Balsas, Tierras Bajas del Pacífico, Veracruzana, Tierras Altas de Chiapas, Faja Volcánica Transmexicana y Sierra Madre

del Sur. Dicho trazo coincide con trazo el IV de García-Marmolejo et al. (2008), excepto que nuestro trazo no incluye a la provincia de Yucatán.

En estudios precedentes, la Sierra Madre Oriental, que solo aparece en los trazos generalizados V y VIII, se relaciona frecuentemente con las provincias del norte del país y con la Faja Volcánica Transmexicana (Escalante et al., 2005; Morrone y Escalante, 2002; Morrone y Gutiérrez, 2005; Morrone y Márquez, 2001; Morrone et al., 1999). Las relaciones reflejadas en los resultados obtenidos aquí pueden estar influenciadas por la naturaleza de la Sierra Madre Oriental que mediante el análisis de plantas (Luna et al., 1999), hongos (Cifuentes et al., 2004), coleópteros (Márquez y Morrone, 2003) y helechos (Sanginés-Franco et al., 2011) se ha definido como un área no natural.

Todos los trazos identificados involucran provincias de transición y neotropicales que se corresponden con los componentes Mesoamericano y Mexicano de Montaña (Morrone y Márquez, 2003). El componente Mesoamericano incluye a las provincias de las Tierras Bajas del Pacífico, las Tierras Altas de Chiapas y la Veracruzana; el componente Mexicano de Montaña comprende las provincias de la Sierra Madre Occidental, la Sierra Madre Oriental, la Faja Volcánica Transmexicana, la Cuenca del Balsas y la Sierra Madre del Sur, que conforman la Zona de Transición Mexicana, y que se caracterizan por albergar una alta diversidad resultado de los procesos de especiación que se llevaron a cabo a partir de la hibridación de las regiones Neártica y Neotropical. Cabe señalar que en nuestro estudio solo se presentaron registros de distribución de tricópteros en la subprovincia Oriental de la Sierra Madre del Sur y que las especies endémicas de esta provincia pertenecen al distrito Altiplanicie Oaxaqueña, lo cual coincide con la riqueza alta y los numerosos endemismos reportados por Morrone (2017) para esta zona.

Los nodos son áreas complejas en donde 2 o más trazos generalizados se superponen o convergen, ellos se interpretan como zonas de convergencia tectónica y/o biótica (Morrone, 2004b). El nodo obtenido para los tricópteros en la Sierra de Juárez concuerda con los patrones de distribución observados en otros estudios. Coincide con el nodo Sierra de Juárez de Márquez y Morrone (2003, coleópteros estafilínidos), el nodo Oaxaca norte de Álvarez-Mondragón y Morrone (2004, aves), el nodo Sierra Madre de Oaxaca de Escalante et al. (2004, 2018, mamíferos), el nodo C de Corona y Morrone (2005, coleópteros buprestidos), los nodos 2 y 3 de Márquez y Asiain (2006, estafilínidos) y el nodo 5 de González et al. (2017, hongos), poniendo en evidencia la mezcla de elementos pertenecientes a diferentes taxones y componentes bióticos, no solo en la dimensión horizontal

(latitudinal) del espacio, sino también en la vertical (altitudinal) como se pudo observar en nuestro estudio.

Los trazos generalizados identificados en este trabajo mediante el análisis de los patrones de distribución de los tricópteros de la Sierra de Juárez han sido reconocidos previamente como áreas de endemismo aplicando el PAE con un enfoque panbiogeográfico, para diferentes taxones (Contreras-Medina et al., 2007; Echeverry y Morrone, 2010; Escalante et al., 2005; Toledo et al., 2007). Los resultados aquí reportados integran patrones encontrados en múltiples trabajos, con una amplia variedad de taxones; sin embargo, también se reconocieron nuevos patrones no reportados con anterioridad. Todo ello es evidencia de la enorme complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez que, a pesar de ser un área pequeña, en comparación con otras áreas, reviste una gran importancia tanto en términos ecológicos como evolutivos. Comparando los trazos generalizados obtenidos se observa que 4 de ellos relacionan a la provincia Veracruzana con la provincia de la Sierra Madre del Sur, esta relación se muestra especialmente estrecha en el trazo generalizado I, el cual está sustentado por la distribución congruente de 11 especies. En el caso del trazo generalizado II la provincia Veracruzana se relaciona cercanamente con las Tierras Altas de Chiapas. Lo anterior indica la gran importancia que la provincia Veracruzana tiene para la distribución de los tricópteros en México, ya que dicha provincia recorre buena parte del país en sentido norte-sur y entra en contacto con varias provincias biogeográficas en su límite occidental. Nuestro análisis fortalece la premisa de que las montañas de la Zona de Transición Mexicana forman parte de un área compleja que exhibe una riqueza alta y eventos de especiación que se han confirmado en diversos estudios con diferentes taxones tanto animales como vegetales. Asimismo, la identificación de un nodo en la Sierra de Juárez en donde se superponen y convergen múltiples trazos generalizados, no solo de tricópteros sino de otros muchos taxones, demuestra la evolución activa que ocurre en esta región y la importancia que las montañas de Oaxaca y Guerrero tienen para los eventos de vicarianza que han ocurrido en la fauna de linajes mesoamericanos (Halfpeter, 2003).

Para discernir los patrones de distribución (sensu Halfpeter, 2003) de los tricópteros, queda un largo camino por recorrer, ya que hasta el momento no hay una hipótesis estable de las relaciones filogenéticas entre los subórdenes y dentro de algunas superfamilias. Existen al menos 2 filogenias, que son las mejor soportadas, pero que discrepan significativamente en cuanto a la conformación de los subórdenes de Trichoptera (ver Malm et al., 2013; Thomas et al., 2020), lo cual puede ser una fuente importante de

error al momento de estudiar la biogeografía histórica de los tricópteros. Otro factor a considerar es el vacío de información que existe en muchas áreas geográficas de México, por ejemplo, para las provincias Californiana y de Yucatán, donde no hay registros, debido probablemente al esfuerzo de muestreo desigual que se ha realizado hasta ahora, más que por la ausencia real de tricópteros en esas zonas, todo ello aunado a la carencia de especialistas y de investigaciones que aborden de manera sistemática la diversidad de tricópteros en el país.

En términos de la conservación, la Sierra de Juárez se incluye en la Región Terrestre Prioritaria para la Conservación Sierras del norte de Oaxaca-Mixe, la cual ostenta un alto valor para la conservación por los servicios ambientales que provee (Arriaga et al., 2000) y forma parte del Área de Importancia para la Conservación de las Aves Sierra Norte de Oaxaca. También cabe destacar el esfuerzo de varias comunidades indígenas en la creación de áreas destinadas voluntariamente a la conservación (ADVC), las cuales son áreas naturales de carácter federal certificadas por la Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas y que son manejadas por las mismas comunidades. En la Sierra de Juárez se encuentran 14 ADVC, que abarcan 26.5% de su superficie y que en su mayoría se encuentran adyacentes, permitiendo la interconexión de un mosaico de diferentes tipos de vegetación (Conanp, 2020). En este contexto, consideramos que el nodo localizado en la Sierra de Juárez es particularmente importante para la conservación, debido a que presenta una alta riqueza de especies en diferentes grupos biológicos que pertenecen a diferentes componentes bióticos, y es necesaria la creación de áreas naturales protegidas de mayor calibre que las ADVC, como una Reserva de la Biosfera que abarquen esta región.

Agradecimientos

La primera autora agradece a José Antonio Gómez-Anaya (INECOL A.C.) por su apoyo durante el trabajo de campo; a José Arturo Casasola González (Universidad de la Sierra Juárez) por las facilidades para el trabajo de gabinete en el Instituto de Estudios Ambientales; a Joaquín Bueno-Soria y Rafael Barba Álvarez (Universidad Nacional Autónoma de México) por su asistencia para la identificación de Trichoptera. A las autoridades de Santiago Comaltepec, San Martín Soyolapam, San Juan Tepanzacoalco, La Esperanza, Santiago Cuasimulco, Santiago Laxopa y Santa Cartarina Lachatao por proporcionar acceso a sus tierras. Agradecemos los valiosos comentarios de dos revisores anónimos. Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma

de México, por el apoyo financiero otorgado a MRG mediante una beca doctoral de Conacyt (326085).

Referencias

- Álvarez-Mondragón, E. y Morrone, J. J. (2004). Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*, 29, 112–120.
- Arriaga, L., Espinoza-Rodríguez, J. M., Aguilar-Zúñiga, C., Martínez-Romero, E., Gómez-Mendoza, L. y Loa, E. (Coord.). (2000). *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Ciudad de México: Conabio. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.118644>
- Banks, N. (1900). New genera and species of Nearctic neuropteroid insects. *Transactions of the American Entomological Society*, 26, 239–259.
- Banks, N. (1901). A list of neuropteroid insects from Mexico. *Transactions of the American Entomological Society*, 27, 361–372.
- Barba-Álvarez, R. y Bueno-Soria, J. (2005). New species of the genus *Polycentropus* (Trichoptera: Polycentropodidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 107, 663–670.
- Barba-Álvarez, R., Bueno-Soria, J. y Santiago-Fragoso, S. (2002). The caddisfly fauna of the Temazcalapa river, Guerrero, México. En W. Mey (Ed.), *Proceedings of the Xth International Symposium on Trichoptera* (pp. 317–322). Potsdam, Alemania: The Caddis Press.
- Blahnik, R. J. (1998). A revision of the Neotropical species of the genus *Chimarra*, subgenus *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae). *Memories of the American Entomological Institute*, 59, 1–318.
- Blahnik, R. J. y Holzenthal, R. W. (2004). Collection and curation of Trichoptera, with emphasis on pinned material. *Nectopsyche, Neotropical Trichoptera Newsletter*, 1, Suppl., 8–22.
- Blahnik, R. J. y Holzenthal, R. W. (2006). Revision of the genus *Culoptila* (Trichoptera: Glossosomatidae). *Zootaxa*, 1233, 1–52. <http://doi.org/10.5281/zenodo.172764>
- Blahnik, R. J. y Holzenthal, R. W. (2008). Revision of the Mexican and Central American species of *Mortoniella* (Trichoptera: Glossosomatidae: Protoptilinae). *Zootaxa*, 1711, 1–72. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1711.1.1>
- Blahnik, R. J. y Holzenthal, R. W. (2014). Review and redescription of the species in the *Oecetis avara* group, with the description of 15 new species (Trichoptera, Leptoceridae). *Zookeys*, 376, 1–83. <https://doi.org/10.3897/zookeys.376.6047>
- Bueno-Soria, J. (1981). Estudios en insectos acuáticos de México I. Trichoptera (Lepticeridae). Cinco nuevas especies de *Oecetis* McLachlan. *Folia Entomológica Mexicana*, 49, 103–120.
- Bueno-Soria, J. (1983). Five new species of caddisflies (Trichoptera) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 85, 450–455.

- Bueno-Soria, J. (1984). Estudios en insectos acuáticos II: revisión para México y Centroamérica del género *Hydroptila* Dalman (Trichoptera: Hydroptilidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 59, 79–138.
- Bueno-Soria, J. (1985). Estudios en insectos acuáticos III: cinco nuevas especies de *Chimarra* Stephens (1829) de México y Centro América (Trichoptera: Philopotamidae). *Folia Entomologica Mexicana*, 63, 13–23.
- Bueno-Soria, J. (1986). Estudios en insectos acuáticos VI: cinco nuevas especies de tricópteros de México y Costa Rica (Trichoptera: Hydropsychidae). *Folia Entomologica Mexicana*, 68, 53–65.
- Bueno-Soria, J. (1990). Estudios en insectos acuáticos VIII. Revisión para México y Centroamérica del género *Polyplectropus* Ulmer (Trichoptera: Polycentropodidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 61, 357–404.
- Bueno-Soria, J. (1999). Studies in aquatic insects XV: new species of *Neotrichia* and first record of *Oxyethira hilosa* (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico. *Entomological News*, 110, 113–117.
- Bueno-Soria, J. (2002). The genus *Metrichia* Ross (Trichoptera: Hydroptilidae) from México. *Transactions of the American Entomological Society*, 128, 223–243.
- Bueno-Soria, J. (2009). A review of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Central America. *Transactions of the Entomological Society*, 135, 59–160. <https://doi.org/10.3157/061.135.0202>
- Bueno-Soria, J. (2010). Some new Trichoptera (Glossosomatidae, Hydroptilidae, Hydropsychidae and Polycentropodidae) from Mexico. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 112, 22–31. <https://doi.org/10.4289/0013-8797-112.1.22>
- Bueno-Soria, J. y Barba-Álvarez, R. (1992). *Entomofauna (insectos acuáticos): biogeografía*. México D.F.: Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México/ Atlas Nacional de México/ Naturaleza, IV.8.5.
- Bueno-Soria J. y Barba-Álvarez, R. (2011). Trichoptera de Chiapas. En F. Álvarez (Ed.), *Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica* (pp. 345–362). Ciudad de México: Instituto de Biología, UNAM.
- Bueno-Soria, J. y Barba-Álvarez, R. (2015). New species of *Plectropsyche* Ross, 1947 (Trichoptera: Hydropsychidae: Hydropsychiane). *Zootaxa*, 4040, 421–432. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4040.4.2>
- Bueno-Soria, J. y Hamilton, S.W. (1986). Estudios en insectos acuáticos VI: cinco especies nuevas de tricópteros de México (Trichoptera: Polycentropodidae; Hydroptilidae; Hydropsychidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 57, 299–310.
- Bueno-Soria, J. y Holzenthal, R. W. (1986). Estudios en insectos acuáticos V: Descripción de tres nuevas especies de tricópteros de México (Trichoptera: Philopotamidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología*, 57, 137–144.
- Bueno-Soria, J. y Holzenthal, R. W. (2004). New species of the genus *Ochrotrichia* Mosely (Trichoptera: Hydroptilidae) from Mexico and Panama. *Transactions of the American Entomological Society*, 130, 245–269.
- Bueno-Soria, J. y Santiago-Fragoso, S. (1996). Studies in aquatic insects X: Descriptions of five new species of the genus *Culoptila* Mosely (Trichoptera: Glossosomatidae) from Mexico. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 109, 446–452.
- Bueno-Soria, J., Morrone, J. J. y Barba-Álvarez, R. (2005). Trichoptera of Arroyo Las Flores, Tabasco, Mexico, and their biogeographic affinities. En K. Tanida y A. Rossiter (Eds.), *Proceedings of the XIth International Symposium on Trichoptera* (pp. 73–76). Kanagawa, Japón: Tokai University Press.
- Bueno-Soria, J., Morrone, J. J. y Barba-Álvarez, R. (2007). Trichoptera of the Sierra Tarahumara, Chihuahua, México. En J. Bueno-Soria, R. Barba-Álvarez y B. Armitage (Eds.), *Proceedings of the XIIIth International Symposium on Trichoptera* (pp. 31–34). México D.F.: The Caddis Press.
- Bueno-Soria, J., Santiago-Fragoso, S. y Barba-Álvarez, R. (2001). Studies in aquatic insects, XVIII: new species and new record of caddisflies (Trichoptera) from Mexico. *Entomological News*, 112, 145–158.
- Cifuentes, J., Villegas, M., García-Sandoval, R., Vidal-Gaona, G., Sierra, S., Valenzuela-Garza, R. et al. (2004). Distribución de macromicetos: Una aproximación al análisis de áreas de endemismos. En I. Luna-Vega, J. J. Morrone y D. Espinosa (Eds.), *Biogeografía de la Sierra Madre Oriental* (pp. 355–374). México D.F.: Conabio/ UNAM.
- Conanp (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). (2020). *Listado de áreas destinadas voluntariamente a la conservación*. Recuperado el 19 agosto, 2020 de: <https://advc.conanp.gob.mx/listado-de-advc/>
- Contreras-Medina, R. y Eliosa-León, H. (2001). Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (pp. 197–211) México D.F.: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Contreras-Medina, R., Luna, I. y Morrone, J. J. (2007). Application of parsimony analysis of endemicity to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 405–417. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00844.x>
- Corona, A. Ma. y Morrone, J. J. (2005). Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 41, 37–41.
- Corona, A. M., Toledo, V. H. y Morrone, J. J. (2007). Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, 34, 1008–1015. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2006.01666.x>
- Craw, R. C., Grehan, J. R. y Heads, M. J. (1999). *Panbiogeography: tracking the history of Life*. New York: Oxford University Press.

