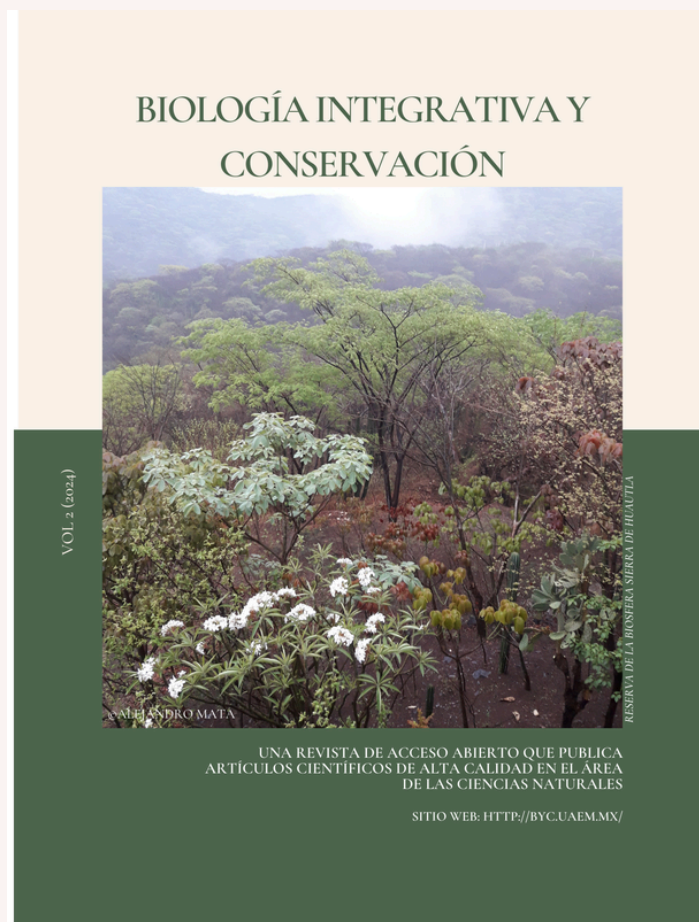


# BIOLOGÍA INTEGRATIVA Y CONSERVACIÓN

Vol. 2 (2024). Reserva de Derechos al Uso Exclusivo: 04-2023-040314434300-102

ISSN: En trámite.



## ARTÍCULOS/PAPERS

*Dynamics of the seed bank in a tropical pine forest after a fire*

*Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio*

Kenya León-Carvajal, Cristina Martínez-Garza, Iris Betsabe Juan-Baeza

*Synopsis of the myrmecophilous cockroach genus *Myrmecoblatta* (Blattodea: Nocticolidae:*

*Latindiinae), with description of a new species; including data to tribe Compsodini Rehn, 1951 in America*

*Sinopsis del género de cucarachas mirmecófilas *Myrmecoblatta* (Blattodea: Nocticolidae: Latindiinae), con la descripción de una especie nueva; incluyendo datos para la tribu Compsodini Rehn, 1951 en América*

Julio Cesar Estrada-Álvarez, Reinier Núñez-Bazán, Román Alberto López-Muñoz, Elizabeth Arellano

Universidad Autónoma del Estado de Morelos  
Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación  
byc.uaem.mx, bic@uaem.mx



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL  
ESTADO DE MORELOS



CENTRO DE INVESTIGACIÓN  
EN BIODIVERSIDAD  
Y CONSERVACIÓN

## ARTÍCULOS/PAPERS

*Foraging behavior of Mexican mojarra *Amphilophus istlanus* at potential risk from invasive fish predator *Amatitlania nigrofasciata**

Comportamiento de forrajeo de la mojarra mexicana *Amphilophus istlanus* en potencial riesgo por el depredador invasor *Amatitlania nigrofasciata*

Alberto Tapia, Olivia De los Santos, Elsay Arce

---



# BIOLOGÍA INTEGRATIVA Y CONSERVACIÓN

Vol. 2 (2024). Reserva de Derechos al Uso Exclusivo: 04-2023-040314434300-102

ISSN: En trámite.

## EDITORES EN JEFE

Dra. Elizabeth Arellano Arenas

Dra. Cristina Martínez Garza

Dr. Xavier López Medellín

## EDITORES ASOCIADOS

Dr. Raúl Ernesto Alcalá Martínez

Dra. Patricia Valentina Carrasco Carballido

Dra. Marcela Osorio Beristain

Dr. Carlos N. Ibarra Cerdeña

Dra. Daily Martínez Borrego

Dr. Daryl D. Cruz Flores

Dra. María Magdalena Ramírez

Dra. Sandra Milena Ospina

Dr. Lázaro Guevara López

Dr. Norman Mercado Silva

Dra. Marinés de la Peña-Domene

Dr. José Antonio Sierra-Huelsz

Dr. Ricardo Mariño Pérez

Dr. Emir Pérez Bermúdez

Dra. Elisabet V. Wehncke

Dr. David Valenzuela

Dr. Iván Castro Arellano

## GRUPO TÉCNICO

Biol. María Guadalupe Rangel Altamirano

M. en C. Luz María Ayestarán Hernandez

M en D. R. Angélica María Alemán Octaviano

Biología Integrativa y Conservación, Vol. 2 (2024) es una revista de publicación anual, editada por la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), a través del Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC). Av. Universidad 1001 Col. Chamilpa C.P. 62209, Cuernavaca, Morelos, Tel (01 777)329-7019.

Página web: <http://byc.uaem.mx/>

Correo electrónico: [bic@uaem.mx](mailto:bic@uaem.mx)

Editores responsables: Dra. Elizabeth Arellano Arenas, Dra. Cristina Martínez Garza y Dr. Xavier López Medellín.

Reserva de Derechos al Uso Exclusivo: 04-2023-040314434300-102

ISSN: En trámite.

Responsable de la última actualización de este número: Daryl David Cruz Flores. Av. Universidad 1001, Colonia Chamilpa, CP 62209, Cuernavaca, Morelos, México, Tel. (01 777) 329- 7019, [byc@uaem.mx](mailto:byc@uaem.mx). Fecha de la última modificación: 17 de julio de 2024.

Biología Integrativa y Conservación publica artículos científicos que sean resultados de investigaciones originales desarrolladas por investigadores mexicanos y del extranjero. Esta revista proporciona acceso abierto inmediato a su contenido, con base en el principio de ofrecer al público un acceso libre a las investigaciones para contribuir a un mayor intercambio global de conocimientos. Los manuscritos publicados en esta revista reflejan exclusivamente la opinión de los autores. Los nombres de productos, equipos o software mencionados en los manuscritos no reflejan recomendaciones por parte de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Biología Integrativa y Conservación o su comité editorial.

Biología Integrativa y Conservación se publica en acceso abierto bajo una [Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/).



## Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

### *Dynamics of the seed bank in a tropical pine forest after a fire*

✉ Kenya León-Carvajal<sup>1</sup>, ✉ Cristina Martínez-Garza<sup>2\*</sup>, ✉ Iris Betsabe Juan-Baeza<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Maestría en Biología Integrativa de la Biodiversidad y la Conservación, Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Avenida Universidad 1001, C. P. 62209, Cuernavaca. Morelos, México.

<sup>2</sup>Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Avenida Universidad 1001, C. P. 62209, Cuernavaca. Morelos, México,

\*Correspondencia: [cristina.martinez@uaem.mx](mailto:cristina.martinez@uaem.mx)

Recibido: 01 de enero de 2024

Aceptado: 20 de abril de 2024

**Declaración de Intereses:** Las autoras declaran que no tienen intereses financieros en competencia, ni relaciones personales que hayan influido en el trabajo reportado en este artículo.

**Contribución de autores:** Todas las autoras concibieron las ideas y diseñaron la metodología; Kenya León-Carvajal e Iris B. Juan-Baeza llevaron a cabo el trabajo de campo; Kenya León-Carvajal llevó a cabo el trabajo de invernadero; Kenya León-Carvajal analizó los datos. Todas las autoras contribuyeron por igual a los borradores y a la versión final del documento.

**Resumen:** Después de una perturbación, el proceso de regeneración natural inicia con la germinación de las semillas que se encuentran en el banco del suelo o en la hojarasca. Dado que los bosques tropicales de pino son susceptibles a incendiarse, el banco de semillas puede quemarse, afectando la recuperación del ecosistema. El objetivo de este estudio fue evaluar el banco de semillas del bosque tropical de pino del paraje El Fresno localizado en el ejido de Santa María Ahuacatitlán, Cuernavaca, Morelos, México después de dos años de ocurrido un incendio. La riqueza y densidad de semillas del banco se evaluó en la hojarasca y en el suelo del bosque que experimentó severidad de incendio baja, media o alta y se comparó con la del bosque no quemado mediante el método de tamizado y el de emergencia de plántulas. En total se registraron 597 semillas de 22 morfoespecies y emergieron 1,596 plántulas de 48 morfoespecies. Los 42 taxones determinados pertenecieron a 29 géneros en 20 familias: las familias Asteraceae (30%) y Rubiaceae (23 %) representaron más de la mitad de todas las semillas o plántulas registradas. La mayoría de las especies fueron herbáceas (N=39) y sólo se registraron tres especies leñosas. La riqueza de semillas fue más alta en la hojarasca del bosque que experimentó severidad baja en comparación con el banco del bosque que experimentó un incendio de alta severidad. Los resultados sugieren que los incendios de baja o media severidad liberan espacio y aumentan la cantidad de luz, lo que favorece el desarrollo de un banco de plántulas de leñosas y de una diversa comunidad de hierbas que contribuye a enriquecer el banco de semillas.

**Palabras clave:** Asteraceae, Gramíneas, Herbáceas, Rubiaceae, Santa María Ahuacatitlán.

Este artículo se encuentra bajo los términos de la licencia Creative Commons Attribution-NonCommercial (CC BY-NC 4.0). <https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/>

URL: [byc.uaem.mx](https://byc.uaem.mx)

**Abstract:** After a disturbance, the process of natural regeneration begins with the germination of seeds from the bank in the soil or litter. Since tropical pine forests are susceptible to fire, the seed bank can burn, affecting ecosystem recovery. The objective of this study was to evaluate the seed bank of the tropical pine forest of El Fresno located in the ejido of Santa María Ahuacatlán, Cuernavaca, Morelos, Mexico two years after a fire occurred. The seed richness and density of the bank was evaluated in the litter and the soil of forest that experienced low, medium, or high fire severity and was compared with that of the unburned forest using the sieving method and the seedling emergence method. In total, 597 seeds of 22 morphospecies were recorded and 1,596 seedlings of 48 morphospecies, emerged. The 42 taxa determined belonged to 29 genera in 20 families: the Asteraceae (30%) and Rubiaceae (23%) families represented more than half of all recorded seeds or seedlings. Most species were herbaceous (N=39) and only three woody species were recorded. Seed richness was higher in the litter of the forest that experienced a fire of low severity compared to the forest that experienced a high severity fire. Seed richness was higher in the litter of the forest that experienced low severity compared to the forest bank that experienced a high severity fire. The results suggest that fires of low or medium severity release space and increase light favoring the development of a seedlings bank of woody species and a diverse community of herbs that contributes to enriching the seed bank.