- Cué-Bär, E. M., Villaseñor, J. L., Morrone J. J. e Ibarra-Manríquez, G. (2006). Identifying priority areas for conservation in Mexican tropical deciduous forest based on tree species. *Interciencia*, 31, 712–719.
- de Moor, F. C. e Ivanov, V. D. (2008). Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. *Hidrobiologia*, 595, 393–407. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9113-2>
- Denning, D. G. (1941). Descriptions of three new species of Mexican *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae). *Entomological News*, 52, 82–85.
- Denning, D. G. (1952). Descriptions of several new species of caddisflies. *The Canadian Entomologist*, 84, 17–22. <https://doi.org/10.4039/Ent8417-1>
- Denning, D. G. (1965). New Hydropsychidae (Trichoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 38, 75–84.
- Denning, D. G. (1968). New species and notes of western Trichoptera. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 41, 63–69.
- Denning, D. G. y Blickle, R. L. (1979). New species of *Helicopsyche* (Trichoptera: Helicopsychidae). *Pan Pacific Entomologist*, 55, 27–33.
- Denning, D. G. y Sykora, J. (1966). New North American Trichoptera. *The Canadian Entomologist*, 98, 1219–1226. <https://doi.org/10.4039/Ent981219-11>
- Echeverry, A. y Morrone, J. J. (2010). Parsimony analysis of endemism as a panbiogeographical tool: an analysis of Caribbean plant taxa. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101, 961–976. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01535.x>
- Echeverry, A. y Morrone, J. J. (2013). Generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean. *Journal of Biogeography*, 40, 1619–1637. <http://doi.org/10.1111/jbi.12117>
- Escalante, T., Noguera-Urbano, E. A. y Corona, W. (2018). Track analysis of the Nearctic region: identifying complex areas with mammals. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 56, 466–477. <https://doi.org/10.1111/jzs.12211>
- Escalante, T., Rodríguez, G. y Morrone, J. J. (2004). The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83, 327–339. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2004.00386.x>
- Escalante, T., Rodríguez, G. y Morrone, J. J. (2005). Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76, 199–205. <http://dx.doi.org/10.22201/ib.20078706e.2005.002.304>
- Flint, O. S. Jr. (1965). New species of Trichoptera from the United States. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 67, 168–176.
- Flint, O. S. Jr. (1967). Studies of Neotropical caddisflies, IV: new species from Mexico and Central America. *Proceedings of the United States National Museum*, 123, 1–24. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.123-3608.1>
- Flint, O. S. Jr. (1970). Studies of Neotropical caddisflies X: *Leucotrichia* and related genera from North and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 60, 1–64. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.60>
- Flint, O. S. Jr. (1971). Studies of Neotropical caddisflies, XI: the genus *Rhyacopsyche* in Central America (Hydroptilidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 46, 515–526.
- Flint, O. S. Jr. (1972). Studies of Neotropical caddisflies, XIII: the genus *Ochrotrichia* from Mexico and Central America (Trichoptera: Hydroptilidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 118, 1–28. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.118>
- Flint, O. S. Jr. (1974). Studies of Neotropical caddisflies XVII: the genus *Smicridea* from North and Central America (Trichoptera: Hydropsychidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 167, 1–65. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.167>
- Flint, O. S. Jr. (1981). Studies of Neotropical caddisflies, XXVIII: the Trichoptera of the Río Limón Basin, Venezuela. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 330, 1–61. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.330>
- Flint, O. S. Jr. (1985). Studies of Neotropical caddisflies, XXXVI: the genus *Cochliopsyche* in Middle America (Trichoptera: Helicopsychidae). *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, 56, 213–216.
- Flint, O. S. Jr. (1991). Studies of Neotropical caddisflies, XLV: the taxonomy, phenology and faunistics of the Trichoptera of Antioquia, Colombia. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 520, 1–113. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.520>
- Flint, O. S. Jr. (1998). Studies of Neotropical caddisflies, LIII: a taxonomic revision of the subgenus *Curgia* of the genus *Chimarra* (Trichoptera: Philopotamidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 594, 1–131. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.594>
- Flint, O. S. Jr. y Bueno-Soria, J. (1977). Studies of Neotropical caddisflies, XXI: the genus *Lepidostoma* (Trichoptera: Lepidostomatidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 90, 375–387.
- Flint, O. S. Jr., McAlpine, J. F. y Ross, H. H. (1987). A revision of the genus *Leptonema* Guérin (Trichoptera: Hydropsychidae: Macronematinae). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 450, 1–193. <https://doi.org/10.5479/si.00810282.450>
- García-Barros, E., Guerra, P., Lucíañez, M. J., Cano, J. M., Munguira, M. L., Moreno, J. C. et al. (2002). Parsimony analysis of endemism and its application to animal and plant geographical distributions in the Ibero-Balearic region (western Mediterranean). *Journal of Biogeography*, 29, 109–124. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00653.x>
- García-Marmolejo, G., Escalante, T. y Morrone, J. J. (2008). Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical*, 15, 41–65.
- Goloboff, P. 1999. NONA, versión 2.0. Publicado por el autor, Tucumán.
- González, A., Contreras, R., Espinosa, D. y Luna, I. (2017). Track analysis of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in

- Mexico. *Phytotaxa*, 316, 22–38. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.316.1.2>
- Hagen, H. (1861). Synopsis of the Neuroptera of North America with a list of the South American species, *Smithsonian Institution Miscellaneous Collections*, 4, 1–347. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.60275>
- Halffter, G. (2003). Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En J. J. Morrone y Llorente, J. (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (pp. 87–97). Ciudad de México: Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Harris, S. C. y Contreras-Ramos, A. (1989). *Ithytrichia mexicana* (Trichoptera: Hydroptilidae), a new species of caddisfly from Mexico. *Entomological News*, 100, 176–178.
- Holzenthal, R. W. (1988). Catálogo sistemático de los tricópteros de Costa Rica. *Brenesia*, 29, 51–83.
- Holzenthal, R. W. (1995). The caddisfly genus *Nectopsyche*: new gemma group species from Costa Rica and the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae). *Journal of the North American Benthological Society*, 14, 61–83. <https://doi.org/10.2307/1467725>
- Holzenthal, R. W. y Andersen, T. (2004). The caddisfly genus *Triaenodes* in the Neotropics (Trichoptera: Leptoceridae). *Zootaxa*, 511, 1–80. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.511.1.1>
- Holzenthal, R. W. y Harris, S. C. (1992). Hydroptilidae (Trichoptera) of Costa Rica: the genus *Oxyethira* Eaton. *Journal of the New York Entomological Society*, 100, 155–177.
- Holzenthal, R. W., Blahnik, R. J., Prather, A. L. y Kjer, K. M. (2007). Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), caddisflies. *Zootaxa*, 1668, 639–698. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1668.1.29>
- Houghton, D.C., Berry, E.A., Gilchrist, A., Thompson, J. y Nussbaum, M. A. (2011). Biological changes along the continuum of an agricultural stream: influence of a small terrestrial preserve and use of adult caddisflies in biomonitoring. *Journal of Freshwater Ecology*, 26, 381–397. <https://doi.org/10.1080/02705060.2011.563513>
- Johanson, K. A. (2002). Systematic revision of American *Helicopsyche* of the subgenus *Feropsyche* (Trichoptera: Helicopsychidae). *Entomologica Scandinavia*, 60, 1–144.
- León-Paniagua, L. y Morrone, J. J. (2009). Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *Journal of Biogeography*, 36, 1939–1944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699-2009-02134.x>
- Luna, I., Alcántara, O., Espinosa, D. y Morrone, J. J. (1999). Historical relationship of the Mexican cloud forests; a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26, 1299–1305. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.199.00361.x>
- Luna, I., Alcántara, O., Morrone, J. J. y Espinosa, D. (2000). Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Diversity and Distributions*, 6, 137–143. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642-2000.00079.x>
- Mackay, R. J. y Wiggins, G.B. (1979). Ecological diversity in Trichoptera, *Annual Review of Entomology*, 24, 185–208. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.24.010179.001153>
- Malm, T., Johanson, K. A. y Wahlberg, N. (2013). The evolutionary history of Trichoptera (Insecta): a case of successful adaptation to life in freshwater. *Systematic Entomology*, 38, 459–473. <https://doi.org/10.1111/syen.12016>
- Márquez, J. y Asiain, J. (2006). Patrones de distribución de la familia Staphylinidae (Coleoptera). En J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana* (pp. 157–236). Ciudad de México: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Márquez, J. y Morrone, J. J. (2003). Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana*, 90, 15–25.
- Maya-Martínez, A., Schmitter-Soto, J. J. y Pozo, C. (2011). Panbiogeography of the Yucatan peninsula based on Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Florida Entomologist*, 94, 527–533.
- Morrone, J. J. (1994). On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43, 438–441. <https://doi.org/10.1093/sysbio/43.3.438>
- Morrone, J. J. (2004a). Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia*, 48, 149–162. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262004000200001>
- Morrone, J. J. (2004b). *Homología biogeográfica. Las coordenadas espaciales de la vida*. Cuadernos del Instituto de Biología 37. México D.F.: Instituto de Biología, UNAM.
- Morrone, J. J. (2017). Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 710–714. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2017.07.012>
- Morrone, J. J. (2019). Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90, 1–68. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2019.90.2980>
- Morrone, J. J. y Escalante, T. (2002). Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican terrestrial mammals at different area units: when size matters. *Journal of Biogeography*, 29, 1095–1104. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00753.x>
- Morrone, J. J. y Gutiérrez, A. (2005). Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? *Journal of Biogeography*, 32, 1315–1325. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01285.x>
- Morrone, J.J. y Márquez, J. (2001). Halffter's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography* 28, 635–650. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00571.x>
- Morrone, J. J. y Márquez, J. (2003). Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la*