**Key words:** Asteraceae, Grasses, Herbs, Rubiaceae, Santa María Ahuacatlán.

---

## Introducción

El banco de semillas es la reserva de semillas presentes en la hojarasca y el suelo (Roberts, 1981; Baskin & Baskin, 1998). La semilla es la unidad reproductora que dará lugar a una planta y que se forma a partir de un óvulo fecundado (Azcón-Bieto & Talón, 2008). La entrada de semillas al banco se lleva a cabo mediante los eventos de dispersión biótica, mediada por animales (i.e., aves, murciélagos) o de dispersión abiótica (i.e., viento, agua; Howe & Smallwood, 1982). Una vez que las semillas han caído al suelo, la hojarasca, que es la capa más superficial del suelo (Facelli & Pickett, 1991a), puede atraparlas y evitar su desecación (Ruprecht *et al.*, 2010). Por otra parte, la salida de semillas del banco sucede cuando estas germinan (Roberts, 1981), pero una capa gruesa de hojarasca puede inhibir la germinación, favoreciendo la formación de un banco de semillas denso (Egawa *et al.*, 2009; revisado por Wang *et al.*, 2022). El banco de semillas es el reservorio genético para que un ecosistema regrese a su estado original después de un disturbio (Thompson, 1992), pero los disturbios, a su vez, pueden modificar sus atributos.

Los bosques tropicales de pino son propensos a incendiarse. Los incendios forman parte de la dinámica de estos bosques, llamados dependientes o adaptados al fuego (Jardel-Peláez, 1991; Rodríguez-Trejo, 2012). El efecto de los incendios en el ecosistema se evalúa de acuerdo con el consumo de materia orgánica subterránea y superficial (Patterson & Yool, 1998). Este efecto, denominado severidad de incendio, puede determinarse por técnicas de teledetección basada en los cambios en la reflectividad del bosque (Key & Benson, 2006). Mas adelante, los niveles de severidad de incendio se confirman con la observación en campo de atributos

ecológicos: todos los incendios consumen la capa de hojarasca y los incendios de baja severidad también consumen la vegetación del sotobosque; además, los incendios de severidad media provocan la mortalidad de parte de la vegetación del dosel (Ryan y Noste, 1985; Granados-Sánchez & López-Ríos, 1996; Fulé & Covington, 1997). Finalmente, en la severidad alta se quema todo el dosel, además de que la capa orgánica profunda del suelo es reducida a cenizas, lo que puede dejar grandes áreas expuestas a la erosión (Keeley, 2006). El bosque tropical de pino es propenso a incendiarse y la severidad de esta perturbación pueden detectarse de manera remota para después confirmarse en campo.

Los incendios forestales pueden modificar los atributos del banco de semillas y la velocidad de recuperación del bosque. El proceso que involucra la incorporación de plantas a una población después de un disturbio que ha dejado espacio y recursos es llamado regeneración natural (Harper, 1977). Después de un incendio, la regeneración puede comenzar con las semillas que llegan por eventos de dispersión o las del banco, si estas sobrevivieron al fuego (Roberts, 1981; Baskin & Baskin, 1998). Las semillas que tienen testa permeable aumentan su germinación con el calor debido a la escarificación de la testa, pero a temperaturas muy elevadas su viabilidad puede disminuir (Baskin & Baskin, 1998). En un incendio de severidad alta se pueden alcanzar temperaturas de hasta 1,000°C que calcinan las semillas (Keeley, 2006). Los incendios, al eliminar la hojarasca, dejan espacio para el establecimiento de nuevas plantas; las semillas presentes en la hojarasca se queman, mientras que las que están en el suelo, con testas gruesas, pueden sobrevivir y germinar (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009). Si un incendio de alta severidad elimina todo el banco de semillas y no hay dispersión desde áreas

cercanas, el proceso de regeneración natural podría detenerse (Enright & Kintrup, 2001; Habrouk *et al.*, 1999). Finalmente, los incendios pueden afectar de manera diferencial el banco de semillas dependiendo de la profundidad del suelo: en bosques templados se ha encontrado una mayor densidad de semillas en las capas superficiales del suelo (McGee & Feller, 1993; Moscoso & Diez, 2005). Esas semillas también están más expuestas a la depredación y a los incendios (Piudo & Caveró, 2005). Por otra parte, las semillas que se encuentran a mayor profundidad son más longevas, al no estar expuestas al disturbio (Reiné-Viñales, 2002). Un incendio de baja severidad puede favorecer la germinación, pero los de alta severidad pueden provocar la pérdida del banco de semillas superficial, lo que podría afectar la velocidad de regeneración del bosque.

En marzo de 2017 ocurrió un incendio en el paraje El Fresno, localizado en el ejido de Santa María Ahuacatitlán, Municipio de Cuernavaca, estado de Morelos, centro de México. A partir de imágenes multiespectrales tomadas antes y después del incendio se designaron áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media o alta (Juan-Baeza *et al.*, 2024). En el 2018, una evaluación de la estructura del bosque reveló que el incendio de severidad media aumentó el reclutamiento de plántulas de pino, mientras que el incendio de alta severidad favoreció el rebrote de encinos (Juan-Baeza *et al.*, 2024). En este escenario, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la severidad de incendio en la dinámica del banco de semillas después de dos años de ocurrido el incendio. La siguiente hipótesis se puso a prueba: el incendio favorece el banco de semillas, pero el aumento en su severidad lo afecta; se espera un menor efecto del incendio a mayor profundidad del suelo. La severidad de incendio, al modificar el banco de semillas, puede afectar el proceso de regeneración natural, por lo que su evaluación es primordial para planear las acciones de manejo y restauración necesarias para conservar el bosque.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Sitio de estudio

El banco de semillas se evaluó en el paraje El Fresno que pertenece al ejido de Santa María Ahuacatitlán, Cuernavaca, Morelos, México (Fig. 1). Este paraje se localiza a 18°57'38"-18°59'16" latitud Norte y 99°17'23"-99°18'49" longitud Oeste. El clima dominante es semicálido subhúmedo con un régimen de lluvias en verano (Sorani-Dalbon & Rodríguez-

Gallegos, 2020). La temperatura media anual es de 21 °C con una precipitación media anual entre 970 y 1,500 mm (Sorani-Dalbon *et al.*, 2020). Los meses que presentan las mayores temperaturas (24°C a 28°C) son abril y mayo, mientras que los meses más fríos (< 15°C), son diciembre y enero (INEGI, 2005). Esta región tiene un rango altitudinal entre 1,513 y 2,320 m s. n. m. (INEGI, 2005). Los suelos en este paraje, incluido en la región Glacis de Buenavista, son calcáreos, Andosoles, Luvisoles, y los llamados paleosuelos (Revisado en Sorani-Dalbon & Rodríguez-Gallegos, 2020). El bosque tropical de pino es la vegetación que domina y se incluye dentro del ecosistema denominado Bosque de coníferas y latifoliadas (Rzedoswki, 2006). Este ecosistema se caracteriza por tener una gran diversidad de plantas en el sotobosque principalmente de gramíneas y plantas de la familia Asteraceae y pocas especies de árboles dominantes del dosel; el 25% de la flora de México se encuentra en estos bosques (Challenger & Soberón, 2008). En el sotobosque de este ecosistema también resalta la diversidad de hongos macroscópicos (Rzedoswki, 2006). Además, esta vegetación alberga una gran diversidad de animales endémicos como el gorrión serrano (*Xenospiza baileyi*), la rana leopardo de Moctezuma (*Lithobates moctezumae*), el ratón de los volcanes (*Neotomodon alstoni*), el tlaconete dorado (*Pseudoecurycea leprosa*) y la lagartija escamosa de mezquite (*Sceloporus grammicus*) (Revisado en Sorani-Dalbon *et al.*, 2020). En sitios conservados del bosque de Santa María Ahuacatitlán se han registrado ocho especies de leñosas: *Pinus pringlei* Shaw (Pinaceae) representa el 86% de la abundancia de árboles de > 2.5 cm DAP mientras que *Pinus patula* Schltdl. & Cham. (Pinaceae) (1%) y *Quercus castanea* Née (Fagaceae) (1%) fueron poco frecuentes (Juan-Baeza *et al.*, 2024).

Para evaluar el banco de semillas se seleccionaron parcelas usando el mapa elaborado por Juan-Baeza *et al.* (2024) y un muestreo estratificado aleatorio en cuatro condiciones del bosque: el bosque no quemado y áreas que experimentaron un incendio de baja, media o alta severidad de incendio. El mapa fue elaborado con dos imágenes satelitales de Sentinel-2, una del 28 de diciembre de 2016 (pre-incendio) y una del 23 de noviembre de 2017 (post-incendio), utilizando el visor de visualización global (GloVis, <https://glovis.usgs.gov/>) del Servicio Geológico de los Estados Unidos. La resolución espacial de las imágenes fue de 20 m y el límite máximo de nubosidad fue del 10%. Las imágenes fueron procesadas en el programa ArcMap® Ver. 10.5 (2016) creado por Esri (<http://www.esri.com>), siguiendo la metodología de Key & Benson (2006). Las bandas que

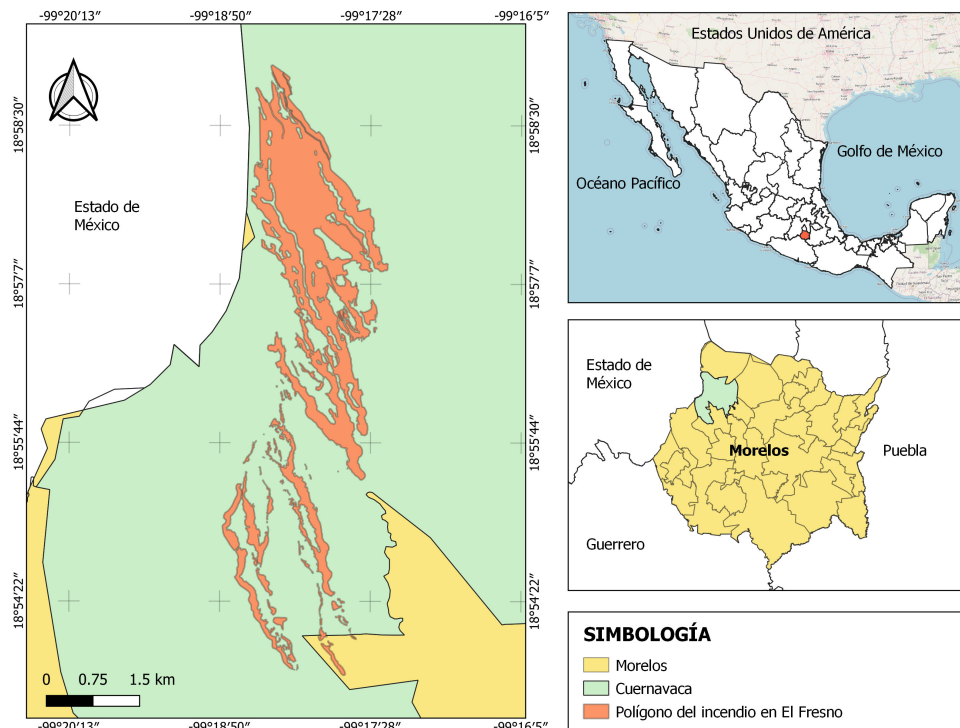


Figura 1. Localización del polígono de incendio (naranja) en el Municipio de Cuernavaca (verde), en la parte norte del estado de Morelos (amarillo), centro de México. Elaborado por Iris B. Juan-Baeza.

se utilizaron fueron la banda 8 (842 nm) y la banda 12 (2,190 nm) del satélite Sentinel-2, que son equivalentes a las bandas 4 (760-900 nm) y 7 (2,080-2,350 nm) de la serie Landsat TM utilizadas por Key & Benson (2006). Los niveles de severidad de incendio se determinaron con los valores de la diferencia normalizada de área quemada (dNBR) usando el índice normalizado de área quemada (NBR; *Normalized Burn Ratio*) de Key & Benson (2006). Más detalles pueden ser consultados en Juan-Baeza *et al.* 2024.

Para este estudio se eligieron 16 parcelas con un radio de 12.62 m (500 m<sup>2</sup>), cuatro por cada nivel de severidad y cuatro parcelas en el bosque no quemado (Fig. S1). Todas las parcelas se seleccionaron en áreas con pendiente moderada (12°-30°) y orientación similar; la pendiente se midió en campo utilizando clinómetros digitales (Haglof, modelo EC II). El muestreo se llevó a cabo en la época de secas del 2019 (entre marzo y mayo). En el centro de cada parcela, a partir de una estaca, se extendieron dos cintas métricas, una con orientación al norte y otra con orientación al sur.

Una toma de muestra se hizo a un lado de la estaca, la otra a los 5 metros hacia el norte y otra a los 5 metros hacia el sur con referencia a la estaca. Las

muestras (0.0046 m<sup>3</sup> por muestra) se tomaron de una superficie de 0.4 x 0.4 m a dos intervalos de profundidad (0-3 cm y 3-6 cm) siguiendo la metodología de McGee & Feller (1993). Las muestras se tomaron con la ayuda de un marco de madera y estacas de madera graduadas clavadas en las esquinas, en el centro y en el contorno del marco; un hilo de cáñamo se utilizó como nivel. Una vez que el área fue delimitada, se midió el espesor de la hojarasca con una regla y se colectó la muestra (Fig. 2). Con el espesor de la hojarasca se calculó la densidad de semillas por volumen de esta capa del suelo (Tabla S1). Después de colectar la hojarasca, se tomaron muestras de suelo a dos profundidades, (i) 0-3 cm y (ii) 3-6 cm (Figura 2).

Por cada parcela y condición del bosque se formaron muestras compuestas con tres submuestras de suelo tomadas por cada profundidad en cada punto de colecta. Los atributos del banco de semillas se evaluaron mediante el método de emergencia de plántulas en invernadero que permite detectar las semillas pequeñas que se pierden en el tamizado; por otra parte, el tamizado permite detectar semillas que no germinan en las condiciones de invernadero, debido a su latencia o porque han perdido la viabilidad (Thompson & Grime, 1979; Roberts, 1981;



Figura 2. Toma de muestras de hojarasca y suelo para evaluación del banco de semillas. A) Elección del punto; B) Delimitación del área; C y D) Recorte y colecta de hojarasca; E) Medición del espesor de la hojarasca; F-H) Extracción de suelo a dos profundidades. Fotos de K. León-Carvajal.

Gross, 1990; Plue *et al.*, 2012). Las muestras compuestas fueron mezcladas en un contenedor y divididas en dos partes de peso seco similar para su evaluación por los dos métodos: (1) *Tamizado*. Todas las muestras se colaron con un tamiz de 10 mm de apertura para separar el material de mayor tamaño (i.e., piedras, conos, plantas, etc.). Posteriormente, las muestras fueron coladas con tamices de 2 mm y de 0.5 mm de apertura. Las semillas encontradas se fotografiaron y se guardaron en contenedores para su determinación. (2) *Emergencia de plántulas*. Las muestras se colocaron homogéneamente sobre bandejas de 30 x 70 x 8 cm sin adicionar otro sustrato. Las bandejas se colocaron en el invernadero del Centro de Investigación en Biodiversidad y

Conservación (CIByC), de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM). En el fondo de las bandejas se colocó una tela tipo cielo para evitar la pérdida de material.

Las muestras se regaron diariamente durante un minuto por la mañana y un minuto por la tarde de manera automatizada. Las condiciones ambientales del invernadero no fueron controladas, ya que se encuentra también en el Municipio de Cuernavaca. Las plántulas que emergieron fueron contadas, fotografiadas y extraídas de la bandeja siguiendo las metodologías de Ferrandis *et al.* (1999, 2001). Los conteos de plántulas se realizaron cada tres días durante siete meses (de julio de 2019 a febrero de 2020), siguiendo la metodología de Forcella *et al.*



(2004). Los helechos que emergieron de las muestras de suelo no se incluyen aquí. La determinación de las plántulas se hizo con la ayuda del curador del herbario del CIByC y la especialista en pastos y hierbas de la Facultad de Ciencias Biológicas de la UAEM.

*Análisis estadísticos*

*Tamizado de Hojarasca*

El efecto de la condición del bosque en la riqueza de semillas en la hojarasca se evaluó mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. La densidad de semillas en la hojarasca se calculó como el promedio de semillas por muestra por parcela (N=4) por volumen (m<sup>3</sup>) de hojarasca. La densidad de semillas/m<sup>3</sup> se transformó con el ln+1 para cumplir con los supuestos del ANOVA (Zar, 1996).

*Emergencia de plántulas de la Hojarasca*

Con este método se registraron sólo seis plántulas de cuatro morfoespecies por lo que no se analizó estadísticamente ni la riqueza ni la densidad.

*Tamizado de Suelo*

Mediante este método se obtuvieron siete morfoespecies por lo que la riqueza no analizó estadísticamente. La densidad de semillas, incluyendo las dos profundidades, fueron analizadas mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. El efecto de la profundidad del suelo (0-3 y 3-6 cm) en la densidad de semillas se evaluó mediante la prueba no paramétrica de Wilcoxon.

*Emergencia de plántulas del suelo*

El efecto de la condición del bosque en la riqueza y en la densidad de plántulas se evaluó mediante

ANOVA's de una vía, incluyendo las dos profundidades. La densidad de plántulas se transformó con el ln+1 para cumplir con los supuestos del ANOVA (Zar, 1996). En los resultados se reportan las medianas y los valores máximos y mínimos para las pruebas no-paramétricas y los promedios y errores estándar para las ANOVAS. Todos los análisis se realizaron el programa *Statistica* versión 7.0 (StatSoftInc., 2004).

**RESULTADOS**

En las muestras de hojarasca se encontraron 507 semillas de 22 morfoespecies y emergieron 6 plántulas de 4 morfoespecies. En las muestras de suelo se encontraron 90 semillas de 7 morfoespecies y emergieron 1,596 plántulas de 47 morfoespecies.

*Tamizado de hojarasca*

De las 22 morfoespecies encontradas en la hojarasca, tres fueron determinadas a nivel de especies y cuatro a nivel de genero (Tabla 1). La mayor riqueza de morfoespecies se registró en la hojarasca del bosque que experimentó baja severidad de incendio (mediana= 6.5), seguida de la severidad media (4.5) y el bosque no quemado (1.5). La menor riqueza (1) se registró en la hojarasca del bosque que experimentó severidad alta de incendio. El análisis reveló que la riqueza de morfoespecies difirió por efecto de la condición del bosque (Fig. 3a) mientras que la comparación múltiple mostró que la riqueza fue estadísticamente mayor en la hojarasca del bosque que experimentó baja severidad de incendio en comparación con la riqueza registrada en la hojarasca del bosque que experimento alta severidad de incendio.

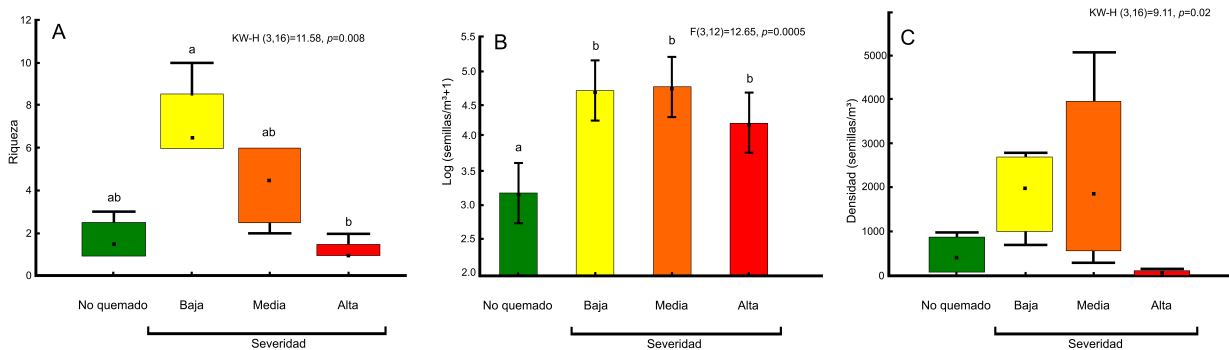


Figura 3. Efecto de la condición del bosque en (A) la riqueza de morfoespecies, (B) la densidad de semillas en la hojarasca y (C) la densidad de semillas en el suelo por el método de tamizado del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. En (A) y (C), el punto negro representa la mediana, los rectángulos el 75% de los datos y las líneas verticales los límites de distribución superior e inferior. En (B) las columnas representan el promedio y las líneas verticales un intervalo de confianza al 95%.

## Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

Tabla 1. Abundancia de semillas obtenidas por tamizaje de hojarasca en el bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia. Entre paréntesis, después de la abundancia de semillas, se muestra el número de morfoespecies sin determinar en cada condición del bosque.

Especie	Familia	F. vida	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp</i>	Pinaceae	Árbol	13	9	13	0
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	0	0	20	0
<i>Quercus sp</i>	Fagaceae	Árbol	0	9	0	0
<i>Sonchus sp</i>	Asteraceae	Hierba	0	30	0	1
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	2	2	21	2
<i>Desmodium sp</i>	Fabaceae	Hierba	0	22	0	0
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	0	8	0	0
Morfoespecies	-	-	0	248(9)	89 (7)	11 (2)
<b>TOTAL morfoespecies</b>			2	16	10	4
<b>TOTAL semillas</b>			15	328	149	14

La mayor densidad de semillas se registró en la hojarasca del bosque que experimentó severidad media de incendio ( $7,478 \pm 2,726$  semillas/m<sup>3</sup>), seguida de la severidad baja ( $5,632 \pm 1,507$  semillas/m<sup>3</sup>) y la severidad alta ( $3,515 \pm 2,579$  semillas/m<sup>3</sup>). La menor densidad de semillas se registró en la hojarasca del bosque no quemado ( $220 \pm 99$  semillas/m<sup>3</sup>). La densidad de semillas en la hojarasca difirió por efecto de la condición del bosque (Figura 3b) y la comparación múltiple reveló que la densidad de semillas fue significativamente menor en la hojarasca del bosque no quemado en comparación con la densidad de semillas en el bosque que se incendió, sin importar la severidad.

### Emergencia de plántulas de la hojarasca

De las cuatro morfoespecies que emergieron de las muestras de hojarasca, una fue determinada a nivel de especie, dos a nivel de género y una a nivel de familia (Tabla S2).

### Tamizado de suelo

De las siete morfoespecies registradas, dos fueron determinadas a nivel de especie y una a nivel de género (Tabla 2). Dado que la densidad de semillas fue estadísticamente similar en las dos profundidades del suelo para todas las condiciones (Tabla S3), a continuación, se presentan los análisis incluyendo las dos profundidades: la mayor densidad de semillas se registró en el suelo del bosque que experimentó baja severidad de incendio (mediana= 1,979 semillas/m<sup>3</sup>), seguida de la severidad media (1,875 semillas/m<sup>3</sup>) y el bosque no quemado (417 semillas/m<sup>3</sup>). La menor densidad de semillas se registró en el suelo del bosque que experimentó una alta severidad de incendio

(70 semillas/m<sup>3</sup>). La densidad de semillas del suelo difirió debido a la condición del bosque (Fig. 3c). La comparación múltiple reveló que el efecto de la severidad de incendio en la densidad de semillas fue parcialmente significativo ( $P < 0.06$ ) entre la severidad alta y la severidad media de incendio (Tabla S4).