- biogeografía* (pp. 217–220). Ciudad de México: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J. y Márquez, J. (2008). Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. *Acta Zoológica Mexicana*, 24, 15–41. <https://doi.org/10.21829/azm.2008.241613>
- Morrone, J. J., Escalante, T. y Rodríguez-Tapia, G. (2017). Mexican biogeographic provinces: map and shapefiles. *Zootaxa*, 4277, 277–279. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4277.2.8>
- Morrone, J. J., Espinosa, D., Aguilar, C. y Llorente, J. (1999). Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemismity based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist*, 44, 507–514. <https://doi.org/10.2307/3672351>
- Mosely, M. E. (1934). New exotic Hydroptilidae. *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 82, 137–163. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1934.tb00031.x>
- Mosely, M. E. (1937). Mexican Hydroptilidae (Trichoptera). *Transactions of the Royal Entomological Society of London*, 86, 151–190. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.1937.tb00242.x>
- Mosely, M. E. (1954). The *Protoptila* group of the Glossosomatinae (Trichoptera: Rhyacophilidae). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*. *Entomology*, 3, 317–346. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.1056>
- Moulton, S. R. y Harris, S. C. (1997). New species southwestern Nearctic microcaddisflies (Trichoptera: Hydroptilidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 99, 494–501.
- Muñoz-Quesada, J. F. y Holzenthal, R. W. (2015). Revision of the Neotropical species of the caddisfly genus *Wormaldia* McLachlan (Trichoptera: Philopotamidae). *Zootaxa*, 3998, 1–138. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3998.1.1>
- Nixon K. C. (2002). WinClada, v 1.00.08. University of Ithaca, New York.
- Oláh, J. y Johanson, K. A. (2011). New Neotropical Hydroptilidae (Trichoptera). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 103, 117–255.
- Oláh, J. y Johanson, K. A. (2012). Description of new species in the Leucotrichiinae tribe (Trichoptera: Hydroptilidae). *Annales Historico-Naturales Musei Nationalis Hungarici*, 104, 131–213. <https://doi.org/10.1155/2012/916718>
- Razo-González, M. (2018). Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New species, new geographical records, and checklist. *Zootaxa*, 4388, 22–40. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4388.1.2>
- Razo-González, M., Cataño-Meneses, G., Novelo-Gutiérrez, R. y Márquez, J. (2020). Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Aquatic Insects*, 41, 339–355. <https://doi.org/10.1080/01650424.2020.1797818>
- Rojas-Ascencio, A., Bueno-Soria, J. y Gavilón-Rojas, R. (2002). Trichoptera from Arroyo Colorado, Municipality of Temascaltepec, State of Mexico, Mexico. *Nova Supplementa Entomologica (Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera)*, 15, 375–378.
- Rosen, B. R. (1988). From fossils to earth history: applied historical biogeography. En A. A. Myers y P. S. Giller (Eds.), *Analytical biogeography, Vol. 1* (pp. 437–481). Londres: Chapman y Hall.
- Ross, H. H. (1947). Descriptions and records of North American Trichoptera, with synoptic notes. *Transactions of the American Entomological Society*, 73, 125–168.
- Ross, H. H. (1948). Notes and descriptions of Nearctic Hydroptilidae (Trichoptera). *Journal of the Washington Academy of Sciences*, 38, 201–206.
- Ross, H. H. (1951). The Trichoptera of Lower California. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 27, 65–76.
- Ross, H. H. (1956). *Evolution and classification of the mountain caddisflies*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press.
- Ross, H. H. (1959). New species of *Chimarra* from Mexico and Central America (Trichoptera: Philopotamidae). *Entomological News*, 70, 169–178.
- Ross, H. H. y King, E.W. (1952). Biogeographic and taxonomic studies in *Atopsyche* (Trichoptera, Rhyacophilidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 45, 177–204. <https://doi.org/10.1093/aesa/45.2.177>
- Sanginés-Franco, C., Luna-Vega, I., Alcántara, O. y Contreras-Medina, R. (2011). Distributional patterns and biogeographic analysis of ferns in the Sierra Madre Oriental, Mexico. *American Fern Journal*, 101, 81–104. <https://doi.org/10.1640/0002-8444-101.2.81>
- Schmid, F. (1982). La famille des Xiphocentronides (Trichoptera: Annulipalpia). *Memories de la Societé Entomologique du Canada*, 121, 1–127. <https://doi.org/10.4039/entm114122fv>
- Schmid, F. (1989). Les Hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 59, 1–154.
- Smith, A. B. (1992). Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 93, 263–276. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(92\)90086-k](https://doi.org/10.1016/0031-0182(92)90086-k)
- Thomas, J. A., Frandsen, P. B., Prendini, E., Zhou, X. y Holzenthal, R. W. (2020). A multigene phylogeny and timeline for Trichoptera (Insecta). *Systematic Entomology*, 45, 670–686. <https://doi.org/10.1111/syen.12422>
- Thompson, R. E. y Holzenthal, R. W. (2015). A revision of the Neotropical caddisfly genus *Leucotrichia* Mosely, 1934 (Hydroptilidae: Leucotrichiinae). *Zookeys*, 499, 1–100. <https://doi.org/10.3897/zookeys.499.8360>
- Toledo, V. H., Corona, A. M. y Morrone, J. J. (2007). Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta, Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 5, 131–137. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262007000200002>
- Torres-Colín, R. (2004). Tipos de vegetación. En A. J. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 105–117). Ciudad de México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ World Wildlife Fund.

- Trejo, I. (2004). Clima. En A. J. García-Mendoza, Ordoñez, M. J. y Briones-Salas, M. (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca* (pp. 67–85). Ciudad de México, México: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund.
- Weaver, J. S., III. (1988). A synopsis of the North American Lepidostomatidae (Trichoptera). *Contributions of the American Entomological Institute*, 24, 1–141.
- Wiggins, G. B. (1996). *Larvae of the North American Caddisfly genera (Trichoptera)*. Toronto, Canadá: University of Toronto Press.

Discusión general

Siendo este el primer trabajo en el que se evalúa la diversidad de tricópteros a partir de su sistemática, ecología y biogeografía, podemos entender, a grandes rasgos, los factores que modelan sus ensamblajes, tanto en el espacio como en el tiempo, en la Sierra de Juárez. De acuerdo con los resultados, podemos sugerir que la temperatura es una de las variables ambientales con mayor importancia, y que tanto la posición, como la orientación geográfica de la Sierra favorecen la gran diversidad que resguarda.

Se sabe que Oaxaca, Veracruz y Chiapas, son estados que concentran un porcentaje importante de la biodiversidad en México (Koleff y Soberón, 2008). Los tricópteros también se ajustan a este patrón, ya que los estados mencionados son los que, hasta ahora, congregan la mayor riqueza de especies (Bueno-Soria, 2010a). Mediante este estudio, la riqueza de tricópteros conocida para Oaxaca pasó de 133 (Bueno-Soria, 2010a; Razo-González, 2018; Razo-González et al., 2020) a 208 especies, quitando el primer lugar a Chiapas (160 especies, Bueno-Soria, 2010a). Las 60 especies adicionales, junto con las 15 especies nuevas para la ciencia registradas aquí, representan un incremento importante en el conocimiento de la tricopterofauna del estado (36.06%). Nuestros resultados coinciden con los valores altos de riqueza reportados en el área para muchos otros grupos biológicos como son los lepidópteros de la familia Papilionidae (Luis-Martínez et al., 1991), plantas vasculares (Zacarías-Eslava y del Castillo, 2010), avispas gallícolas (Rodríguez-Rivera et al., 2017), helechos y licofitas (Hernández-Rojas et al., 2018), algunos grupos de angiospermas (Rodríguez et al., 2018), las crasuláceas del género *Sedum* (Aragón-Parada et al., 2019) y los musgos (Hernández-Rodríguez y Aguirre-Hidalgo, 2020; Hernández-Rodríguez et al., 2021), entre otros, poniendo de manifiesto la gran diversidad que se concentra en Oaxaca, y particularmente en la Sierra de Juárez.

Patrones de diversidad de Trichoptera

El estudio de los patrones de diversidad de tricópteros en gradientes altitudinales es una línea de estudio que empezó a desarrollarse en Europa y Asia (Malicky y Chantaramongkol, 1993; Ruiz-García et al., 2006; Kučinić et al., 2011; Wigger et al., 2015), y se ha abordado

recientemente en Centro y Sudamérica (Miserendino, 1999; Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010; Scheibler et al., 2014; Henriques-Oliveira et al., 2015; Castro et al., 2019).

En este trabajo, de las 150 especies registradas, 19 fueron exclusivas de los sitios muestreados en la vertiente occidental de la Sierra de Juárez (Cuadro 2), y se colectaron como parte del muestro de exploración para el diseño de este proyecto (Razo-González, 2018), con el fin de lograr la calibración del tiempo óptimo de colecta con las trampas de luz (Razo-González et al., 2020). Las 19 especies representan el 12.67% de la riqueza registrada durante este estudio y hacen aparente la diversidad potencial que no registramos, debido a que el proyecto se enfocó en la vertiente oriental de la sierra.

Cuadro 2. Características ambientales, riqueza y diversidad verdadera de los sitios muestreados en la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. Oc = occidental, Or = oriental, S = riqueza.

Río	Vertiente	Altitud	Vegetación	Clima	S	Diversidad
Soyolapam	Or	136	Selva alta perennifolia	Aw	71	12.63
Bobo	Or	460	Selva alta perennifolia	Af	44	7.26
Yegu-Iag-Lagu	Or	1320	Bosque mesófilo de montaña	(A)c(m)	40	11.57
El Arco	Oc	1934	Bosque de pino-encino	Cw	17	-
Flor de Azahar	Or	1967	Bosque de pino-encino	Cw	28	12.82
Puente de los Trabajos	Oc	1985	Bosque de pino-encino	Cw	43	6.68
Cascadas Comaltepec	Or	2432	Bosque de pino	Cw	8	4.99
Las Vigas	Oc	2689	Bosque de pino	Cw	3	-
Terrenos del General	Oc	2831	Bosque de pino	Cw	5	-

Al comparar los sitios muestreados en ambas vertientes, se puede observar que la riqueza reportada para el río Puente de los Trabajos (43 especies) (Razo-González, 2018; Razo-González et al., 2020), fue similar a la de los ríos Bobo y Yegu-Iag-Lagu (Cuadro 2); sin embargo, 19 especies (44.19%) fueron exclusivas del río Puente de los Trabajos y se suman a las 77 especies que fueron exclusivas de alguno de los ríos en la vertiente oriental de la Sierra de Juárez. De igual manera, la diversidad de Puente de los Trabajos fue más parecida a la observada en el río Bobo, debido probablemente a una distribución similar de la abundancia entre las especies, a pesar de que en ambos ríos se presentaron especies dominantes que representaron más del 50% de la abundancia (*Ochrotrichia yavesia* en Puente de los Trabajos

y *Smicridea radula* en el río Bobo). Cabe mencionar que en las localidades El Arco, Las Vigas y Terrenos del General, no se pudo llevar a cabo un muestro sistemático por lo que no se calcularon valores de diversidad.

Por otra parte, las 150 especies de tricópteros registradas corresponden al 26.18% de la riqueza de México, lo que representa una proporción importante de su fauna; no obstante, de acuerdo con los estimadores de riqueza, un muestreo más extensivo integrando otros métodos de muestreo, en una región tan heterogénea como es la Sierra de Juárez, podría incrementar considerablemente la riqueza de especies de tricópteros registrada hasta ahora. Al respecto, Yuen y Dudgeon (2016) encontraron que, si bien el uso de trampas Malaise permitió capturar un porcentaje bajo de insectos acuáticos en comparación con las trampas de luz (16%), la composición de insectos colectada con ambos tipos de trampas, difiere ampliamente, por lo que ambos métodos pueden funcionar de manera complementaria. Por otro lado, con el uso de trampas de emergencia se obtienen resultados similares a los obtenidos con las de luz, de modo que su aporte de información adicional en cuanto a la riqueza, es menor (Yuen y Dudgeon, 2016). Asimismo, el registro de varios tricópteros nuevos, indica que es posible encontrar nuevos taxa en otros grupos, no sólo de insectos (García-Aldrete y Casasola-González, 2012; Casasola-González, 2020), sino de otros grupos como se ha observado en diversos trabajos (Nieto-Montes de Oca, 2003, serpientes; Parra-Olea et al., 2005, salamandras; Santibáñez-López y Ponce-Saavedra, 2009, escorpiones; Rovito et al., 2012, salamandras; Redonda-Martínez y Villaseñor, 2014, asteráceas; Canseco-Márquez et al., 2017, ranas; Sundue, 2017, helechos; Domínguez-Yescas y Vásquez-García, 2019, magnolias; Cobos-Villagrán et al., 2021, hongos; Díaz-Jiménez et al., 2021, anturios), lo cual enfatiza la gran diversidad que se resguarda en la zona.

Nuestros resultados coincidieron con los obtenidos en otras latitudes del planeta, en donde la mayor diversidad se registró en los niveles altitudinales intermedios del gradiente (Malicky y Chantaramongkol, 1993; Kučinić et al., 2011), en nuestro caso particular, el río Flor de Azahar, que además se asemejó en diversidad al río Soyolapam ubicado en la parte más baja del gradiente. En este sentido, se sabe que los insectos acuáticos en regiones tropicales, presentan patrones mucho más complejos (Yuen y Dudgeon, 2016). No obstante, en otros trabajos el patrón difiere, y tanto la riqueza como la abundancia se correlacionan linealmente con la altitud, encontrándose la mayor diversidad en los niveles más altos

(Henriques-Oliveira y Nessimian, 2010) o más bajos (Miserendino, 1999, Castro et al., 2019) del gradiente de altitud. Las diferencias observadas entre nuestro trabajo y los antes mencionados, podrían deberse, a que nuestro trabajo se basó en el recuento de insectos adultos, en tanto que en los anteriores analizaron los ensamblajes de juveniles. Por otro lado, Henriques-Oliveira y Nessimian (2010) y Castro et al. (2019) analizaron un sistema tropical y uno subtropical en Brasil, mientras que Miserendino (1999) realizó su estudio en un ecosistema andino-patagónico.

La enorme diversidad de tricópteros registrados en la Sierra de Juárez, así como lo reportado en otros estudios para diferentes taxones, puede indicar indirectamente, que muy probablemente este patrón se presente en muchos otros grupos, que no han sido estudiados, por lo que la biota de la Sierra de Juárez, concentrada en un área relativamente pequeña, tiene el potencial de ser sumamente diversa.

Factores ambientales incidentes en la diversidad

Las laderas de las montañas se asemejan a laboratorios naturales con gradientes de factores ecológicos en un formato condensado, lo que permite estudiar las normas de reacción de clados individuales y ensamblajes completos, asociados a parámetros ambientales en cambio continuo (Betz et al., 2020). A pesar de que el reconocimiento de los factores que tienen mayor influencia sobre los ensamblajes representa un gran desafío, en función de su interconexión, tanto la temperatura, como la altitud se han identificado como factores principales que influyen en el número de especies y en la estructura de los ensamblajes, no solo de tricópteros (De Mendoza et al., 2015; Wigger et al., 2015) sino también de otros taxones (Mora et al., 2011; Bishop et al., 2014; Wardhaugh et al., 2018), es por ello que en el presente documento se registraron y analizaron la temperatura y la humedad relativa.

Como se esperaba, la temperatura tuvo un efecto muy importante sobre los ensamblajes de tricópteros, confirmando lo reportado previamente. En diversos trabajos se ha observado que existe un umbral de temperatura por debajo del cual no se registra actividad de vuelo de los tricópteros, dicho umbral se ubica entre los 10°C (Kimura et al., 2008; Wright et al., 2013; Nowinszky et al., 2014) y los 13.8°C (Hirabayashi et al., 2011). En la localidad Cascadas de Comaltepec se registraron temperaturas entre 1.4 y 14.65°C, lo cual pudo tener un efecto inhibitorio en la diversidad observada; no obstante, se registró actividad de los

tricópteros con temperaturas incluso por debajo de 7.85°C. De igual manera, como parte del material biológico obtenido durante el diseño del proyecto, en ésta localidad se colectaron juveniles de los géneros *Phylloicus*, *Helicopsyche*, *Smicridea*, *Metrichia*, *Neotrichia*, *Ochrotrichia*, *Marilia*, *Polycentropus* y *Xiphocentron*, para los que no se obtuvieron adultos durante todo el muestreo, debido probablemente a las bajas temperaturas.

Es recomendable explorar el efecto de otros factores ambientales como la velocidad y la dirección del viento, que afectan a los tricópteros adultos (Jacobsen, 2003). Adicionalmente, es muy importante integrar la información sobre la diversidad de los ensamblajes de tricópteros juveniles, en relación con las variables del ambiente acuático para tener un contexto más amplio de los factores que dan estructura a los ensamblajes de inmaduros, algunos factores ambientales pueden ser la profundidad y la amplitud de los ríos, la velocidad de la corriente y los parámetros físico-químicos (Hepp y Melo, 2013), entre otros.