### Emergencia de plántulas del suelo

De las 47 morfoespecies de plántulas que emergieron del suelo, nueve fueron identificadas a nivel de especie, 24 a nivel de género y 10 a nivel de familia; cinco morfo-especies no fueron determinadas (Apéndice 1). Las familias Rubiaceae y Asteraceae contribuyeron con cerca de la mitad de las plántulas que emergieron (47.5%, Apéndice 1). En promedio, la mayor riqueza de morfo-especies de plántulas emergió del suelo del bosque que experimentó una severidad baja de incendio ( $12.5 \pm 4$  morfo-especies), seguida por el bosque no quemado ( $9.5 \pm 4.5$ ) y la severidad media ( $11.8 \pm 5$ ); la menor riqueza de morfo-especies de plántulas ( $5 \pm 4$ ) emergió del suelo que experimentó una severidad alta de incendio. El análisis de varianza reveló que la riqueza de plántulas fue estadísticamente similar en las cuatro condiciones del bosque (Fig. 4a).

## DISCUSIÓN

Este estudio evaluó el efecto de la severidad de incendio sobre el banco de semillas del bosque tropical de pino después de dos años de la perturbación. Acorde con nuestra hipótesis, el incendio favoreció la abundancia de semillas en la hojarasca. El banco estuvo dominado por herbáceas y

Tabla 2. Número de semillas y especies obtenidas por tamizado de suelo en el bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia

Especie	Familia	F. vida	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	Árbol	7	6	1	2
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	1	1	2	0
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	3	15	33	2
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	0	1	0	0
3 morfoespecies	-	-	0	13	3	0
<b>TOTAL riqueza</b>			3	7	5	2
<b>TOTAL semillas</b>			11	36	39	4

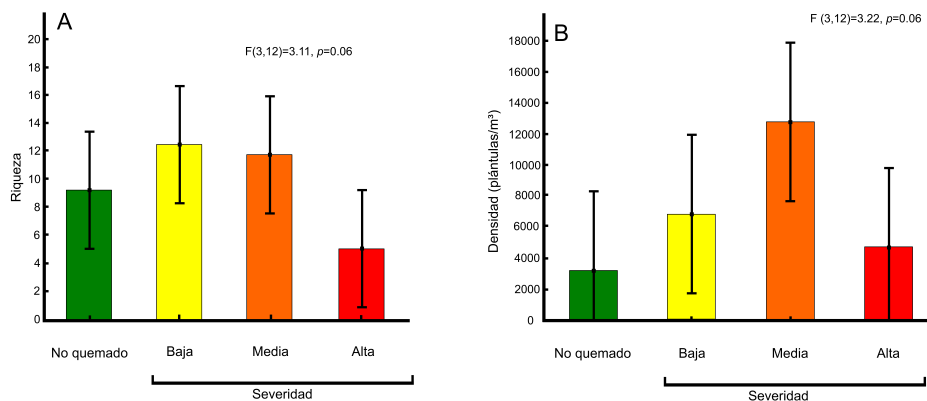


Figura 4. Efecto de la condición del bosque en la (A) riqueza de plántulas y (B) densidad de plántulas en el suelo por el método de emergencia de plántulas del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Las columnas representan el promedio y las líneas verticales un intervalo de confianza al 95%.

pocas leñosas fueron registradas. Finalmente, contrario a lo esperado, la severidad de incendio y la profundidad del suelo no afectaron los atributos del banco de semillas del suelo.

La mayor densidad de plántulas emergió del suelo del bosque que experimentó un incendio de media severidad ( $12,830 \pm 3,066$  plántulas/m<sup>3</sup>). La densidad de plántulas que emergió del suelo bajo severidad media de incendio fue, en promedio, dos veces más alta que la densidad de plántulas que emergió del suelo del bosque que experimentó una baja severidad de incendio ( $6,875 \pm 872$  plántulas/m<sup>3</sup>), tres veces más alta que la registrada en la severidad alta ( $4,740 \pm 3,323$  plántulas/m<sup>3</sup>) y cuatro veces más alta que la registrada en el bosque no quemado ( $3,247 \pm 884$  plántulas/m<sup>3</sup>). Dada la alta variabilidad en la densidad de plántulas registrada en cada condición del bosque, el análisis de varianza reveló que la densidad de plántulas fue estadísticamente similar en las cuatro condiciones del bosque (Fig. 4b).

El banco de semillas de la hojarasca del bosque no quemado tuvo una menor abundancia de semillas que el de las áreas incendiadas, acorde a lo esperado. Los atributos del banco dependen de la entrada y pérdida de semillas (Baker, 1989) (Figura 5). La entrada de semillas al banco ocurre con la dispersión de las diásporas desde las plantas creciendo localmente y también por la llegada de semillas desde fuentes foráneas (Martínez-Ramos & Soto-Castro, 1993). Los pinos y encinos dominan el dosel del bosque de coníferas y latifoliadas mientras que el sotobosque cuenta con una alta diversidad de herbáceas (Rzedowski, 2006). En el bosque evaluado aquí, domina *Pinus pringlei* (Juan-Baeza et al., 2024); esta especie tiene conos seróticos que sólo abren con el calor de los incendios (Farjon y Styles, 1997; Rodríguez-Trejo & Fulé, 2003; Jardel-Peláez et al., 2014). Esto coincide con nuestros resultados, ya que en el banco de semillas del bosque no quemado se encontraron sólo 20 semillas de pino, que corresponde únicamente al 1% de semillas o plántulas registradas

en este estudio (Apéndice 2); en el banco de semillas de un bosque de pino en Estados Unidos se registró un porcentaje similar de leñosas (Pratt *et al.*, 1984). El banco de semillas en el bosque no quemado tiene una baja entrada de semillas de pino, probablemente de fuentes foráneas.

En el bosque no quemado, la entrada de semillas de herbáceas de fuentes locales se espera que sea baja. En los sitios evaluados aquí, el sotobosque del bosque no quemado tiene una cobertura del dosel del 93.6% (Juan-Baeza, *et al.* 2024). Una alta cobertura del dosel inhibe el crecimiento de las hierbas que requieren de luz para germinar y establecerse (Bazzaz, 1979). Esto coincide con nuestros resultados, ya que en el banco de semillas del bosque no quemado se encontraron menos especies y semillas de herbáceas (186 semillas de 17 especies) en comparación con lo registrado en el bosque incendiado (ver abajo). Acorde con nuestros resultados, en un bosque de pino-encino en Arizona, Estados Unidos, se registró que las semillas del banco eran más abundantes en áreas con un dosel más abierto (Abella & Springer, 2008). En conclusión, en el bosque no quemado, la entrada de semillas de herbáceas al banco es principalmente de fuentes foráneas y la abundancia es menor, en comparación con el banco de semillas del bosque incendiado.

El banco de semillas pierde individuos cuando estos mueren o germinan (Fig. 5). Las semillas del banco pueden germinar cuando las condiciones de luz y temperatura son idóneas (Baskin & Baskin, 1998). En el bosque tropical de pino, después de un incendio se favorece la germinación debido a la eliminación de la capa de hojarasca y a la apertura del dosel, lo que discute a continuación:

La cantidad de hojarasca depende de la productividad de los ecosistemas y se acumula durante el crecimiento de las plantas (Facelli & Pickett, 1991a). Esta capa del suelo favorece la formación del banco de semillas debido a que atrapa las diásporas que llegan por eventos de dispersión (Egawa *et al.*, 2009). Además, la hojarasca, al reducir la germinación debido a los lixiviados (revisado en Wang *et al.*, 2022), y a los bajos niveles de luz (Facelli & Pickett, 1991b), favorece un banco de semillas denso. También, incluso si las semillas logran germinar bajo la hojarasca, las plántulas pueden disminuir su éxito reproductivo (Facelli & Pickett, 1991b) o morir debido al gasto energético requerido para traspasar esta capa (Hamrick & Lee, 1987). Por otra parte, los incendios de cualquier severidad siempre eliminan la capa de hojarasca (Ryan & Noste, 1985; Fulé & Covington, 1997), lo que aumenta el ciclaje de los nutrientes (DeBano *et al.*, 1998). Por

ejemplo, en el bosque que experimentó una severidad baja de incendio, la hojarasca tenía un grosor de 6 cm (Fig. 5). Por otra parte, el grosor de la hojarasca fue tres veces menor en el bosque que experimentó severidad media (2 cm) y un orden de magnitud menor en el bosque que experimentó un incendio de alta severidad (0.63 cm; León-Carvajal, 2021). Los incendios pueden eliminar las semillas inmersas en la hojarasca y favorecen la germinación de las que se encuentran en el suelo (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009). Por otra parte, después de un incendio de alta severidad, las semillas del suelo se pueden calcinar (Keeley, 2006) y las resinas de las coníferas impermeabilizan la superficie del suelo, lo que puede inhibir el establecimiento de cualquier vegetación (Johnstone & Kasischke, 2005; Cerdá & Robichaud, 2009; Hewelke *et al.*, 2018). Después de incendios de severidad baja y media, la eliminación de la hojarasca puede favorecer la germinación de las semillas del suelo mientras que los incendios de alta severidad pueden inhibir la regeneración del bosque.

Dependiendo de la severidad de incendio se registra una mortalidad diferencial de árboles (Pausas, 2012). Por ejemplo, estudios en bosques de pino de Estados Unidos (Keyser *et al.*, 2008) y México (López-Martínez *et al.*, 2017) han registrado una disminución en la cobertura del dosel del bosque después de un incendio. También en el bosque evaluado en este estudio se registró que el 100% de los árboles de > 42 cm de DAP murieron en las áreas que experimentaron alta severidad de incendio, mientras que, en severidad media, los árboles de ese mismo tamaño tuvieron una menor mortalidad (< 55 %; Juan-Baeza *et al.*, 2024). Esta mortalidad provocó una disminución de la cobertura forestal en la severidad de incendio media (34,2%) y alta (50,3%; Juan-Baeza, *et al.* 2024). Los cambios de cobertura provocan que una mayor cantidad de luz alcance el sotobosque, lo que favorece la germinación de semillas (Bazzaz, 1979). En el bosque evaluado en este estudio, un año después del incendio, se registró la regeneración por plántula de 8 especies de leñosas, de las cuales *Pinus pringlei* fue la más abundante (2,223 plántulas; Juan-Baeza *et al.*, 2024). Acorde con esos resultados, un estudio en un bosque de pino en Hidalgo, México, reveló que un incendio controlado favoreció la regeneración por plántula de *Pinus montezumae* Lamb. (Díaz-Hernández *et al.*, 2021). En este estudio se registró una baja abundancia de semillas de tres especies leñosas en el banco después del incendio (4% del total de semillas o plántulas; Apéndice 2), lo que coincide con su pérdida debido a la germinación; al menos *P. pringlei* parece haber formado un banco de plántulas.

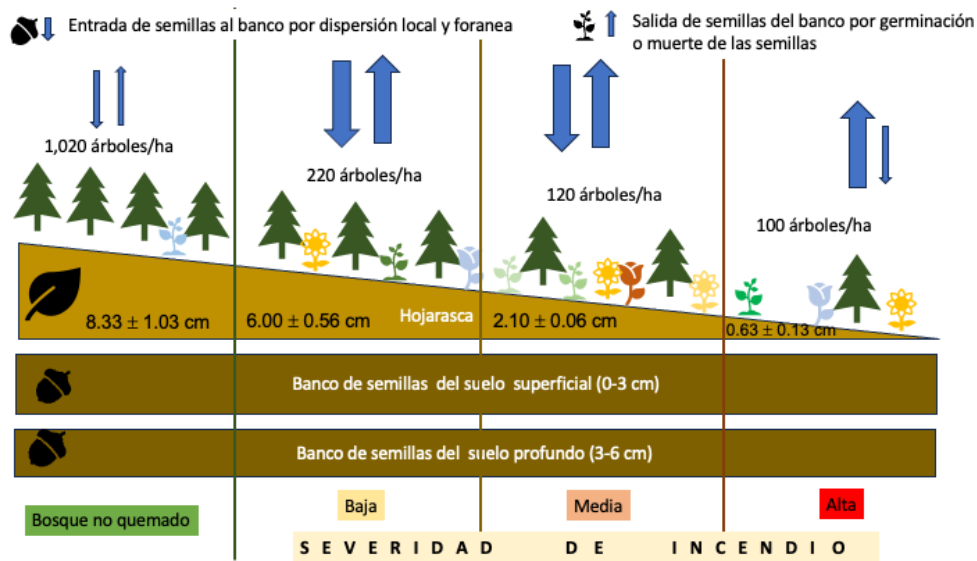


Figura 5. Dinámica de la entrada y salida de semillas al banco de la hojarasca y el suelo del bosque tropical de pino. Se muestran los datos de densidad de árboles y grosor de la hojarasca.