Patrones de distribución geográfica de Trichoptera

Los trabajos de índole biogeográfica realizados en México hasta ahora, son escasos y proveen información sobre la tricopterofauna de puntos localizados como son el arroyo Las Flores en Tabasco (Bueno-Soria et al., 2005) y la Sierra Tarahumara en Chihuahua (Bueno-Soria et al., 2007).

La Sierra de Juárez presenta una posición privilegiada, geográficamente hablando, ya que forma parte de la Zona de Transición Mexicana y a su vez convergen en su territorio las provincias Cuenca del Balsas, Sierra Madre del Sur y Veracruzana (Morrone, 2019). Sin embargo, su historia biogeográfica es más compleja, prueba de ello es que en nuestro estudio, se recuperaron patrones de distribución exhibidos en diferentes taxones (Morrone et al., 1999; Contreras-Medina y Eliosa-León, 2001; Morrone y Márquez, 2001, 2003; Álvarez-Mondragón y Morrone, 2004; Corona y Morrone, 2005; Escalante et al., 2005; Cué-Bär et al., 2006; Contreras-Medina et al., 2007; Corona et al., 2007; Toledo et al., 2007; García-Marmolejo et al., 2008; Maya-Martínez et al., 2011; Echeverry y Morrone, 2013), pero también patrones nuevos como es el trazo generalizado VII, que asocia a la Cuenca del Balsas como grupo hermano del clado que contiene a las provincias Sierra Madre del Sur y Veracruzana (Razo-González et al., 2021). Con el análisis de la distribución geográfica de todas las especies

distribuidas en Oaxaca o en México, es posible que este último patrón se recupere o se identifique como parte de un trazo generalizado más amplio.

El análisis biogeográfico mostró que entre las especies reconocidas, 11 son endémicas de la Sierra de Juárez y se suman a las 35 especies de plantas y animales endémicas citadas por Morrone (2017) para el distrito de la Altiplanicie Oaxaqueña, perteneciente a la provincia de la Sierra Madre del Sur. De la misma manera se pudo identificar que la mayoría de las especies registradas son elementos con distribución Neotropical y extienden sus áreas de distribución hacia Centro y Sudamérica. Tales resultados ponen de manifiesto la importancia de la Sierra de Juárez como un sitio en el que concurren varios componentes bióticos como lo sugirieron León-Paniagua y Morrone (2009), trabajando con vertebrados terrestres.

Pese a que la Sierra de Juárez forma parte de la región terrestre prioritaria de la Sierras del norte de Oaxaca-Mixe (Arriaga et al., 2000), aun no se incluye como área natural protegida. En vista del análisis de la diversidad de tricópteros realizado aquí, en conjunción con la información sobre la diversidad de otros grupos biológicos (Luis-Martínez et al., 1991; Rodríguez et al., 2018; Aragón-Parada et al., 2019; Hernández-Rodríguez y Aguirre-Hidalgo, 2020), la evaluación de la distribución geográfica de los tricópteros registrados y la compilación de la información referente a los patrones biogeográficos de otros taxones tanto animales como vegetales distribuidos en la Sierra de Juárez (Márquez y Morrone, 2003; Álvarez-Mondragón y Morrone, 2004; Contreras-Medina et al., 2007; Escalante et al., 2004, 2018; González et al., 2017), consideramos que se cuenta con argumentos robustos y suficientes para proponer la inclusión de la Sierra de Juárez dentro de un área protegida. La zona de estudio cubre una superficie pequeña del territorio mexicano (0.09%), pero concentra una enorme diversidad tanto a nivel local como paisajístico, así como especies endémicas y descubiertas recientemente (Razo-González, 2018; Razo-González et al., en prensa), que deben ser protegidas.

Otro aspecto de gran importancia para los tricópteros, es su utilización como indicadores biológicos de la calidad del agua. Los tricópteros junto con los efemerópteros, plecópteros y odonatos, entre otros grupos, se utilizan como una herramienta eficaz para evaluar la calidad del agua (Ladrera, 2012), los tricópteros se encuentran entre los que presentan mayor sensibilidad a la contaminación del agua, por lo que su mera presencia nos habla de agua con buena calidad que debe preservarse. En este sentido, a pesar de que la Sierra

de Juárez no está incluida en alguna área natural protegida, en ella existen varias áreas destinadas voluntariamente a la conservación (ADVC) que se encuentran a resguardo de sus comunidades habitantes, quienes promueven esfuerzos para aprovechar de una manera sustentable los recursos naturales que en ellas se encuentran, incluyendo la protección del agua.

Conclusiones

La alta riqueza de especies de tricópteros y otros taxones concentrada en la Sierra de Juárez, es un indicativo de la importancia primordial que esta región tiene para la preservación de la biodiversidad, no sólo del estado de Oaxaca, sino de todo el país. De igual manera, la adición de 107 especies al listado de Oaxaca, lo coloca en el primer lugar de riqueza nacional.

El conocimiento del orden Trichoptera en México aún es incompleto y es necesario impulsar la investigación en aspectos tales como su taxonomía, historia natural, filogenia y ecología, para generar argumentos que permitan entender mejor los patrones de diversidad observados, a nivel local y regional, como aquí se indagó.

Nuestros resultados sugieren que la variación temporal y la elevación tienen efecto sobre las variables ambientales, las cuales a su vez influyen en la estructura de los ensamblajes de tricópteros, particularmente la temperatura. Dicha variable mostró ser un factor que determina en gran medida los patrones de diversidad registrados; sin embargo, es necesario analizar factores ambientales adicionales a los estudiados e incorporar más información sobre la distribución geográfica de las especies, que también mostró ser un factor esencial, para poder entender mejor los patrones de los ensamblajes de tricópteros.

Nuestro estudio provee evidencia sólida, en términos del conocimiento de la diversidad alfa, beta y gamma de tricópteros, tomando en cuenta factores ecológicos, históricos y evolutivos de la región y su efecto sobre los patrones de distribución que se observan, para favorecer la planeación en materia de conservación y promover la inclusión de la Sierra de Juárez en un área protegida.

Referencias bibliográficas

- Álvarez-Mondragón, E. y J. J. Morrone. 2004. Propuesta de áreas para la conservación de aves de México, empleando herramientas panbiogeográficas e índices de complementariedad. *Interciencia*, 29: 112-120.
- Aragón-Parada, J., P. Carrillo-Reyes, A. Rodríguez y G. Munguía-Lino. 2019. Diversidad y distribución del género *Sedum* (Crassulaceae) en la Sierra Madre del Sur, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: 1-17.
- Arriaga L., J. M. Espinoza-Rodríguez, C. Aguilar-Zúñiga, E. Martínez-Romero, L. Gómez-Mendoza y E. Loa. (Coordinadores). 2000. *Regiones Terrestres Prioritarias de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Betz, O., W. Srisuka y V. Puthz. 2020. Elevational gradients of species richness, community structure, and niche occupation of tropical rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae: Steninae) across mountain slopes in Northern Thailand. *Evolutionary Ecology*, 34: 193-216.
- Bishop, T. R., M. P. Robertson, B. J. van Rensburg y C. L. Parr. 2014. Elevation-diversity patterns through space and time: ant communities of the Maloti–Drakensberg Mountains of southern Africa. *Journal of Biogeography*, 41: 2256-2268.
- Bueno-Soria, J. 2010a. *Guía de identificación ilustrada de los géneros de larvas de insectos del orden Trichoptera de México*. Universidad Nacional Autónoma de México. 228 p.
- Bueno-Soria, J., Morrone, J. J. y Barba-Álvarez, R. 2005. Trichoptera of Arroyo Las Flores, Tabasco, Mexico, and their biogeographic affinities. En: K. Tanida y A. Rossiter (Eds.), *Proceedings of the XIth International Symposium on Trichoptera*. (pp. 73–76). Kanagawa, Japón: Tokai University Press.
- Bueno-Soria, J., Morrone, J. J. y Barba-Álvarez, R. 2007. Trichoptera of the Sierra Tarahumara, Chihuahua, México. En: J. Bueno-Soria, R. Barba-Álvarez y B. Armitage (Eds.), *Proceedings of the XIIth International Symposium on Trichoptera* (pp. 31–34). Distrito Federal, México: The Caddis Press.

- Canseco-Márquez, L., C.G. Ramírez-González y E. González-Bernal. 2017. Discovery of another new species of *Charadrahyla* (Anura, Hylidae) from the cloud forest of northern Oaxaca, México. *Zootaxa*, 4329: 64-72.
- Casasola-González, J. A. 2020. Three new species of *Goja* Navás (Psocodea: 'Psocoptera': Epipsocidae) from Sierra Juárez, Oaxaca, Mexico. *Dugesiana* 27: 141-149.
- Castro, D. M., M. Callisto, R. R. C. Solar, D. R. Macedo y G. W. Fernades. 2019. Beta diversity of aquatic invertebrates increases along an altitudinal gradient in a Neotropical mountain. *Biotropica*, 51: 399-411.
- Cobos-Villagrán, A. R. Valenzuela, C. Hernández-Rodríguez, vR. P. Calvillo-Medina, L. Villa-Tanaca, L. E. Mateo-Cid, A. Pérez-Valdespino, C. R. Martínez-González y T. Raymundo. 2021. Three new species of *Rhytidhysterion* (Dothideomycetes, Ascomycota) from Mexico. *Myckeys*, 83: 123-144.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa-León. 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En: J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.), *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones* (pp. 197–211) Ciudad de México, México: Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Contreras-Medina, R., I. Luna y J. J. Morrone. 2007. Application of parsimony analysis of endemism to Mexican gymnosperm distributions: grid-cells, biogeographical provinces and track analysis. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92: 405-417.
- Corona, A. Ma. y J. J. Morrone. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 41: 37-41.
- Corona, A. Ma., V. H. Toledo y J. J. Morrone. 2007. Does the Trans-Mexican Volcanic Belt represent a natural biogeographical unit? An analysis of the distributional patterns of Coleoptera. *Journal of Biogeography*, 34: 1008-1015.
- Cué-Bär, E. M., J. L. Villaseñor, J. J. Morrone y G. Ibarra-Manríquez. 2006. Identifying priority areas for conservation in Mexican tropical deciduous forest based on tree species. *Interciencia*, 31: 712-719.

- De Mendoza, G., M. Ventura y J. Catalan. 2015. Environmental factors prevail over dispersal constraints in determining the distribution and assembly of Trichoptera species in mountain lakes. *Ecology and Evolution*, 5: 2518-2532.
- Díaz-Jiménez, P., T. B. Croat, M. Cedeño-Fonseca, H. Gómez-Domínguez, O. O. Ortíz y P. A. Aguilar-Rodríguez. 2021. *Anthurium perezfarrerae* (Arecaceae: sect. *Andiphilum*), a new species from Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92: 1-6.
- Domínguez-Yescas, R. y J. A. Vásquez-García. 2019. Flower of the heart, *Magnolia yajlachhi* (subsect. *Talauma*, Magnoliaceae), a new species of ceremonial, medicinal, conservation and nurse tree relevance in the Zapotec culture, Sierra Norte de Oaxaca, Mexico. *Phytotaxa*, 393: 21-34.
- Echeverry, A. y J. J. Morrone. 2013. Generalized tracks, area cladograms and tectonics in the Caribbean. *Journal of Biogeography*, 40: 1619-1637.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2004. The diversification of Nearctic mammals in the Mexican transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society*, 83: 327-339.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J. J. Morrone. 2005. Las provincias biogeográficas del Componente Mexicano de Montaña desde la perspectiva de los mamíferos continentales. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 199-205.
- García-Aldrete, A. N. y J. A. Casasola-González. 2012. New species of *Triplocania* and *Lachesilla* from Sierra Juárez, Oaxaca, México (Psocodea: 'Psocoptera': Ptiloneuridae, Lachesillidae). *Dugesiana* 19: 135-141.
- García-Marmolejo, G., T. Escalante y J. J. Morrone. 2008. Establecimiento de prioridades para la conservación de mamíferos terrestres neotropicales de México. *Mastozoología Neotropical*, 15: 41-65.
- González, A., R. Contreras, D. Espinosa e I. Luna. 2017. Track analysis of the order Gomphales (Fungi: Basidiomycota) in Mexico. *Phytotaxa*, 316: 22-38.
- Henriques-Oliveira, A. L. y J. L. Nessimian. 2010. Aquatic macroinvertebrate diversity and composition in streams along an altitudinal gradient in Southeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 10: 115-128.
- Henriques-Oliveira, A. L., J. L. Nessimian y D. Baptista. 2015. Diversity and composition of Trichoptera (Insecta) larvae assemblages in streams with different environmental

- conditions at Serra da Bocaina, Southeastern Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 27: 394-410.
- Hepp, L. U. y A. S. Melo. 2013. Dissimilarity of stream insect assemblages: effects of multiple scales and spatial distances. *Hydrobiologia*, 703: 239-246.
- Hernández-Rodríguez, E. y V. Aguirre-Hidalgo. 2020. Diversidad de musgos del bosque nublado de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 127: 1-14.
- Hernández-Rodríguez, E., E. Mendoza, N. J. Fenton y P. Peña-Retes. 2021. Moss diversity of a pine-oak forest in Oaxaca, Mexico. *Cryptogamie, Bryologie*, 42: 221-238.
- Hernández-Rojas, A., M. Kessler, T. Krömer, C. Carvajal-Hernández, A. Weigand y J. Kluge. 2018. Richness patterns of ferns along an elevational gradient in the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico: a comparison with Central and South America. *American Fern Journal*, 108: 76-94.
- Hiribayashi, K., G. Kimura y E. Inoue. 2011. Adult caddisflies (Trichoptera) attracted to artificial lights in the middle reaches of the Shinano River from 2005 to 2007. *Zoosymposia*, 5: 143-146.
- Jacobsen, D. 2003. Altitudinal changes in diversity of macroinvertebrates from small streams in the Ecuadorian Andes. *Archiv für Hydrobiologie*, 158: 145-167.
- Kimura, G., E. Inoue y K. Hirabayashi. 2008. Seasonal abundance of adult caddisfly (Trichoptera) in the middle reaches of the Shinano River in Central Japan. En: Robinson, W.H. y D. Bajomi. (Eds.), *Proceedings of the 6th International Conference on Urban Pests*, Országos Oktatási Központ-Press Kft., Veszprem, pp. 259-266.
- Kučinić, M., I. Vučković, H. Kutnjak, L. S. Jelaska y D. Marguš. 2011. Diversity, distribution, ecology and biogeography of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in the Krka river (National Park “Krka”, Croatia). *Zoosymposia*, 5: 255-268.
- Koleff, P. y J. Soberón. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. pp. 323-364. En: Conabio. *Capital Natural de México, Volumen I: Conocimiento actual de la biodiversidad*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México.
- Ladrera, R. 2012. Los macroinvertebrados acuáticos como indicadores del estado ecológico de los ríos. *Páginas de información ambiental*, 39: 24-29.

- León-Paniagua, L. y J. J. Morrone. 2009. Do the Oaxacan Highlands represent a natural biotic unit? A cladistic biogeographical test based on vertebrate taxa. *Journal of Biogeography*, 36: 1939-1944.
- Luis-Martínez, A., I. Vargas-Fernández y J. Llorente-Bousquets. 1991. Lepidopteroфаuna de Oaxaca I: distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología*, 3: 1-119.
- Malicky, H. y P. Chantaramongkol. 1993. The altitudinal distribution of Trichoptera species in Mae Klang catchment on Doi Inthanon, northern Thailand: stream zonation and cool- and warm-adapted groups. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*, 26: 279-291.
- Márquez, J. y J. J. Morrone 2003. Análisis panbiogeográfico de las especies de *Heterolinus* y *Homalolinus* (Coleoptera: Staphylinidae: Xantholinini). *Acta Zoológica Mexicana*, 90: 15-25.
- Maya-Martínez, A., J. J. Schmitter-Soto y C. Pozo. 2011. Panbiogeography of the Yucatan península based on Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *Florida Entomologist*, 94: 527-533.
- Miserendino, M. L. y C. Brand. 2007. Trichoptera assemblages and environmental features in a large arid Patagonian river. *Fundamental and Applied Limnology*, 169: 307-318.
- Mora, A., I. Szivák, C. Deák, R. Boda, Z. Csabai, P. Sály, P. Takács, T. Erős y P. Bíró. 2011. Environmental factors influencing distribution of EPT assemblages in streams of Lake Batalon's catchment area, Hungary. *Zoosymposia*, 5: 360-371.
- Morrone, J. J. 2017. Biogeographic regionalization of the Sierra Madre del Sur province, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 710-714.
- Morrone, J. J. 2019. Regionalización biogeográfica y evolución biótica de México: encrucijada de la biodiversidad del Nuevo Mundo. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 90: 1-68.
- Morrone, J. J., y J. Márquez. 2001. Halffter's Mexican transition zone, beetle generalized tracks, and geographical homology. *Journal of Biogeography*, 28: 635-650.
- Morrone, J. J. y J. Márquez. 2003. Aproximación a un Atlas Biogeográfico Mexicano: Componentes bióticos principales y provincias biogeográficas. En: J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía* (pp.

- 217-220). Ciudad de México, México: Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J., D. Espinosa, C. Aguilar y J. Llorente. 1999. Preliminary classification of the Mexican biogeographic provinces: a parsimony analysis of endemism based on plant, insect, and bird taxa. *Southwestern Naturalist*, 44: 507-514.
- Nieto-Montes de Oca, A. 2003. A new species of the *Geophis dubius* group (Squamata: Colubridae) from the Sierra de Juárez of Oaxaca, Mexico. *Herpetologica*, 59: 572-585.
- Nowinskiy, L., O. Kiss y J. Puskás. 2014. Light-trap catch of caddisflies (Trichoptera) in the Carpathian Basin and Anatolia in the four quarter of the moon. *Journal of the Entomological Research Society*, 16: 11-25.
- Parra-Olea, G., M. García-París, J. Hanken y D. B. Wake. 2005. Two new species of *Pseudoeurycea* (Caudata: Plethodontidae) from the mountains of northern Oaxaca, Mexico. *Copeia*, 2005(3): 461-469.
- Razo-González, M. 2018. Caddisflies (Insecta: Trichoptera) from Santa Catarina Lachatao, Oaxaca, México: New species, new geographical records, and checklist. *Zootaxa*, 4388: 22-40.
- Razo-González, M., G. Castaño-Meneses, R. Novelo-Gutiérrez y J. Márquez. 2020. Preliminary evaluation of the nocturnal flight of caddisflies (Insecta: Trichoptera) in a temperate forest in Oaxaca, Mexico. *Aquatic Insects*, 41: 339-355.
- Razo-González, M., J. Márquez, G. Castaño-Meneses y R. Novelo-Gutiérrez. 2021. La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera). *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 92: 1-21.
- Razo-González, G., R. Novelo-Gutiérrez, G. Castaño-Meneses y J. Márquez. 2021. *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.
- Redonda-Martínez, R. y J. L. Villaseñor. 2014. *Stramentopappus congestiflorus* (Asteraceae: Vernonieae: Leiboldiinae) a new species from Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85: 1-8.

- Rodríguez-Rivera, V., C. Alfonso-Corrado, V. Aguirre-Hidalgo, J. E. Campos, C. S. Venegas-Barrera y R. Clark-Tapia. 2017. Galls and host occurrences along a forest gradient in Sierra Juárez, Oaxaca, Mexico. *Journal of Environmental Biology*, 38: 139-145.
- Rodríguez, A., A. Castro-Castro, G. Vargas-Amado, O. Vargas-Ponce, P. Zamora-Tavares, J. González-Gallegos, P. Carrillo-Reyes, M. Anguiano-Constante, M. Carrasco-Ortiz, M. García-Martínez, B. Gutiérrez-Rodríguez, J. Aragón-Parada, C. Valdez-Ibarra y G. Munguía-Lino. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *Journal of Systematics and Evolution*, 56: 537-549.
- Rovito, S. M., G. Parra-Olea, D. Lee y D. B. Wake. 2012. A new species of *Bolitoglossa* (Amphibia, Caudata) from the Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico. *Zookeys*, 185: 55-71.
- Ruiz-García, A., A. F. Herrera-Grao y M. Ferreras-Romero. 2006. Distribution of Trichoptera Communities in the Hozgarganta Catchment (Los Alcornocales Natural Park, SW Spain). *International Review of Hydrobiology*, 91: 71-85.
- Santibáñez-López, C. E. y J. Ponce-Saavedra. 2009. A new species of *Centruroides* (Scorpiones: Buthidae) from the northern mountain range of Oaxaca, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 321-331.
- Scheibler, E. E., M. C. Claps y S. A. Roig-Juñent. 2014. Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrates assemblages in an Andean river basin of Argentina. *Journal of Limnology*, 73: 76-92.
- Sundue, M. A. 2017. Three new species of grammitid ferns (Polypodiaceae) from the fern hunter's paradise : Sierra Juárez, Oaxaca, Mexico. *Systematic Botany*, 42 : 160-168.
- Toledo, V. H., A. Ma. Corona y J. J. Morrone. 2007. Track analysis of the Mexican species of Cerambycidae (Insecta, Coleoptera). *Revista Brasileira de Entomologia*, 5: 131-137.
- Wardhaugh, C.W., M. J. Stone y N. E. Stork. 2018. Seasonal variation in a diverse beetle assemblage along two elevational gradients in the Australian wet tropics. *Scientific Reports*, 8: 1-12.
- Wigger, F. W., L. Schmidlin, P. Nagel y S. von Fumetti. 2015. Macroinvertebrate assemblages of natural spring along an altitudinal gradient in the Bernese Alps, Switzerland. *Annales de Limnologie*, 51: 237-247.

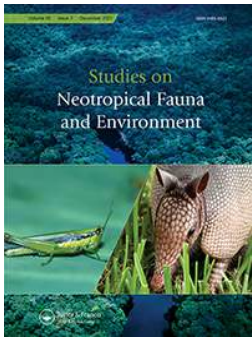
- Wright, D. R., A. J. Pytel y D. C. Houghton. 2013. Nocturnal flight periodicity of caddisflies (Trichoptera) in a large Michigan River. *Journal of Freshwater Ecology*, 28: 463-476.
- Yuen, E. Y. L. y D. Dudgeon. 2016. The magnitude and seasonality of aquatic insect subsidies tropical stream riparia in Hong Kong. *Aquatic Sciences*, 78: 655-667.
- Zacarías-Eslava, Y. y R. F. del Castillo. 2010. Comunidades vegetales templadas de la Sierra Juárez Oaxaca: pisos altitudinales y sus posibles implicaciones ante el cambio climático. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 13-28.

Apéndice

***Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) de México: especies nuevas, redescrición, y clave de identificación**

Cita: Razo-González, M., R. Novelo-Gutiérrez, G. Castaño-Meneses y J. Márquez. *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*.

DOI:10.1080/01650521.2021.200701



Atopsyche Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key

María Razo–González, Rodolfo Novelo-Gutiérrez, Gabriela Castaño-Meneses & Juan Márquez

To cite this article: María Razo–González, Rodolfo Novelo-Gutiérrez, Gabriela Castaño-Meneses & Juan Márquez (2021): *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key, *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, DOI: [10.1080/01650521.2021.2007010](https://doi.org/10.1080/01650521.2021.2007010)

To link to this article: <https://doi.org/10.1080/01650521.2021.2007010>



Published online: 07 Dec 2021.



Submit your article to this journal [↗](#)



View related articles [↗](#)



View Crossmark data [↗](#)

Atopsyche Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Mexico: new species, redescription, and identification key

María Razo-González ^a, Rodolfo Novelo-Gutiérrez ^b, Gabriela Castaño-Meneses ^a and Juan Márquez ^c

^aUnidad Multidisciplinaria de Docencia e Investigación, Facultad de Ciencias, Campus Juriquilla, Universidad Nacional Autónoma de México, Querétaro, México; ^bRed de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, Xalapa, México; ^cLaboratorio de Sistemática Animal, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Mineral de La Reforma, México

ABSTRACT

Atopsyche (*Atopsyche*) *ujmi* sp. nov. and *Atopsyche* (*Atopsyche*) *bifurcata* sp. nov. (Trichoptera: Hydrobiosidae) are described and illustrated, rising to 20 the known species from Mexico in this genus. A second record of *A.* (*Atopsyche*) *pilcomayo* Schmid is reported, which up to date was known only from the type locality in Oaxaca State, a redescription is included, and additional illustrations of the male genital structures are provided. *Atopsyche* (*Atopsyche*) *huenga*, *A.* (*Atopsyche*) *japoda* and *A.* (*Atopsyche*) *majada* are reported for the first time for Oaxaca State. New additional records are presented for other species within the genus. An identification key is provided for *Atopsyche* species distributed in Mexico as well as the synthesis of the geographical distribution of such species.

LSIDurn:lsid:zoobank.org:pub:0B7E8775-1AF7-45E9-8FC7-459D0936DA1E

ARTICLE HISTORY

Received 18 May 2021
Accepted 12 November 2021

KEYWORDS

Hydrobiosinae; caddisfly;
Santiago Comaltepec;
identification key

Introduction

Atopsyche Banks, 1905 is included in Hydrobiosinae and is the most diverse genus in the family Hydrobiosidae, with 139 described species (Gomes & Calor 2019). In the Neotropics, this genus has a wide distribution, recorded from southwestern United States to north-eastern Uruguay (Gomes & Calor 2019). *Atopsyche* is divided into three subgenera: *Atopsyche* (*Atopsyche*) Banks 1905, *A.* (*Atopsaura*) Ross 1953, and *A.* (*Dolochorema*) Banks 1913. The first two subgenera are divided into diagnostic species groups. Subgenus *Atopsyche* includes two groups, *A.* (*Atopsyche*) *tripunctata*, and *A.* (*Atopsyche*) *bolivari*, proposed by Ross and King (1952). *Atopsyche* (*Atopsaura*) encompasses *A.* (*Atopsaura*) *batesi*, *A.* (*Atopsaura*) *falina*, and *A.* (*Atopsaura*) *longipennis* groups all of them proposed by the same authors.

Schmid (1989) made a worldwide revision of the family Hydrobiosidae, including comments on the classification and phylogeny of *Atopsyche*, as well as descriptions of several new species. Currently, 18 species are recorded from Mexico, all of them recorded before Schmid (1989), except *A. pilcomayo* which was described in that study.

In this paper, two new species of *Atopsyche* (*Atopsyche*) from Mexico are described based on specimens collected in

the municipality of Santiago Comaltepec, Oaxaca State, bringing the number of known caddisflies species for Mexico to 573. Furthermore, *A.* (*Atopsyche*) *pilcomayo* Schmid, 1989 is redescribed, new distributional records are provided, the information available on the geographic distribution of the *Atopsyche* species recorded in Mexico is summarized, and an identification key for the males is included.

Material and methods

The specimens were collected using light traps (Blahnik & Holzenthal 2004). The collected caddisflies were killed and preserved in 96% ethanol. To perform a detailed morphological analysis, the whole abdomen of males were removed and treated in 10% KOH solution (Blahnik & Holzenthal 2004). Genital structures were observed and illustrated using a compound microscope with a drawing tube attached and improvements on illustrations were made using the software Adobe® Illustrator® 10.

For the taxonomic treatment of the species described herein, we followed Schmid (1989). A type series of new species and specimens that represent the first records for the locality were deposited in the Colección Nacional de Insectos at Universidad

Nacional Autónoma de México (CNIN-IBUNAM). Other acronyms cited in the text are SDNHM = San Diego Natural History Museum, San Diego, California, USA, and CNC = Canadian National Collection of Insects, Arachnids, and Nematodes, Ottawa, Ontario, Canada.

The key is made following the criteria of Ross (1947), Ross and King (1952), Denning (1949, 1964, 1968) and Flint (1967a, 1967b, 1974).

Results

The new species described here increase to 20 the known species of *Atopsyche* in Mexico, representing 14.2% of the genus diversity. Most of *Atopsyche* species present in Mexico, including those described here, belong to the subgenus *Atopsyche*, except *A. (Atopsaura) japoda* Ross & King, 1952 and *A. (Atopsaura) majada* Ross, 1947 which belong to *Atopsaura*, characterized by the apical projection in the first article of the inferior appendages (Ross 1953).

Taxonomy

Hydrobiosidae Ulmer 1905

Hydrobiosinae Ulmer 1905

Atopsyche Banks, 1905

Atopsyche (Atopsyche) Banks 1905

Atopsyche (Atopsyche) bolivari group: second article of each inferior appendage narrower at the middle (Schmid 1989).