La entrada de luz al sotobosque favoreció la germinación de las herbáceas. Esto se confirma con la evaluación de la composición de la hojarasca en estos sitios que reveló que en las áreas que experimentaron media y alta severidad de incendio, la hojarasca estaba compuesta principalmente de herbáceas y frondas de helechos (León-Carvajal, 2021). También, en un bosque de encino-pino en Polonia se registró que la muerte de los pinos aumentó la diversidad de herbáceas en el sotobosque (Nowińska, 2010). Además, en bosques de pino en la India, se registró un aumento en la diversidad de hierbas después de quemaduras controladas (Kumar & Pandey, 2022). En este estudio, el mayor porcentaje de especies en el banco de semillas (>90%, N=39) fueron herbáceas; también se registró un mayor número de taxones (N=27), la mayoría de los cuales fueron hierbas, en el banco de semillas de áreas que experimentaron baja severidad de incendio mientras que la severidad media de incendio favoreció una mayor abundancia de semillas (N=865; Tabla 3). Estos resultados coinciden con lo reportado para bosques de pino-encino en la Ciudad de México (Martínez *et al.*, 2013) y otros estados de

México como Baja California Sur (Arriaga, 2004), Puebla (Carrillo-Anzures *et al.*, 2009) y Chiapas (Ramírez *et al.*, 1992), donde se registró que la mayoría de las especies registradas en el banco de semillas eran herbáceas. Las descripciones de México (Rzedowski, 2006) y Morelos (Sorani-Dalbon *et al.*, 2020) de los bosques de coníferas (i.e., pino, pino-encino, etc.) mencionan que el sotobosque es rico en herbáceas, sobre todo gramíneas. Acorde con esto, en el banco de semillas evaluado en este estudio, registramos ocho morfoespecies de gramíneas (Apéndice 2, Tabla S5), mientras que las familias más importantes por número de semillas o plántulas fueron Asteraceae y Rubiaceae. Las herbáceas dominaron el banco de semillas en todas las condiciones del bosque, presentando la más alta riqueza en el bosque que experimentó una severidad baja de incendio.

La dinámica de las especies herbáceas después de un incendio no ha recibido la misma atención que las leñosas. Hay evidencias para bosques de pino (Bourg *et al.*, 2015) y de pino-encino (Hoss *et al.*, 2008) de Estados Unidos de hierbas dependientes de incendios,

Tabla 3. Número total de taxones y abundancia de semillas o plántulas obtenidas por tamizado y emergencia de plántulas del banco de semillas en cuatro condiciones del bosque del paraje El Fresno, Morelos, México. El número de taxones incluye las morfoespecies determinadas a nivel de familia, género o especie.

Atributos	No quemado	Severidad		
		Baja	Media	Alta
# de taxones	20	27	19	11
Abundancia	198	772	865	287

es decir, que solo logran establecerse y reproducirse tras esa perturbación. Además, las hierbas en este ecosistema, como los árboles (Agee, 1996; Pausas, 2012), también pueden regenerarse por semilla (i.e., reclutadoras) o por rebrote, cuando tienen ciclos de vida perennes (i.e., rebrotadoras). En este estudio, todos los taxones de herbáceas fueron identificados como perennes o fueron de géneros que incluyen especies anuales y perennes (Apéndice 2). Las especies perennes podrían rebrotar después de un incendio o regenerarse de semilla mientras que las anuales sólo pueden regenerarse a partir de semillas (Begon *et al.*, 2006). Por ejemplo, los individuos (i.e., semillas o plántulas) de *Spermacoce* sp. (Rubiaceae) aumentaron cuatro veces después de un incendio de alta severidad mientras que las de *Pseudognaphalium* sp. (Asteraceae) aumentaron seis veces después de un incendio de severidad media (ver Apéndice 2); este aumento de individuos registrados en el banco sugiere que estas especies pueden tener ciclos de vida que dependen del fuego. Otras 17 especies de herbáceas no fueron registradas en el banco de semillas del bosque no quemado mientras que aparecieron en el banco del bosque que experimentó un incendio de baja (N= 15 especies) o media severidad (N= 9 especies); sólo una especie de herbácea no encontrada en el bosque no quemado, se vio favorecida por un incendio de alta severidad (Apéndice 2). Las evidencias de este estudio y lo disponible en la literatura apuntan a que los incendios de baja y media severidad liberan recursos, como espacio y luz, para el desarrollo de una diversa comunidad de hierbas que contribuye a enriquecer el banco de semillas.

La riqueza y densidad de semillas del banco del suelo no disminuyeron conforme aumentó la severidad de incendio, contrario a nuestra hipótesis. Otros estudios en España (Ferrandis *et al.*, 2001), India (Konsam y Phartyal, 2020) y Estados Unidos (Keyser, 2012) han mostrado que los atributos del banco de semillas son resilientes a los incendios de baja y media severidad, mientras que los de alta severidad pueden disminuir la densidad de semillas del banco (Portugal, Maia *et al.*, 2012). También, contrario a nuestros resultados, en bancos de semillas evaluados en España (Buhk & Hensen, 2005), Portugal (Maia *et al.*, 2012) e India (Konsam & Phartyal, 2020), hubo más semillas en el suelo superficial que en el profundo. Por otra parte, en Estados Unidos (Keyser, 2012) se registró que el banco de semillas era similar a dos profundidades del suelo, igual que lo revelado en este estudio. La heterogeneidad del paisaje podría ayudar a explicar el contraste de resultados; por ejemplo, la pendiente y la altitud pueden afectar el

grosor de la hojarasca, lo que resulta en un establecimiento diferencial de herbáceas (Yu & Sun 2013) y en su aporte al banco de semillas (Facelli & Pickett, 1991a). También, esta heterogeneidad espacial puede influir en el tamaño de las áreas afectadas por cada severidad de incendio y en la cercanía entre ellas y el bosque no quemado (ver Fig. S1). La distancia entre diferentes condiciones del bosque es relevante ya que se ha visto que la distancia a la potencial fuente de semillas explica el potencial de regeneración del bosque después de un incendio (Rother & Veblen 2016). Además, las herbáceas más frecuentes en este estudio son dispersadas por el viento (Asteraceae, Villaseñor, 2018; Poaceae, Cheplick, 1998), que es una dispersión muy eficiente en áreas abiertas (Bacles *et al.* 2006). Así, la dispersión de semillas entre áreas que experimentaron diferente severidad de incendio pudo contribuir a igualar el banco de semillas en las diferentes condiciones del bosque. Finalmente, los trabajos sobre el efecto de la severidad de incendio y la profundidad en el banco de semillas se han llevado a cabo en bosques que difieren en su régimen de incendios, en el tiempo transcurrido después del incendio y en la composición del bosque (i.e., pino, pino-encino, encino), lo que también puede explicar el contraste en los resultados.

En conclusión, el banco de semillas del bosque de pino se enriquece con la entrada de semillas locales y foráneas y pierde semillas debido a la germinación de estas. Una capa gruesa de hojarasca que se acumula durante los periodos sin incendios favorece la captura de semillas e inhibe su germinación. Los incendios, al eliminar la capa de hojarasca, favorecen la germinación, crecimiento y reproducción de las hierbas que entonces incrementan la diversidad de semillas del banco; es así como el banco está dominada por las herbáceas. Las semillas de leñosas, al germinar, salen del banco para formar un banco de plántulas y su reposición en el banco solo puede ocurrir por dispersión foránea.

### Agradecimientos

Agradecemos al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México por la beca #934098 otorgada a Kenya León Carvajal. También agradecemos los comentarios de Víctor Peña Ramírez, Elisabet Wehncke, Karla Aguilar, Marín de la Peña y a los revisores anónimos. Agradecemos al Comisariado ejidal de Santa María Ahuacatlán y especialmente a Margarito Farías. La Gerencia estatal de CONAFOR y la Subdirección de redes de medición y sistemas de CONAGUA del estado de Morelos, proporcionaron bases de datos. Agradecemos a Luz María Ayestarán,

Fernando Martínez y Juan Martínez por su apoyo en el trabajo de campo, a Gabriel Flores Franco y a Rosa Cerros Tlatilpa por la determinación de ejemplares botánicos y a Valentina Carrasco Carballido y Alejandro Mata Reyeros por su apoyo durante el uso del invernadero.

## Referencias

- Abella, S. R., & Springer, J. D. (2008). Estimating soil seed bank characteristics in ponderosa pine forests using vegetation and forest-floor data. USDA Forest Service Research Note RMRS-RN-35, 1.
- Arriaga, L., & Mercado, C. (2004). Seed bank dynamics and tree-fall gaps in a northwestern Mexican *Quercus-Pinus* forest. *Journal of Vegetation Science*, 15(5), 661-668.
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2003). *Fundamentos de fisiología vegetal*. McGrawHill. Universitat de Barcelona.
- Baker, H. G. (1989). Some aspects of the natural history of seed banks. *Ecology of soil seed banks*, 9-21.
- Bazzaz, F. A. (1979). The physiological ecology of plant succession. *Annual review of Ecology and Systematics*, 10(1), 351-371.
- Bourg, N. A., Gill, D. E., & McShea, W. J. (2015). Fire and canopy removal effects on demography and reproduction in turkeybeard (*Xerophyllum asphodeloides*), a fire-dependent temperate forest herb. *Journal of Sustainable Forestry*, 34(1-2), 71-104.
- Buhk, C., & Hensen, I. (2005). Lack of hard-seeded species in pre-fire and post-fire seed banks in the region of Murcia (south-eastern Spain). In *Anales de Biología* (No. 27, pp. 29-37). Servicio de Publicaciones de la Universidad de Murcia.
- Carrillo-Anzures, F., Vera-Castillo, G., Salvador Magaña-Torres, O., Guldin, J. M., & Guries, R. P. (2009). Seeds stored in the forest floor in a natural stand of *Pinus montezumae* Lamb. *Ciencia forestal en México*, 34(106), 41-60.
- Cerdá, A., & Robichaud, P.R. (2009). *Fire effects on soils and restoration strategies*. Science Publishers, Enfield, New Hampshire.
- Challenger A., Soberón, J. (2008). Los ecosistemas terrestres. En: CONABIO, editor. *Capital natural de México*, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. México: CONABIO, pp. 87-108.
- Cheplick, G. P. (1998). Seed dispersal and seedling establishment in grass populations. *Population biology of grasses*, 84, 105.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., & Ffolliott, P. F. (1998). *Fire effects on ecosystems*. John Wiley & Sons.
- Díaz-Hernández, D., Rodríguez-Laguna, R., Rodríguez-Trejo, D. A., Acevedo-Sandoval, A., & Maycotte-Morales, C. C. (2021). Dinámica de la regeneración de *Pinus montezumae* posterior a un incendio ya quema prescrita. *Botanical Sciences*, 99(1), 58-66.
- Egawa, C., Koyama, A., & Tsuyuzaki, S. (2009). Relationships between the developments of seedbank, standing vegetation and litter in a post-mined peatland. *Plant Ecology*, 203, 217-228.
- Enright, N. J., & Kintrup, A. (2001). Effects of smoke, heat and charred wood on the germination of dormant soil-stored seeds from a *Eucalyptus baxteri* heathy-woodland in Victoria, SE Australia. *Austral Ecology*, 26(2), 132-141.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991a). Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57, 1-32.
- Facelli, J. M., & Pickett, S. T. (1991b). Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology*, 72(3), 1024-1031.
- Farjon, A., & Styles, B. T. (1997). *Pinus* (Pinaceae). *Flora Neotropica Monograph* 75. New York Botanical Garden, New York.
- Ferrandis, P., Herranz, J. M., & Martínez-Sánchez, J. J. (1999). Effect of fire on hard-coated *Cistaceae* seed banks and its influence on techniques for quantifying seed banks. *Plant Ecology*, 144, 103-114.
- Ferrandis, P., JORGE, D. L. H., Herranz, J. M., Martínez-Sánchez, J. J., & Herranz, J. M. (2001). Influence of a low-intensity fire on a *Pinus halepensis* Mill. forest seed bank and its consequences on the early stages of plant succession. *Israel Journal of Plant Sciences*, 49(2), 105-114.
- Forcella, F., Webster, T., Cardina, J., & Labrada, R. (2004). *Protocolos para la determinación de bancos de semillas de malezas en los agrosistemas*.
- Fule, P. Z., & Covington, W. W. (1997). Fire regimes and forest structure in the Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico. *Acta Botanica Mexicana*, (41), 43-79.
- Granados-Sánchez, D., & López-Ríos, G. F. (1996). *Ecología del fuego*. Revista Chapingo serie Ciencias Forestales y del Ambiente 4: 193-206.
- Gross, K. L. (1990). A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. *The Journal of Ecology*, 1079-1093.
- Habrouk, A., Retana, J., & Espelta, J. M. (1999). Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology*, 145, 91-99.
- Hamrick, J. L., & Lee, J. M. (1987). Effect of soil surface topography and litter cover on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *American Journal of Botany*, 74(3), 451-457.