Atopsyche (Atopsyche) tripunctata group: second article of each inferior appendage large and triangular (Schmid 1989).

Atopsyche (Atopsaura) Ross 1953

Atopsyche (Atopsaura) batesi group: unpaired dorsal spine, bifurcate at the base, emerging from anterior region of phallic apparatus (Blahnik & Gottschalk 1997).

Atopsyche (Atopsaura) falina group: apicoventral projection on the first article of each inferior appendage (Schmid 1989).

Atopsyche (Atopsaura) longipennis group: apicoventral projection of the first article of each inferior appendage, forming 'tweezers' with the second article (Schmid 1989).

Atopsyche (Atopsyche) jujmi Razo-González & Novelo-Gutiérrez sp. nov.

Diagnosis. This new species pertain to the *A. (Atopsyche) tripunctata* group as indicated by the inferior appendages simple and primitive, each with second article large and triangular (Schmid 1989), is closely related to *A. (Atopsyche) aplita* Ross and King, 1952, *A. (Atopsyche) erigia* Ross, 1947, *A. (Atopsyche) sperryi* Denning, 1949 and *A. (Atopsyche) tripunctata* Banks, 1905 by the filipods shorter than parapods, by parapods of the same width throughout their length, with small dorsal teeth and preanal appendages, but these species have the second article of inferior appendages conical, while that of *A. (Atopsyche) jujmi* sp. nov. is subrectangular in appearance, in lateral view, in combination with the presence of a single pair of lateral processes in the phalotheca. The new species is also related to *A. (Atopsyche) hidalgoi* Flint, 1967a and *A. (Atopsyche) socialis* Flint, 1967b by the shape of the phalotheca and aedeagus and by the presence of a lateromesal process (Figure 1C). Nevertheless, this new species can be distinguished from *A. (Atopsyche) hidalgoi* by the non-bifurcated phalotheca lateral process of the latter species, since *A. (Atopsyche) jujmi* sp. nov. has an acuminate process, and differs from *A. (Atopsyche) socialis* by length of filipods subequal to parapods and the two sets of dorsal teeth on the parapods of *A. (Atopsyche) jujmi* sp. nov. *Atopsyche (Atopsyche) jujmi* sp. nov. is similar to *A. (Atopsyche) tripunctata* Banks, 1905 for bearing a medial process in the first article of inferior appendages; however, the new species has the second article subrectangular. This new species can be recognized by presenting a medial process in the first article of inferior appendages, second article sub-rectangular, and the undivided lateral processes of the phalotheca.

Description. Length of male forewing 8.5–9.5 mm ($n = 3$). General body coloration, in alcohol, dark brown. Frons and vertex of head with many dark brown setae. Antennal scape dark brown with short setae; pedicel and basal flagellomeres brown, apical flagellomeres dark brown. Maxillary palp with light and dark brown setae. Dorsum of thorax and legs with dark brown setae. Overall color of wings dark brown, with

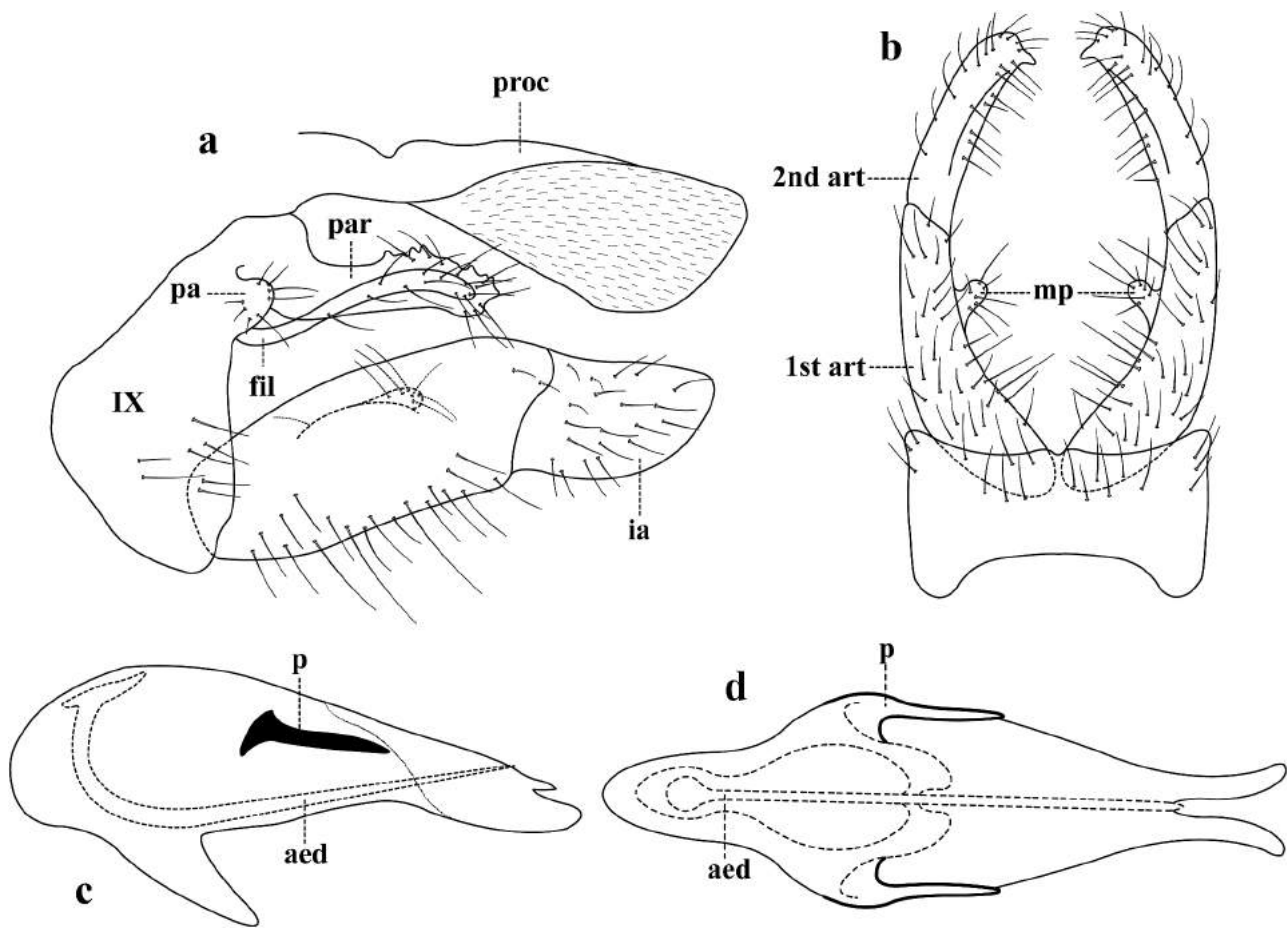


Figure 1. *Atopsyche (Atopsyche) ujmi* sp. nov. Male genitalia: A. lateral view, B. ventral view, C. phallic apparatus, lateral view, D. dorsal view. IX = segment IX; proc = proctiger; fil = filipod; par = parapod; pa = preanal appendage; ia = inferior appendage; 1st art = 1st article of inferior appendage; 2nd art = 2nd article of inferior appendage; mp = mesal process of inferior appendage; aed = aedeagus; p = process of the phallosome.

some light spots at the junction of longitudinal and transversal veins; erect setae of veins is dark brown. Abdominal sternum VI process long, slender, recurved, spanning the entire length of sternum VII; process on sternum VII short, straight, one-third the length of the anterior process.

Genitalia. Segment IX short, in lateral view (Figure 1A). The proctiger widened apically, in lateral view, covered externally with numerous minute setae (Figure 1A); parapods narrow, truncate apically, relatively simple, with two groups of short, sclerotized teeth, one dorsomesal and another one dorsoapical, in lateral view (Figure 1A); filipods slightly shorter than parapods, slender, sparsely covered with elongate setae along their length (Figure 1A). Preanal appendage small, rounded, setose (Figure 1A). The inferior appendage with first article is wider apically, in lateral view, with a rounded mesal process; the second article is short, apex rounded, decurved ventromesally, with

a subapical tooth, with many setae (Figure 1A) and B. Phallic apparatus simple, phallosome (Figure 1C) and D is rounded basally with ventral extension; the apex is divided mesally into paired apically acute lobes, bearing minute setae; aedeagus elongate, stout, spine-like, with ventral curvature.

Female and immatures. Unknown.

Holotype male. MEXICO: Oaxaca: Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream 17°35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 30-x-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Paratypes. MEXICO: Oaxaca: Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream, 17°35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 22.iv.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM); same

data except 30-x-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. The species epithet, *ujmi*, used as a noun in apposition, is a word in Chinanteco dialect that refers to the original Chinanteco people inhabit the region of the Oaxaca State where the types were collected.

Distribution. MEXICO: Oaxaca

Atopsyche (Atopsyche) bifurcata Razo-González & Novelo-Gutiérrez sp. nov.

Diagnosis. *Atopsyche (Atopsyche) bifurcata* sp. nov. belongs to the *tripunctata* group, is closely related to *A. (Atopsyche) erigia* Ross, 1947 and *A. (Atopsyche) espala* Ross & King, 1952 for bearing the elongated parapods with a median constriction, preanal appendages short, rounded, and filipods long and sinuous, in lateral view, nevertheless, this new species can be distinguished from previous ones by the particular shape of the second article of inferior appendages, which is rounded and short unlike the others. *Atopsyche (Atopsyche) bifurcata* sp. nov. is similar to *A. (Atopsyche) espala* in the general shape of the phallic apparatus, which presents a bifurcated sclerotized process, but in the first species the process is not forked vertically but horizontally, in addition bearing a notable notch in the anterodorsal area of the phalotheca. The new species can be easily recognized by the bifurcated process of the phalotheca and by the second article of inferior appendages half the length of the first article, suboval, with an apical subtriangular process on the inner face.

Description. Length of male forewing 9.9–12.0 mm ($n = 3$). The overall body color, in alcohol, light to dark brown. Head light brown, frons and vertex with erect brown setae. Antennal scape brown with brown setae, pedicel light brown; basal flagellomeres light brown, apical flagellomeres dark brown. Maxillary palps with pale and brown setae. Thorax with light-brown setae. Legs are light brown. The forewings are brown, with pale spots along the veins. Abdominal sternum VI process long, slender, curved, spanning the entire length of sternum VII; process on sternum VII are short, straight, a quarter the length of the anterior sternal process.

Genitalia. Segment IX is short, in lateral view, with anterior margin convex and posterior margin nearly straight in lateral view (Figure 2A). Proctiger slender, constricted basally, covered by minute setae, in lateral view (Figure 2A). Parapods 3x longer than wide with a mesal constriction and two spiniform dorsal projections, one subapical and one in the posterodorsal margin of parapod (Figure 2A). Filipods are slightly longer than parapods, slender, with apical end clavated and with long setae (Figure 2A). The Preanal appendage is rounded with several long setae (Figure 2A). Inferior appendage with first article 2x longer than wide, cylindrical in lateral and ventral views (Figure 2); A and B second article subovate, half the length of the first article, in lateral and ventral views (Figure 2); A and B with an apical subtriangular process directed mesally (Figure 2B). Phallic apparatus complex (Figure 2)C and D, phalotheca rounded basally, with a ventral extension and an anterodorsal notch, in lateral view (Figure 2C); pair of lobes slender apically, in dorsal view, each bearing a bifurcated sclerotized subapical process (Figure 2C and 2D), with acute apices, one directed posteriorly, and the other ventrally, in lateral view (Figure 2C); aedeagus elongated, slender, spine-like, decurved caudad in basal 1/3, then recurved (Figure 2C).

Female and immatures. Unknown.

Holotype male. MEXICO: Oaxaca: Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream, 17°35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 22-iv-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Paratypes. Same data as holotypes, 2 males (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Etymology. The species epithet refers to Latin for fork, in reference at the forked aspect of the subapical process on dorsum of the phalotheca, both in dorsal and lateral view.

Distribution. MEXICO: Oaxaca

Atopsyche (Atopsyche) pilcomayo Schmid, 1989
Atopsyche (Atopsyche) pilcomayo Schmid, 1989: 129

Type locality: MEXICO: Oaxaca, 53 mi. NE Guelatao, 1475 m asl, 30-vii-1984, light trap, Col. K. Wolfe, M. Valverde, (Schmid 1989).

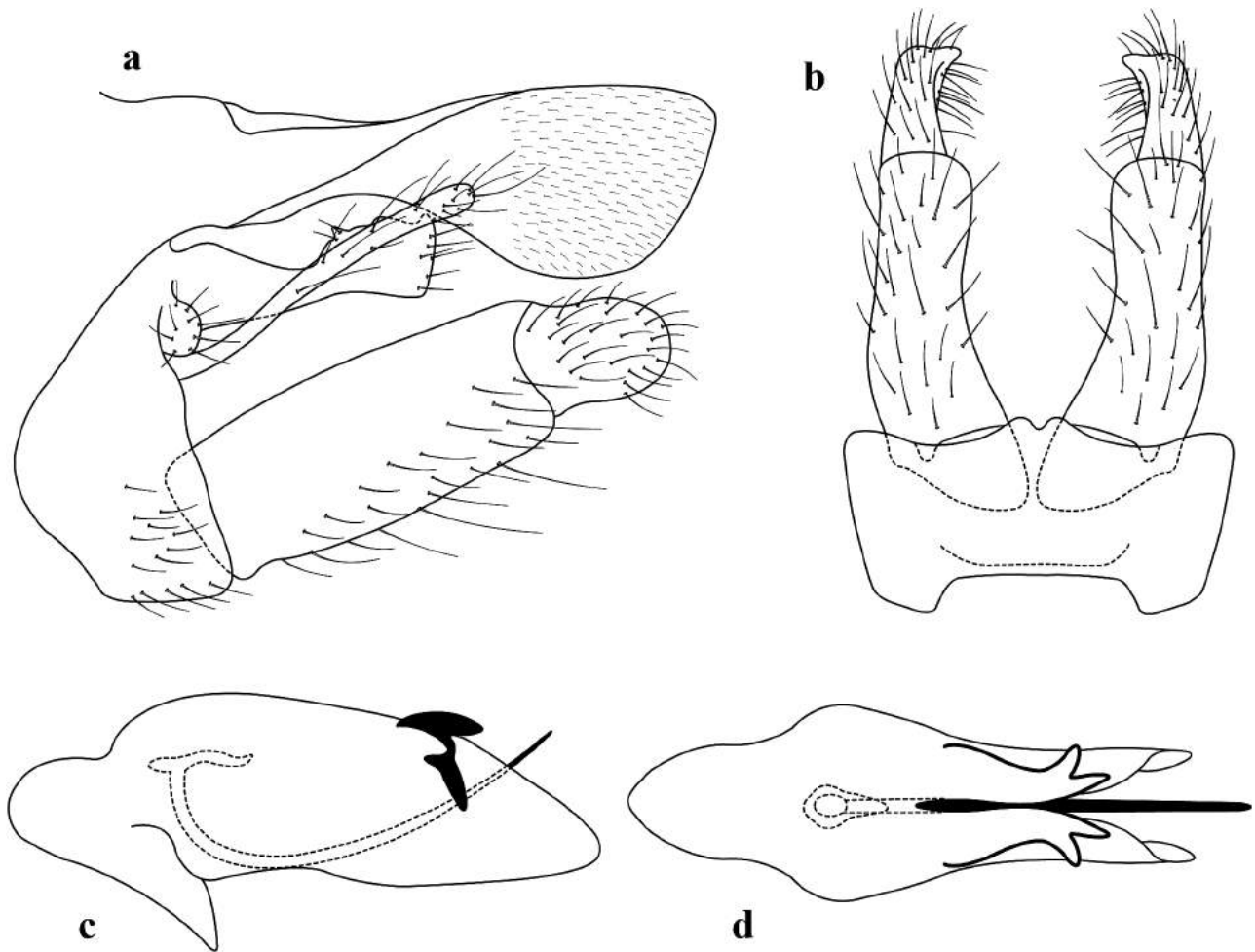


Figure 2. *Atopsyche (Atopsyche) bifurcata* sp. nov. Male genitalia: A. lateral view, B. ventral view, C. phallic apparatus, lateral view, D. dorsal view.

Type depository: 1 male (SDNHM), 1 male (CNCI9849).

Diagnosis. This species belongs to the *A. (Atopsyche) tripunctata* group as indicated by the second article of the inferior appendage large and triangular (Schmid 1989). *Atopsyche (Atopsyche) pilcomayo* is similar to *A. (Atopsyche) tripunctata* Banks, 1905 and *A. (Atopsyche) socialis* Flint, 1967 in the general structure of the inferior appendages, parapods and filipods. However, in *A. (Atopsyche) pilcomayo*, the parapod is similar in length to filipod; moreover, the parapod of *A. (Atopsyche) pilcomayo* is straight and not sinuous as in the other species. Additionally, *A. (Atopsyche) pilcomayo* presents a mesoventral process in the first article of the inferior appendages that *A. (Atopsyche) socialis* does not have, and the second article of the inferior appendage of the last species is half the length of the first article, while in *A. (Atopsyche) pilcomayo* the second article is almost the same length as the first.

Redescription. Forewing length 9.0–10.5 mm ($n = 4$). Overall body color, in alcohol, brown. Frons and vertex with pale and brown setae. Antennal scape dark brown with short setae; pedicel light brown, basal flagellomeres light brown, apical flagellomeres dark brown. Maxillary palp with light and dark brown setae. Dorsum of thorax with yellowish-brown setae. The overall color of the wings is brown, with some shades of light brown; veins covered with dark brown, erect setae. Abdominal sternum VI process long, slender, curved, 2× longer than posteromesal process of the sternum VII.

Genitalia. Segment IX short, anterior and posterior margins sinuous, in lateral view (Figure 3A). Proctiger laterally flattened, constricted basally, covered by minute setae, in lateral view (Figure 3A). Parapods straight, with basal half narrow and apical half expanded, with a triangular apicodorsal process (Figure 3A). Filipods almost as long as parapods, slender throughout its

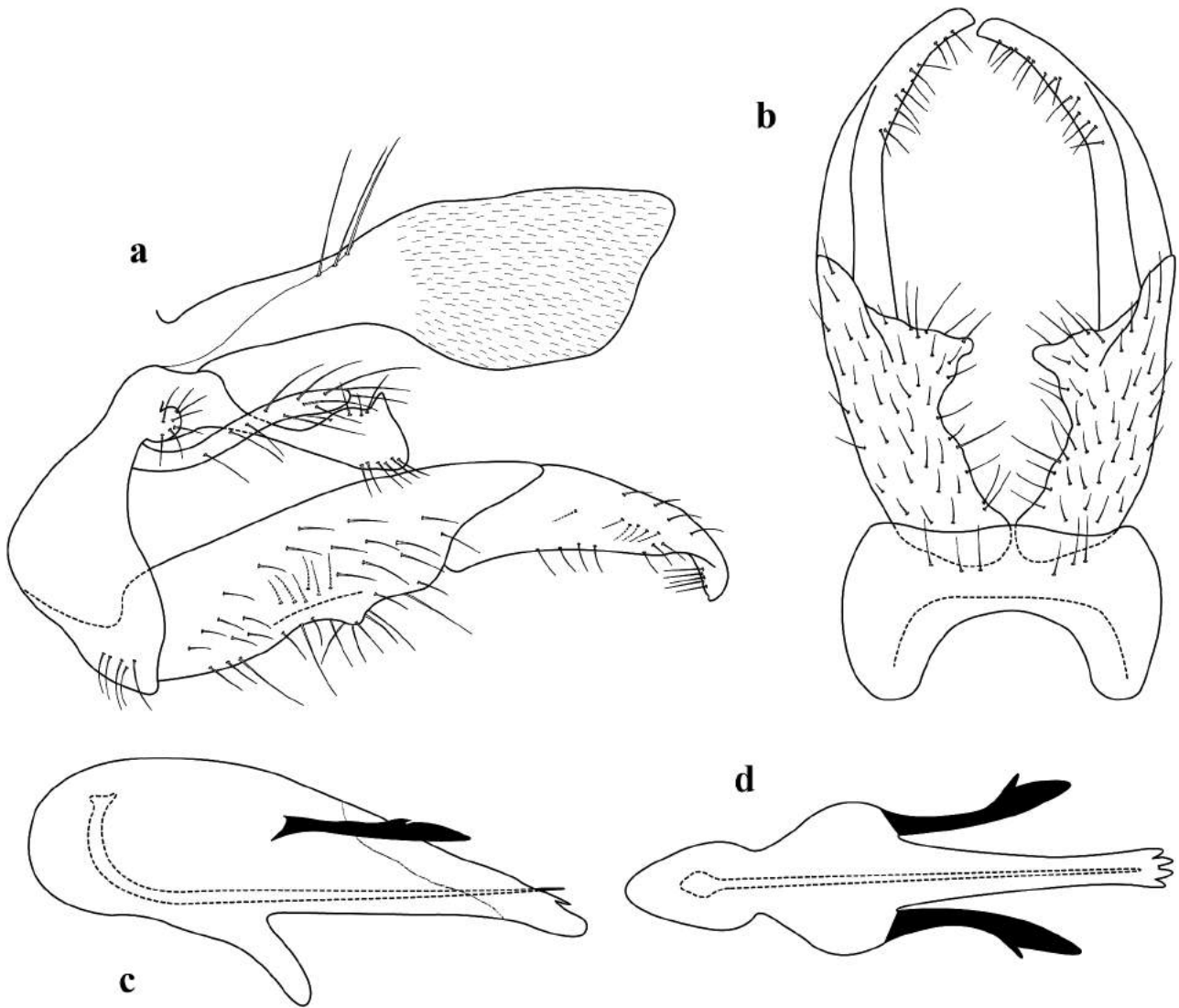


Figure 3. *Atopsyche (Atopsyche) pilcomayo* Schmid, 1989. Male genitalia: A. lateral view, B. ventral view, C. phallic apparatus, lateral view, D. dorsal view.

length (Figure 3A). Inferior appendages with first article uniformly thick, with a prominent and setiferous meso-ventral projection, second article large, triangular and mesally decurved (Figure 3); A and B phallic apparatus complex (Figure 3)C and D; phallosome widens at base and tapers toward apex, its 'beaks' bluntly-tipped; meso-dorsal processes long, straight, approximately 1/3 of the length of phallosome, in lateral and dorsal view (Figure 3)C and D; aedeagus almost as long as phallosome and directed posteriorly, in lateral view (Figure 3C).

Female and immatures. Unknown.

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream, 17° 35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 22-iv-2016, light

trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 3 males (alcohol, CNIN-IBUNAM); same data except 30-x-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

Distribution. MEXICO: Oaxaca

Remarks. The specimens belonging to *A. pilcomayo* were collected for the first time 35 years ago a few miles (see below for details about type locality of the material) from Cascadas de Comaltepec, the locality where the second collection was recently made. In the specimens reviewed by Schmid (1989) filipods are longer than parapods, while in the specimens collected at Cascadas de Comaltepec, the parapods are slightly longer than filipods. Furthermore, the lobe under the

parapod mentioned by Schmid (1989) is a mesodorsal process of phallosome and not of the parapod. Also, the specimens collected in Cascadas de Comaltepec are slightly larger (9.0–10.5 mm) compared to those of the original description (9.0–9.5 mm).

Distribution of the Mexican species of *Atopsyche* and new records

Atopsyche (Atopsyche) aplita Ross & King, 1952

Known distribution. Mexico: Puebla, Michoacán.

A. (Atopsyche) boneti Ross & King, 1952

Known distribution. Mexico: Durango, Morelos, Veracruz.

A. (Atopsyche) calopta Ross & King, 1952

Known distribution. Mexico. Chiapas, Chihuahua, Estado de Mexico, Durango, Morelos, Oaxaca, Veracruz. Previously recorded from Oaxaca at: Tepanzacoalco, 24-ii-1932; Yagila, 26-ii-1932 (Ross & King 1952).

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Cuasimulco, Bobo stream, 17°39'23"N, 96°23'43"W, 460 m asl, 6.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J. A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 1 male (alcohol); Santiago Laxopa, Flor de Azahar stream, 17°13'21.1"N, 96°19'39"W, 1967 m asl, 13-ii-2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 2 males (alcohol).

A. (Atopsyche) cordoba Denning, 1968

Known distribution. Mexico (Veracruz), Nicaragua.

A. (Atopsyche) dampfi Ross & King, 1952

Known distribution. Mexico (Chiapas, Estado de Mexico, Hidalgo, Oaxaca, Veracruz), Nicaragua, Panama. Previously recorded from Oaxaca at: stream bank Jalatlaco, 21-vii-1941; Ixtlán, Yagila, 5-xi-1935 (Ross & King 1952).

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Soyolapam stream, 17°41'47"N, 96°16'54"W, 136 m asl, 4,5.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 3 males (alcohol); Santiago Cuasimulco, Bobo stream, 17°39'23"N, 96°23'43"W, 460 m asl, 7.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 1 male (alcohol); San Juan Tepanzacoalco, Yegu-Iag-Lagu stream, 17°24'18"N, 96°23'11"W, 1320 m asl, 21.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 4 males (alcohol); same data except 1,2-xi-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 2 males (alcohol); Santiago Laxopa, Flor de Azahar stream, 17°13'21.1"N, 96°19'39"W, 1967 m asl, 13-ii-2016, light trap, R. Novelo-

Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 2 males (alcohol); same data except 3,4-xi-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 5 males (alcohol).

A. (Atopsyche) erigia Ross 1947

Known distribution. Brazil, Costa Rica, Guatemala, Mexico (Chiapas, Hidalgo, Jalisco, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz), Nicaragua, Panama, USA. Previously recorded from Oaxaca at: ruta 175, km 50, San Mateo Yetla, 23-x-1983, Col. J. Bueno, 3 males; km 93 carr. Tuxtepec, 21-viii-1984, Col. A. Ibarra, 10 males (Tufinio-Ascoitia 1986); Valle Nacional, Mar. 2, 1 male (Ross & King 1952)

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Soyolapam stream, 17°41'47"N, 96°16'54"W, 136 m asl, 26,27.x.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya and M. Razo-González, 23 males (alcohol).

A. (Atopsyche) espala Ross & King, 1952

Known distribution. Mexico: Chiapas.

A. (Atopsyche) hidalgoi Flint, 1967a

Known distribution. Mexico: Chiapas, Distrito Federal, Estado de Mexico, Morelos.

A. (Atopsyche) hintoni Denning, 1964

Known distribution. Mexico. Baja California.

A. (Atopsyche) hispida Denning, 1965

Known distribution. Mexico: Veracruz.

A. (Atopsyche) huenga Flint, 1974

Known distribution. Guatemala, Mexico (Chiapas), Nicaragua.

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Soyolapam stream, 17°41'47"N, 96°16'54"W, 136 m asl, 18.iv.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol); San Juan Tepanzacoalco, Yegu-Iag-Lagu stream, 17°24'18"N, 96°23'11"W, 1320 m asl, 21.xi.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol).

A. (Atopsaura) japoda Ross and King, 1952

Known distribution. 'Mexico' (without more data), Nicaragua.

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Cuasimulco, Bobo stream, 17°39'23"N, 96°23'43"W, 460 m asl, 6.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J. A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol); San Juan Tepanzacoalco, Yegu-Iag-Lagu stream, 17°24'18"N, 96°23'11"W, 1320 m asl, 10.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol).

Remarks. This species was previously recorded in Mexico; however, the exact locality where the biological material was collected is unknown.

A. (Atopsaura) majada Ross, 1947

Known distribution. Mexico (Chiapas, Estado de Mexico, Hidalgo, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Veracruz), Nicaragua, Panama. Previously recorded from Oaxaca at: Finca Pacífica, 21.vi.1985, Col. J. Bueno, 2 males; Valle Nacional, 23.ix.1982, Col. J. Bueno, 1 male (Tufinio-Ascoitia 1986).

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Soyolapam stream, 17°41'47"N, 96°16'54"W, 136 m asl, 4,5.ii.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 14 males (alcohol); same data except 26,27-x-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 13 males (alcohol); Santiago Cuasimulco, Bobo stream, 17°39'23"N, 96°23'43"W, 460 m asl, 29.x.2016, light trap, R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol).

A. (unplaced) mexicana (Banks, 1901)

Known distribution. Mexico: Veracruz.

Remarks. The type, in the Museum of Comparative Zoology, was examined in 1951 and was without abdomen, so that it is not possible at present to identify the specimen beyond genus. The venation definitely indicates that it belongs to *Atopsyche* (Ross 1953).