- Harper, J. L. (1977). Population biology of plants. Population biology of plants.
- Hewelke, E., Oktaba, L., Gozdowski, D., Kondras, M., Olejniczak, I., & Górská, E. B. (2018). Intensity and persistence of soil water repellency in pine forest soil in a temperate continental climate under drought conditions. *Water*, 10(9), 1121.
- Howe, H. F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. Annual review of ecology and systematics, 13(1), 201-228.
- Hoss, J. A., Lafon, C. W., Grissino-Mayer, H. D., Aldrich, S. R., & DeWeese, G. G. (2008). Fire history of a temperate forest with an endemic fire-dependent herb. *Physical Geography*, 29(5), 424-441.
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. (2005). Cuaderno estadístico Municipal de Cuernavaca, Morelos. Instituto Nacional de Estadística y Geografía, México.
- Jardel, E. J. (1991). Perturbaciones naturales y antropogénicas y su influencia en la dinámica sucesional de los bosques de Las Joyas, Sierra de Manantlán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia*, 22(9), 26.
- Jardel-Peláez, E., Pérez-Salicrup, D., Alvarado, E., Morfín-Ríos, J. (2014). Principios y criterios para el manejo del fuego en ecosistemas forestales: guía de campo. Comisión Nacional Forestal, Guadalajara, México. 96pp.
- Johnstone, J. F., & Kasischke, E. S. (2005). Stand-level effects of soil burn severity on postfire regeneration in a recently burned black spruce forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(9), 2151-2163.
- Baeza, I. B. J., Martínez-Garza, C., & Jardel-Peláez, E. J. (2024). Efecto de la severidad de incendio en la estructura y regeneración del bosque tropical de pino-implicaciones para su restauración. *Botanical Sciences*.102(2): 346-368.
- Keeley, J. E. (2006). Fire management impacts on invasive plants in the western United States. *Conservation Biology*, 20(2), 375-384.
- Key, C., & Benson, N. (2006). Landscape Assessment (LA) sampling and analysis methods. USDA Forest Service General Technical Report. RMS-GTR-164-CD 1-55.
- Keyser, T. L., Lentile, L. B., Smith, F. W., & Shepperd, W. D. (2008). Changes in forest structure after a large, mixed-severity wildfire in ponderosa pine forests of the Black Hills, South Dakota, USA. *Forest Science*, 54(3), 328-338.
- Keyser, T. L., Roof, T., Adams, J. L., Simon, D., & Warburton, G. (2012). Effects of prescribed fire on the buried seed bank in mixed-hardwood forests of the southern Appalachian Mountains. *Southeastern Naturalist*, 11(4), 669-688.
- Konsam, B., Phartyal, S. S., & Todaria, N. P. (2020). Impact of forest fire on soil seed bank composition in Himalayan Chir pine forest. *Journal of Plant Ecology*, 13(2), 177-184.
- Kumar, R., & Pandey, R. (2022). Analyzing the impact of burning on vegetation in Himalayan chir pine (*Pinus roxburghii* Sarg.) forests, India. *Applied Ecology & Environmental Research*, 20(2).
- León-Carvajal K. (2021). Efecto de la severidad de incendio en el banco de semillas de un bosque templado en Morelos. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca.
- López Martínez, J. I., Treviño Garza, E. J., Aguirre Calderón, O. A., Buendía Rodríguez, E., & Ramos Reyes, J. C. (2017). Recovery of the tree stratum in a high mountain ecosystem affected by fire. *Revista mexicana de ciencias forestales*, 8(41), 164-182.
- Maia, P., Pausas, J. G., Arcenegui, V., Guerrero, C., Pérez-Bejarano, A., Mataix-Solera, J., ... & Keizer, J. J. (2012). Wildfire effects on the soil seed bank of a maritime pine stand-the importance of fire severity. *Geoderma*, 191, 80-88.
- Martínez, O., Castillo-Argüero, S., Álvarez-Sánchez, J., Collazo-Ortega, M., & Zavala-Hurtado, A. (2013). Lluvia y banco de semillas como facilitadores de la regeneración natural en un bosque templado de la ciudad de México. *Interciencia*, 38(6), 400-409.
- Martínez-Ramos, M., & Soto-Castro, A. (1993). Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects, 299-318.
- McGee, A., & Feller, M. C. (1993). Seed banks of forested and disturbed soils in southwestern British Columbia. *Canadian Journal of Botany*, 71(12), 1574-1583.
- Moscoso Marín, L. B., & Díez Gómez, M. C. (2005). Banco de semillas en un bosque de roble de la Cordillera Central Colombiana. *Revista Facultad Nacional de Agronomía Medellín*, 58(2), 2931-2944.
- Nowińska, R. (2010). Reactions of the herb and moss layer, tree saplings and the shrub layer to tree deaths in forests of the Wielkopolska National Park (Western Poland). *Biologia*, 65(2), 265-272.
- Patterson, M. W., & Yool, S. R. (1998). Mapping fire-induced vegetation mortality using Landsat Thematic Mapper data: A comparison of linear transformation techniques. *Remote Sensing of Environment*, 65(2), 132-142.
- Pausas, G. J. (2012). Incendios forestales. Editorial Catarata y Csic, Madrid, España.
- Piudo, M. J., & Cavero-Reyon, R. Y. (2005). Banco de semillas: comparación de metodologías de extracción, de densidad y de profundidad de muestreo.
- Plue, J., Thompson, K., Verheyen, K., & Hermy, M. (2012). Seed banking in ancient forest species: why total



- sampled area really matters. *Seed Science Research*, 22(2), 123-133.
- Pratt, D. W., Black, R. A., & Zamora, B. A. (1984). Buried viable seed in a ponderosa pine community. *Canadian Journal of Botany* 62: 44-52.
- Ramírez, N., Gonzalez-Espinosa, M., & Quintana-Ascencio, P. F. (1992). Banco y lluvia de semillas en comunidades sucesionales de bosque de pino-encino de los Altos de Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana*, (20), 59-75.
- Reiné-Viñales, R. J. (2002). Composición del banco de semillas del suelo en prados pirenaicos y alpinos. *Publicaciones del Consejo de Protección de la Naturaleza de Aragón*. 258 pp.
- Roberts, H. A. (1981). Seed banks in the soil. *Advances in Applied Biology* 6: 1-55.
- Rodríguez-Trejo, D. A. (2012). Génesis de los incendios forestales. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente* 18 (3) 357-373.
- Rodríguez-Trejo, D. A., & Fulé, P. Z. (2003). Fire ecology of Mexican pines and a fire management proposal. *International Journal of Wildland Fire*, 12(1), 23-37.
- Rother, M. T., & Veblen, T. T. (2016). Limited conifer regeneration following wildfires in dry ponderosa pine forests of the Colorado Front Range. *Ecosphere*, 7(12), e01594.
- Ruprecht, E., Enyedi, M. Z., Eckstein, R. L., & Donath, T. W. (2010). Restorative removal of plant litter and vegetation 40 years after abandonment enhances re-emergence of steppe grassland vegetation. *Biological conservation*, 143(2), 449-456.
- Ryan, K. C., & Noste, N. V. (1985). Evaluating prescribed fires. En: Lotan J. E., M. Kilgore-Bruce., C. Fisher-William y W. Mutch (Tech. coor). *Proceedings-Symposium and Workshop on Wilderness Fire*. USDA Forest Service Intermountain Forest and Range Experiment Station, General Technical Report INT-182: 230-238.
- Rzedowski, J. (2006). *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio).
- Sorani, V., & Rodríguez, G. (2020). Diversidad de regiones ecológicas. En: CONABIO, editor. *La Biodiversidad en Morelos. Estudio de estado 2, Volumen I*. Cuernavaca, Morelos: CONABIO, pp. 29-36.
- Thompson, K., & Grime, J. P. (1979). Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*, 893-921.
- Villaseñor, J. L. (2018). Diversidad y distribución de la familia Asteraceae en México. *Botanical Sciences*, 96(2), 332-358.
- Wang, Z., Wang, D., Liu, Q., Xing, X., Liu, B., Jin, S., & Tigabu, M. (2022). Meta-analysis of effects of forest litter on seedling establishment. *Forests*, 13(5), 644.
- Yu, M., & Sun, O. J. (2013). Effects of forest patch type and site on herb-layer vegetation in a temperate forest ecosystem. *Forest ecology and management*, 300, 14-20.
- Zar, H. J. (1996). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J., USA. 1-292-02404-6.

## Dinámica del banco de semillas del bosque tropical de pino después de un incendio

### Apéndices

Apéndice 1. Abundancia de plántulas de 42 taxones determinados y 5 morfoespecies que emergieron de muestras de suelo del bosque de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. En la tabla se muestran abundancia de plántulas por condiciones del bosque, especie, familia y forma de vida. Las especies se ordenaron por abundancia.

Especie	Familia		Bosque		Severidad			Total
			No-quemado	Baja	Media	Alta		
<i>Spermacoce sp. 1</i>	Rubiaceae	Hierba	35	56	99	1	191	
<i>Pseudognaphalium sp. 2</i>	Asteraceae	Hierba	12	7	134	28	181	
<i>Pseudognaphalium sp. 1</i>	Asteraceae	Hierba	22	25	95	12	154	
<i>Spermacoce sp. 2</i>	Rubiaceae	Hierba	0	0	0	139	139	
<i>Oxalis albicans</i>	Oxalidaceae	Hierba	16	34	41	8	99	
8 morfoespecies*	Poaceae	Hierba	32	14	9	13	68	
<i>Acmella sp.</i>	Asteraceae	Hierba	0	1	61	0	62	
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	Hierba	7	5	45	0	57	
Asteraceae 1	Asteraceae	-	0	11	45	0	56	
<i>Arenaria sp.</i>	Caryophyllaceae	Hierba	0	0	47	0	47	
<i>Commelina sp.</i>	Commelinaceae	Hierba	0	30	0	0	30	
<i>Juncus sp.</i>	Juncaceae	Hierba	28	0	0	1	29	
<i>Brachystele affinis</i>	Orchidaceae	Hierba	0	22	0	0	22	
<i>Spermacoce ocyroides</i>	Rubiaceae	Hierba	0	18	0	0	18	
<i>Euphorbia sp.</i>	Euphorbiaceae	Hierba	0	2	14	0	16	
<i>Hypoxis mexicana</i>	Hypoxidaceae	Hierba	8	5	0	3	16	
<i>Solanum sp.</i>	Solanaceae	Hierba	0	1	13	0	14	
<i>Crotalaria rotundifolia</i>	Fabaceae	Hierba	2	6	0	2	10	
<i>Oxalis sp.</i>	Oxalidaceae	Hierba	10	0	0	0	10	
<i>Paspalum sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	9	0	0	9	
<i>Taraxacum sp.</i>	Asteraceae	Hierba	1	0	6	0	7	
Euphorbiaceae 1	Euphorbiaceae	-	0	7	0	0	7	
<i>Habenaria crassicornis</i>	Orchidaceae	Hierba	0	6	0	0	6	
<i>Fimbristylis sp.</i>	Cyperaceae	Hierba	2	0	0	2	4	
<i>Setaria sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	4	0	0	4	
<i>Panicum sp.</i>	Poaceae	Hierba	0	3	0	0	3	
<i>Verbena sp.</i>	Verbenaceae	Hierba	0	1	2	0	3	
Hydrophyllaceae	Hydrophyllaceae	Hierba	2	0	0	0	2	
<i>Trifolium sp.</i>	Fabaceae	Hierba	2	0	0	0	2	
<i>Castilleja gracilis</i>	Orobanchaceae	Hierba	0	0	2	0	2	
<i>Sonchus sp.</i>	Asteraceae	Hierba	0	0	1	0	1	
<i>Desmodium sp.</i>	Fabaceae	Hierba	1	0	0	0	1	
<i>Mimosa galeotti</i>	Fabaceae	Árbol	0	0	1	0	1	
<i>Salvia sp. 1</i>	Lamiaceae	Hierba	0	0	1	0	1	
<i>Salvia sp. 2</i>	Lamiaceae	Hierba	0	1	0	0	1	
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	Árbol	1	0	0	0	1	
5 morfoespecies			6	136	119	63	324	
	<b>Total</b>	<b>Especies</b>						
	<b>Total</b>	<b>Plántulas</b>	187	404	735	272	1598	

\*Ver Tabla S5 para la abundancia de plántulas de Poaceae por morfoespecie

Apéndice 2. Abundancia de plántulas, familia, forma de vida (FV; H, hierba, A, árbol) y ciclo de vida (A; anual, P; perenne) de 34 taxones obtenidos del banco de semillas de cuatro condiciones del bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Santa María Ahuacatlán, Morelos, México. Las especies se ordenaron por abundancia y se muestra el porcentaje de individuos con relación al total (N=1,506).

Familia	Especie	Bosque			Severidad			Total	%
		FV	CV	NQ	Baja	Media	Alta		
Asteraceae	<i>Pseudognaphalium</i> Kirp.	H	A/P	34	33	229	40	336	22.31
	<i>Acmella</i> sp. Rich. ex Pers.	H	A/P	0	1	61	0	62	4.12
	Asteraceae	-	-	0	11	45	0	56	3.72
	<i>Taraxacum</i> F.H. Wigg.	H	A/P	1	0	6	0	7	0.47
	<i>Sonchus</i> L.	H	A/P	0	30	1	1	32	2.13
Caryophyllaceae	<i>Arenaria</i> L.	H	A/P	0	0	47	0	47	3.12
Commelinaceae	<i>Commelina</i> L.	H	A/P	0	30	0	0	30	1.99
Cyperaceae	<i>Fimbristylis</i> Vahl	H	A/P	2	0	0	2	4	0.27
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> L.	H	A/P	0	2	14	0	16	1.06
	Euphorbiaceae	-	-	0	7	0	0	7	0.47
Fabaceae	<i>Crotalaria rotundifolia</i> J.F. Gmel.	H	P	2	15	0	2	19	1.26
	<i>Trifolium</i> L.	H	A/P	2	0	0	0	2	0.13
	<i>Desmodium</i> Desv.	H	A/P	1	22	0	0	23	1.53
	<i>Mimosa galeottii</i> Benth.	A	P	1	1	23	0	25	1.66
Fagaceae	<i>Quercus</i> L.	A	P	0	9	0	0	9	0.60
Hydrophyllaceae	Hydrophyllaceae	H	-	2	0	0	0	2	0.13
Hypoxidaceae	<i>Hypoxis mexicana</i> Schult. & Schult. f.	H	P	8	5	0	3	16	1.06
Juncaceae	<i>Juncus</i> L.	H	A/P	28	0	0	1	29	1.93
Lamiaceae	<i>Salvia</i> L.	H	A/P	0	1	1	0	2	0.13
Orchidaceae	<i>Brachystele affinis</i> (C. Schweinf.) Burns-Bal. & R. González	H	P	0	22	0	0	22	1.46
	<i>Habenaria crassicornis</i> Lindl.	H	P	0	6	0	0	6	0.40
Orobanchaceae	<i>Castilleja gracilis</i> Benth.	H	-	0	0	2	0	2	0.13
Oxalidaceae	<i>Oxalis albicans</i> Kunth	H	P	16	34	41	8	99	6.57
	<i>Oxalis</i> L.	H	A/P	10	0	0	0	10	0.66
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca icosandra</i> L.	H	A/P	12	23	99	4	138	9.16
Pinaceae	<i>Pinus</i> L.	A	P	21	17	14	2	54	3.59
Poaceae	Poaceae	H	A/P	32	14	11	13	70	4.65
	<i>Paspalum</i> L.	H	P	0	9	0	0	9	0.60
	<i>Setaria</i> P. Beauv.	H	A/P	0	4	0	0	4	0.27
	<i>Panicum</i> L.	H	P	0	3	0	0	3	0.20
Rubiaceae	<i>Spermacoce</i> L.	H	A/P	35	56	99	140	330	21.91
	<i>Spermacoce ocymoides</i> Burm. f.	H	P	0	18	0	0	18	1.20
Solanaceae	<i>Solanum</i> L.	H	A/P	0	1	13	0	14	0.93
Verbenaceae	<i>Verbena</i> L.	H	A/P	0	1	2	0	3	0.20

La autoría de los taxones se revisó en tropicos.org

Material Suplementario

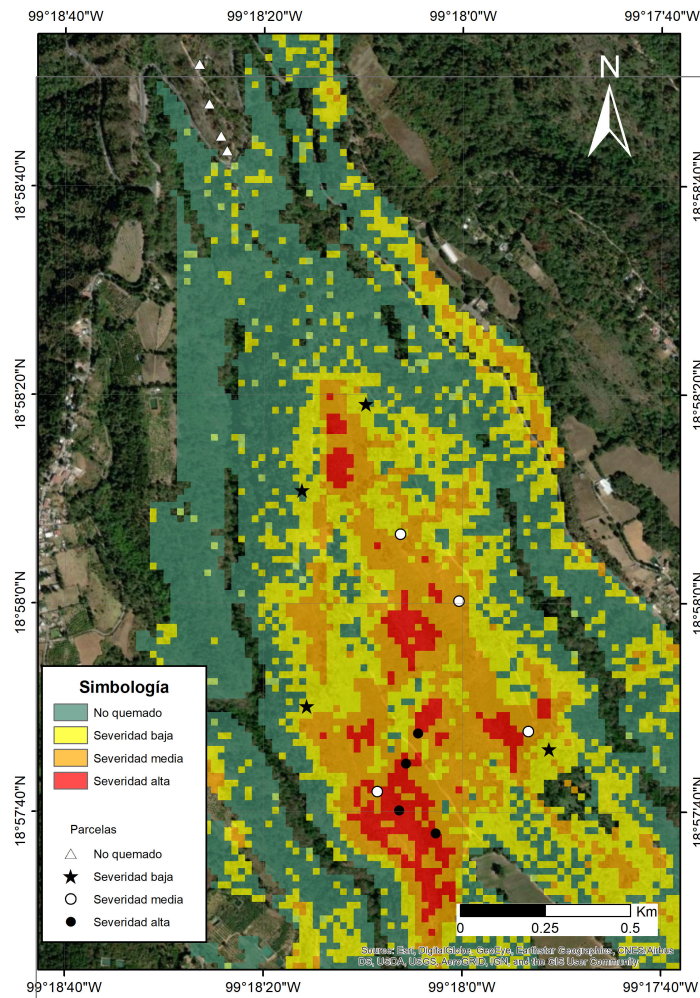


Figura S1. Distribución de las parcelas muestreadas en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno. Los símbolos representan los puntos de muestreo por nivel de severidad: los triángulos blancos en los pixeles verdes es el bosque no quemado, las estrellas negras en los amarillos es la severidad baja, los círculos blancos en los naranjas es la severidad media y los círculos negros en los rojos es la severidad alta. Cada pixel mide 20 x 20 m. Elaborado por Iris B. Juan-Baeza.

Tabla S1. Espesor de la hojarasca promedio + error estándar y composición en cuatro condiciones del bosque: bosque no quemado y áreas que experimentaron un incendio de severidad baja, media o alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. El espesor de la hojarasca fue significativamente diferente debido a la condición del bosque ( $F_{(3,12)} = 101.27, P = < 0.001$ ). Las letras diferentes después de los espesores representan diferencias significativas evaluadas con la prueba Post Hoc de Tukey.

Condición	Espesor (cm)	Composición
No quemado	8.33 ± 1.03a	Pinos y encinos
Severidad baja	6.00 ± 0.56a	
Severidad media	2.10 ± 0.06b	Helechos, pinos y herbáceas
Severidad alta	0.63 ± 0.13c	

Tabla S2. Número de plántulas obtenidas por el método de emergencia de plántulas de muestras de hojarasca del bosque no-quemado y áreas que experimentaron severidad de incendio baja, media y alta en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México. Para las morfoespecies determinadas se incluye familia y forma de vida (F. vida; A, Árbol; H, Hierba). Las especies están ordenadas por forma de vida y abundancia.

Especie	Familia	EV	No quemado	Severidad		
				Baja	Media	Alta
<i>Pinus sp.</i>	Pinaceae	A	0	2	0	0
<i>Phytolacca icosandra</i>	Phytolaccaceae	H	0	1	0	0
<i>Pseudognaphalium sp.</i>	Asteraceae	H	0	1	0	0
Poaceae 1	Poaceae	H	0	0	2	0
<b>TOTAL</b>			0	4	2	0

Tabla S3. Valores de la prueba pareada de Wilcoxon, comparación en la densidad de semillas de la profundidad 0-3 cm *versus* la profundidad 3-6 cm en las cuatro condiciones de severidad de incendio en el bosque tropical de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México.

Condición	Z	P
Bosque No quemado	1.82	0.06
Severidad baja	1.46	0.14
Severidad media	1.09	0.27
Severidad alta	1.60	0.10

Tabla S4. Prueba de comparación de rangos múltiples de la densidad de semillas del suelo entre cuatro condiciones del bosque de Pino del paraje El Fresno, Morelos, México.

Condiciones	Z	P
No quemado vs severidad baja	1.49	0.82
No quemado vs severidad media	1.56	0.71
No quemado vs severidad alta	0.97	1
Severidad baja vs severidad media	0.07	1
Severidad baja vs severidad alta	2.45	0.08
Severidad media vs severidad alta	2.52	0.06





Tabla S5. Abundancia de plántulas de ocho morfo-especies determinadas como pertenecientes a la familia Poaceae que emergieron de muestras de suelo del bosque de pino del paraje El Fresno, Cuernavaca, Morelos, México y que no fueron determinadas a nivel de género. En la tabla se muestran abundancia de plántulas por condición del bosque.