A. (Atopsyche) pilcomayo Schmid, 1989

Previous distribution. Mexico: Oaxaca. Previously recorded from Oaxaca at: 53 mi. NE Guelatao, 1475 m asl, 30-vii-1984, light trap, Col. K. Wolfe, M. Valverde, 1 male (SDNHM), 1 male (CNCI9849) (Schmid 1989).

Material examined. MEXICO: Oaxaca, Santiago Comaltepec, Cascadas de Comaltepec stream, 17°35'15"N, 96°29'35"W, 2432 m asl, 22-iv-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 3 males (alcohol, CNIN-IBUNAM); same data except 30-x-2016, light trap, Col. R. Novelo-Gutiérrez, J.A. Gómez-Anaya, M. Razo-González, 1 male (alcohol, CNIN-IBUNAM).

A. (Atopsyche) socialis Flint, 1967b

Known distribution. Mexico: Durango.

A. (Atopsyche) sperryi Denning, 1949

Known distribution: Mexico (Durango), USA.

A. (Atopsyche) tripunctata Banks, 1905

Known distribution: Mexico (Durango), USA.

Key to males of *Atopsyche* species from Mexico

- 1 First article of inferior appendages with apicomeral projection (subgenus *Atopsaura*)..... 2
- First article of inferior appendages without apicomeral projection (subgenus *Atopsyche*)..... 3

- 2(1) Filipods longer than parapods; inferior appendages with scarcely any indication of segmentation, forked tip with blunt subequal apices; unpaired dorsal spine, bifurcate at the base, emerging from the anterior region of phallic complex (*A. batesi* group) *A. majada* Ross 1947
- Filipods shorter than parapods; first article of inferior appendages with an apical hooked projection, parallel to the second article; apicomeral projection of first article of inferior appendages, forming pincers with the second article (*A. longipennis*.....
..... *A. japoda* Ross & King 1952
- 3(1) Second article of inferior appendages tapered from base and hooked ventrally (*A. bolivari* group)..... 4
- Second article of inferior appendages large and triangular (*A. tripunctata* group)..... 7
- 4(3) Parapods basal half wider than apical half..... 5
- Parapods almost the same width throughout their length (Figure 1A)..... 6
- 5(4) Parapods large with a strong, highly elevated, middorsal tooth, basidorsal tooth smaller; the phallosome is broad with three lobes on the posterior margin.... *A. boneti* Ross & King 1952
- Parapods with two strong dorsal teeth and one or more setiferous dorsal tubercles in the apical half; phallosome with apex truncated, with two pairs of narrow, elongated processes placed in lateral and ventral position with respect to the principal lobes *A. dampfi*, 1952
- 6(4) Parapods with three large long dorsal spine-like processes, the middle one being longer than the lateral ones; phallosome with truncated apex, serrated, with several sclerotized teeth.....
..... *A. cordoba* Denning 1968
- Parapods with a long anteriorly directed pre-apical process and a smaller spine on the mid-dorsal section; phallosome smooth with apex acuminate, ventral margin with a long, slender lobe near the base..... *A. hintoni*, 1964
- 7(3) Filipods longer than parapods (Figure 2A)..... 8
- Filipods shorter or nearly as long as parapods (Figures 1)A and 3A..... 9
- 8(7) Parapods with a deep ventral notch and a single sclerotized dorsal tooth on apical third; second article of inferior appendages subtriangular, same length as the first article; phallosome with two pairs of dorsoapical sclerotized processes, lateral one longest.....
..... *A. espala* Ross & King 1952

- Parapods constricted mesally, apically widened, with two dorsal teeth, one subapical and one apical; second article of inferior appendages subovate, half the length of first article (Figure 2A); phallotheca with a pair of subapical bifurcated, sclerotized, dorsal processes (Figure 2C).....
..... *A. bifurcata* sp. nov
- 9(7) Parapods twice as long as wide; filipods shorter than parapods, slender, with a long apical seta; phallotheca with a pair of dorsal processes elongated ventrally almost to the tip..... 10
- Parapods three to four times as long as they are wide; filipods shorter or about as long as parapods, thicker apically (Figure 1A); phallotheca without elongated dorsal processes 12
- 10(9) First article of inferior appendages slender; parapods apex truncated, dorsal margin recurved with several erect setae, dorsoapical margin acute..... *A. hispida* Denning 1965
- First article of inferior appendages with a basal constriction, expanding apically; parapods rounded apically..... 11
- 11(10) Parapods basal portion narrower than distal half, dorsal margin with several setae; second article of inferior appendages half the length of the first, with an oblique setose ridge on the inner surface *A. calopta* Ross & King 1952
- Parapods broad, rounded apically, with a middorsal notch; second article of inferior appendages about as long as the first, without setose ridge..... *A. huenga* Flint 1974
- 12(9) Phallotheca without sclerotized paired processes 13
- Phallotheca with paired sclerotized processes (Figures 1)C, 2C, and 3C 14
- 13(12) First article of inferior appendages without mesal projections; phallotheca subrectangular, with apex truncated..... *A. erigia* Ross 1947
- First article of inferior appendages bearing a prominent mesal directed process on the inner face; phallotheca with base wide, tapering gradually to slender acute apex, with a ventral notch in lateral view.....
..... *A. sperryi*; Denning 1949
- 14(12) First article of inferior appendages without processes on the inner face.... *A. hidalgoi* Flint 1967a
- First article of inferior appendages with projections or processes (Figures 1)A and 3A..... 15
- 15(14) Phallotheca with two pairs of sclerotized processes 16
- Phallotheca with a pair of sclerotized processes (Figure 1C)..... 17
- 16(15) Parapods rectangular in appearance, with a series of teeth on distal dorsal margin; phallotheca with two pairs of processes, one hook-shaped posterodorsal and one short lateromesal *A. aplita* Ross & King 1952
- Parapods sinuous, narrower on basal half than apical half; phallotheca with a bifurcated posterodorsal process and a pair of elongated, lateral, spine-like processes..... *A. tripunctata*; Ross 1947
- 17(15) Parapods straight, with basal half narrower than apical half (Figure 3A); phallotheca with a pair of bifurcated lateromesal processes (Figure 3)C and D *A. pilcomayo* Schmid 1989
- Parapods of almost the same width throughout their length (Figure 1A); phallotheca with a pair of spine-like lateromesal processes (Figure 1C) 18
- 18(17) Parapods with two groups of teeth, one group on dorsomesal area and the other one on dorsoapical margin; filipods almost as long as parapods (Figure 1A)..... *A. jujmi* sp. nov.
- Parapods with a dorsal subapical tooth and dorsal and lateral apical teeth; filipods half the length of parapods..... *A. socialis* Flint 1967b

Discussion

Since Schmid's (1989) revision, no new species of *Atopsyche* had been described from Mexico. The diversity of Mexico is comparable to that of Brazil where 25 species have been recorded (Gomes & Calor 2016). With the new species described in the present work, the number of *Atopsyche* species recorded from Mexico reaches 20, in 17 states of the 32 that comprise the Mexican Republic, which represents 53% of the total. Oaxaca has now nine species, representing 45% of the total species of *Atopsyche* in Mexico, followed only by Chiapas and Veracruz states, with seven species each one. Razo-González et al. (2021), carried out a biogeographic analysis where they identified that *Atopsyche pilcomayo*, along with 10 other species, is endemic to the Sierra de Juárez in Oaxaca state. This area concentrates a high richness of species of caddisflies and other taxa (Luis-Martínez et al. 1991; Rodríguez et al. 2018; Aragón-Parada et al. 2019; Hernández-Rodríguez & Aguirre-Hidalgo 2020), which identify it as a biodiversity

hotspot. Unfortunately, no part of Sierra de Juárez has been defined as protected area. *Atopsyche* has been related to particular environmental characteristics, associated to high mountains (Vázquez-Ramos et al. 2014; Jaimes-Contreras & Granados-Martínez 2016), and could be used as reference to incorporate within management and conservation programs in those environments that are very fragile ecosystems (Emmer et al. 2021). These results show the lack of records of this important group in almost 50% of the territory, the importance of Oaxaca to the Trichoptera biodiversity, and the need of more research in the group for conservation purposes in general.

Acknowledgments

The authors are grateful to Dr. José Antonio Gómez-Anaya for his help and companionship during insect collections. Thanks are due to the authorities of Santiago Comaltepec, Santiago Cuasimulco, San Juan Tepanzacoalco and Santiago Laxopa for providing access to their lands. We wish to thank Dr. Stefan Vidal, and three anonymous reviewers for valuable comments and suggestions to improve the manuscript.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

This work was supported by Posgrado en Ciencias Biológicas program of the Universidad Nacional Autónoma de México during the senior doctoral studies. This study was partly funded by a doctoral grant from CONACyT [326085].

ORCID

María Razo-González  <http://orcid.org/0000-0002-5088-9472>

Rodolfo Novelo-Gutiérrez  <http://orcid.org/0000-0003-3163-2820>

Gabriela Castaño-Meneses  <http://orcid.org/0000-0002-5405-5221>

Juan Márquez  <http://orcid.org/0000-0001-5423-3545>

References

- Aragón-Parada J, Carrillo-Reyes P, Rodríguez A, Munguía-Lino G. 2019. Diversidad y distribución del género *Sedum* (Crassulaceae) en la Sierra Madre del Sur, México. *Rev Mex Biodivers.* 90(4):1–17.
- Banks N. 1901. A list of neuropteroid insects from Mexico. *Trans Am Ent Soc.* 27:361–372.
- Banks N. 1905. Descriptions of new Nearctic neuropteroid insects. *Trans Am Ent Soc.* 32(1):1–20.
- Banks N. 1913. Synopses and descriptions of exotic Neuroptera. *Trans Am Ent Soc.* 39(1):201–242.
- Blahnik RJ, Gottschalk RM. 1997. New species of *Atopsyche* from Costa Rica (Trichoptera: Hydrobiosidae). *Entomol News.* 108(3):161–174.
- Blahnik RJ, Holzenthal RW. 2004. Collection and curation of Trichoptera, with an emphasis on pinned material. *Nectopsyche Neotropical Trichoptera Newsletter.* 1 (Suppl.):8–20.
- Denning DG. 1949. A new genus and five new species of Trichoptera. *J Kans Entomol.* 22(3):88–93.
- Denning DG. 1964. Trichoptera of Baja California. *Pan Pacific Entomol.* 40(2):128–134.
- Denning DG. 1965. New Trichoptera from United States and Mexico. *Pan Pacific Entomol.* 41(4):262–272.
- Denning DG. 1968. New species and notes of western Trichoptera. *J Kans Entomol.* 41(1):63–69.
- Emmer A, Cook SJ, Frey H, Shugar DH. 2021. Editorial: geohazards and risks in high mountain regions. *Front Earth Sci.* 9:1–3.
- Flint Jr. OS. 1967a. Studies of Neotropical caddis flies, IV: new species from Mexico and Central America. *Proc US Nat Mus.* 123(3608):1–24.
- Flint Jr. OS. 1967b. Studies of Neotropical caddis flies, VI: on a collection from northwestern Mexico. *Proc Entomol Soc Wash.* 69:162–176.
- Flint Jr. OS. 1974. Studies of Neotropical caddisflies XVIII: new species of Rhyacophilidae and Glossosomatidae (Trichoptera). *Smithson Contr Zool.* 169:1–30.
- Gomes V, Calor AR. 2016. Taxonomy of *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae) from Brazil: new species, distributional notes and identification key. *Zootaxa.* 4139 (1):51–75.
- Gomes V, Calor AR. 2019. *Atopsyche* Banks (Trichoptera: Hydrobiosidae): new species, redescription, and new records. *Zootaxa.* 4567(3):567–579.
- Hernández-Rodríguez E, Aguirre-Hidalgo V. 2020. Diversidad de musgos del bosque nublado de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México. *Acta Bot Mex.* 127:1–14.
- Jaimes-Contreras AM, Granados-Martínez C. 2016. Tricópteros asociados a siete afluentes de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Rev Mex Biodivers.* 87 (2):436–442.
- Luis-Martínez A, Vargas-Fernández I, Llorente-Bousquets J. 1991. Lepidoptero-fauna de Oaxaca I: distribución y fenología de los Papilionoidea de la Sierra de Juárez. *Publicaciones Especiales del Museo de Zoología.* 3:1–119.
- Razo-González M, Márquez J, Castaño-Meneses G, Novelo-Gutiérrez R. 2021. La complejidad biogeográfica de la Sierra de Juárez, Oaxaca, México, revelada a través del análisis de parsimonia de endemismos de especies de tricópteros (Insecta: Trichoptera). *Rev Mex Biodivers.* 92 (4):1–21.
- Rodríguez A, Castro-Castro A, Vargas-Amado G, Vargas-Ponce O, Zamora-Tavares P, González-Gallegos J, Carrillo-Reyes G, Anguiano-Constante M, Carrasco-

- Ortiz M, García-Martínez M, et al. 2018. Richness, geographic distribution patterns, and areas of endemism of selected angiosperm groups in Mexico. *J Syst Evol.* 56 (5):537–549.
- Ross HH. 1947. Descriptions and records of North American Trichoptera, with synoptic notes. *Trans Am Entomol Soc.* 73(2):125–168.
- Ross HH. 1953. Additional material on the phylogeny and dispersal of *Atopsyche* (Trichoptera; Rhyacophilidae). *J Wash Acad Sci.* 43(9):287–293.
- Ross HH, King EW. 1952. Biogeographic and taxonomic studies in *Atopsyche* (Trichoptera, Rhyacophilidae). *Ann Entomol Soc Am.* 45(2):177–204.
- Schmid F. 1989. Les Hydrobiosides (Trichoptera, Annulipalpia). *Bull Inst R Sci Nat Belgique.* 59(Suppl.):1–154.
- Tufinio-Ascoitia SF 1986. Revisión taxonómica del género *Atopsyche* para México (Trichoptera: Rhyacophilidae) [bachelor's thesis]. Distrito Federal (MX): Universidad Nacional Autónoma de México.
- Ulmer G. 1905. Über die geographische Verbreitung der Trichopteren. *Zeitschrift für wissenschaftliche Insektenbiologie.* 1:16–32, 68–80, 119–126.
- Vázquez-Ramos JM, Guevara G, Reinoso-Flórez G. 2014. Factores ambientales asociados con la preferencia de hábitat de larvas de tricópteros en cuencas con bosque seco tropical (Tolima, Colombia). *Rev Biol Trop.* 62(2):21–40.