Especie	Bosque		Severidad			
	No-quemado	Baja	Media	Alta	Total	
Poaceae 1	16	5	0	0	21	
Poaceae 2	16	0	0	0	16	
Poaceae 3	0	1	0	0	1	
Poaceae 4	0	1	0	0	1	
Poaceae 5	0	7	0	0	7	
Poaceae 6	0	0	3	5	8	
Poaceae 7	0	0	4	8	12	
Poaceae 8	0	0	2	0	2	
<b>Total morfo-especies</b>	2	4	3	2	-	
<b>Total plántulas</b>	32	14	9	13	68	



## Synopsis of the myrmecophilous cockroach genus *Myrmecoblatta* (Blattodea: Nocticolidae: Latindiinae), with description of a new species; including data to tribe Compsodini Rehn, 1951 in America

*Sinopsis del género de cucarachas mirmecófilas Myrmecoblatta (Blattodea: Nocticolidae: Latindiinae), con la descripción de una especie nueva; incluyendo datos para la tribu Compsodini Rehn, 1951 en América*

 Julio Cesar Estrada-Álvarez<sup>1,2</sup>,  Reinier Núñez-Bazán<sup>3,2\*</sup>,  
 Román Alberto López-Muñoz<sup>4</sup>,  Elizabeth Arellano<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Museo Universitario de Historia Natural “Dr. Manuel M. Villada” Universidad Autónoma del Estado de México (UAEMéx), Inst. Literario 100, Colonia Centro, Toluca, Estado de México, México, C.P. 50000. E-mail: [micraten@yahoo.com.mx](mailto:micraten@yahoo.com.mx)

<sup>2</sup>Entomological Research, Metepec, Estado México, México. C.P. 52140.

<sup>3</sup>Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación (CIByC), Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM), C.P. 04210, Morelos, México. E-mail: [rmbazan7@gmail.com](mailto:rmbazan7@gmail.com)

<sup>4</sup>Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional (CIIDIR), Unidad Durango, IPN, C.P. 34220, Durango, México.

\*Correspondence: [rmbazan7@gmail.com](mailto:rmbazan7@gmail.com) (RNB)

**Received:** February 01, 2024

**Accepted:** April 20, 2024

**Conflict of interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

**Author contributions:** Julio Cesar Estrada-Álvarez: Conceptualization, Formal analysis, Visualization, Writing - original draft, Writing - review & editing. Reinier Núñez-Bazán: Conceptualization, Formal analysis, Project administration, Visualization, Writing - original draft, Writing - review & editing. Román Alberto López-Muñoz: Investigation, Writing - original draft, Writing - review & editing. Elizabeth Arellano: Resources, Supervision, Writing - original draft, Writing - review & editing.

**Abstract:** The ecological associations of cockroaches with other animals are poorly studied, with most records limited to reports of cohabitation. These interactions extend to various groups, including birds, mammals, reptiles, and social insects, but the adaptations of myrmecophilous cockroaches remain enigmatic. This work presents a comprehensive examination of the genus *Myrmecoblatta*, including their poorly known biology and interactions. It introduces a new tribe and describes a newly discovered species in the Sierra de Huautla Biosphere Reserve, Morelos, Mexico.

**Keywords:** new taxa, biotic association, species interaction, coevolution.

**Resumen:** Las asociaciones ecológicas de las cucarachas con otros animales están poco estudiadas, con la mayoría de los registros limitados a registros de cohabitación. Estas interacciones involucran varios grupos, incluyendo aves, mamíferos, reptiles e insectos sociales, pero las adaptaciones de las cucarachas mirmecófilas siguen siendo desconocidas. Este trabajo presenta un examen exhaustivo del género *Myrmecoblatta*, incluyendo su biología poco conocida y sus interacciones. Introduce una nueva tribu y describe una especie recientemente descubierta en la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México.

**Palabras clave:** nuevos taxones, asociación biótica, interacción entre especies, coevolución.

## Introduction

The ecological association of cockroaches with other animals is poorly studied, and most records are merely reports of instances where they have been observed sharing a microhabitat with other animals (Roth & Willis, 1960; Schal *et al.*, 1984; Bell *et al.*, 2007). Perhaps one of the least understood cases is that of myrmecophilic cockroaches, for which their adaptations and life strategies allow them to live within ant nests (Bell *et al.*, 2007). Amongst cockroaches with this particular lifestyle, the genus *Myrmecoblatta* Mann, 1914 was established based on material collected in Hidalgo, Mexico, found within ant nests (Mann, 1914; Roth & Willis, 1960; Estrada-Álvarez & Guadarrama, 2013; Estrada-Álvarez & Rojas, 2020). In subsequent years, Hebard described a new species for the genus, *Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917, also associated with ant nests (Hebard, 1917; Roth & Willis, 1960; Fisk *et al.*, 1976; Deyrup & Fisk, 1984; Roth, 1995; Bell *et al.*, 2007; Estrada-Álvarez & Guadarrama, 2013; Estrada-Álvarez & Rojas, 2020; Maes *et al.*, 2020). In 2013, a third species for the genus was described, *Myrmecoblatta hebardei* Estrada-Álvarez & Guadarrama, 2013, this species has not been reported in association with ants or termites and was recently transferred to the genus *Paralatiindia* Saussure, 1868 (Estrada-Álvarez *et al.* 2022), leaving the genus with only two species.

This work provides an overview of the genus *Myrmecoblatta*, considering the available information about the biology of these cockroaches and their hosts, establishes a new tribe, and describes a new species from the Sierra de Huautla Biosphere Reserve in the state of Morelos, Mexico.

## Materials and Methods

To validate the identity of the new species, we examined images of the type specimens (males) of *Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914, and *Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917. The holotype specimen of the new species underwent dissection: the abdomen was carefully detached from tergite one (T-1) using a fine needle. Subsequently, the abdomen was subjected to digestion in a 10% KOH solution for approximately 2 hours at a temperature of around 70°C in a water bath. The resulting dissected structures were then examined after embedding them in 70% alcohol and glycerin; special care was taken to position the sclerites of the male genitalia accurately. The imagery was captured by manually attaching a digital camera to a stereomicroscope and subsequently refined using

Photoshop (version 13.0 x 32). The dissected structures were meticulously preserved in microvials filled with glycerin and appropriately labeled.

To compile distribution data for the genus, a comprehensive review was conducted involving all available records in the scientific literature, collection information, and the citizen science platform iNaturalist (2023). Additionally, species of ants with which species of the genus maintain any relationships were identified and reviewed in AntWeb (<https://www.antweb.org>). In total, 12 records were compiled, forming the basis for creating a distribution map for the genus using QGIS software (version 3.30.2-'s-Hertogenbosch). Lastly, a dichotomous key was constructed to identify male specimens of this genus.

## ABBREVIATIONS USED

**Morphology** (following Mckittrick 1964; Roth 2003; Gutiérrez 2012; with modifications):

**sap**=Supra-anal plate.

**hw**=Hyaline window of male supra-anal plate (membranous area in Gutiérrez 2012; hyaline macula in Lucañas 2018; median hyaline broadly in Qiu *et al.* 2016; hyaline area in Qiu *et al.* 2019).

**lp**= left paraproct.

**rp**= rightparaproct.

**sgp**=Sub-genital plate.

**ap**=Apodemes.

**L. ph.**=Left phallomere.

**L<sub>1</sub>**=First left phalomere sclerite.

**L<sub>2</sub>**=Second left phalomere sclerite.

**L<sub>3</sub>**=Third left phalomere sclerite (genital hook).

**R. ph.**=Right phallomere.

**R<sub>1</sub>**=First right phalomere sclerite.

**R<sub>2</sub>**=Second right phalomere sclerite.

**R<sub>3</sub>**=Third right phalomere sclerite.

**v.ph.**=Ventral phalomere

### General terms:

**TL**=Type Locality.

**D♀**=Description Female.

**D♂**=Description Male.

**D♂♀**=Description of both sexes.

**ID err.**=Erroneous identification.

Table 1. Ant species recorded in association with myrmecophilic cockroaches of the genus *Myrmecoblatta* (Nocticolidae).

Cockroach	Ant Species	Exotic or Native to America
<i>M. rehni</i>	<i>Formica subcyanca</i> Wheeler, 1913	Native to Mexico
	<i>Formica rufibarbis</i> Fabricius, 1793	Exotic
	<i>Camponotus maculatus</i> (Fabricius, 1782)	Exotic
<i>M. wheeleri</i>	<i>Camponotus atriceps</i> (Smith, 1858)	Native
	<i>Solenopsis geminata</i> (Fabricius, 1804)	Native
	<i>Camponotus</i> sp.	unknown

## COLLECTIONS MENTIONED IN THE TEXT

**ANSP:** The Academy of Natural Sciences of Drexel University [of Philadelphia]. Philadelphia, USA.

**CNIN:** Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM. Mexico City, Mexico.

**MCZ:** Harvard University, Museum of Comparative Zoology. Cambridge, Massachusetts, USA.

**IEXA:** Colección Entomologica del Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz, México.

**LESM:** Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Facultad de Ciencias, UNAM, Ciudad de México, México.

**CER:** Colección Entomológica Entomological Research, Metepec, Estado de México, México.

## Results

All species of *Myrmecoblatta* have been observed in interactions with ants (Hymenoptera: Formicidae). *Myrmecoblatta rehni* is associated with two exotic species and one native species to Mexico, while *M. wheeleri* have only been found on nests of species native to the American continent (Table 1). Interestingly, there is a record of an interaction between unidentified termites of the genus *Microcerotermes* sp. and the latter species. The biology of the new species is entirely unknown since it was collected using pitfall traps.

Two of the three species (*M. rehni* and *M. cuauchichilolana* sp. nov.) are endemic to Mexico and have a seemingly very restricted distribution, as they are only known from their type localities. In the case of *M. wheeleri* it has a few records in Central America (Guatemala, Nicaragua, Costa Rica) and one in the United States, being the most widely distributed species.

## Systematics

Order **BLATTODEA** Brunner von Wattenwyl, 1882

Suborder **Blattaria** Burmeister, 1829

Superfamily **CORYDIOIDEA** Saussure, 1864

Family **Nocticolidae** Bolívar, 1892

Subfamily **Latindiinae** Handlirsch, in Schröder 1925

Tribe **Compsodini** Rehn, 1951

*Compsodes* Hebard, 1917; Rehn, 1951: 39

**Diagnosis of the tribe:** (1) Small size (5mm or less). (2) Sexual dimorphism present, with males having varying degrees of wings and females being wingless (both sexes winged in Latindiini). (3) Males possessing a hyaline window (vh) on the supra-anal plate (membranous area in Gutiérrez, 2012; hyaline macula in Lucañas, 2018; median hyaline broadly in Qiu *et al.*, 2016; hyaline area in Qiu *et al.*, 2019) (e.g. Fig. 2g), not mentioned in *Austropolyphaga*. (4) Tergite four with tergal gland, found in *Paralatiindia*, *Compsodes* and *Myrmecoblatta* (e.g. Fig. 2c, f).

Due to these similarities, the tribe **Compsodini** Rehn, 1951 includes the nine genera from **AMERICA** (Nearctic and Neotropical regions): *Paralatiindia* Saussure, 1868 (2 spp.) (Mexico); *Compsodes* Hebard, 1917 (5 spp.) (USA, Mexico, Guatemala, and the Dominican Republic); *Stenoblatta* Walker, 1868 (1 sp.) (Brazil); *Myrmecoblatta* Mann, 1914 (3 spp.) (USA, Mexico and Central America). Four from **ASIA** (Palearctic and Indomalayan regions): *Brachylatiindia* Qiu, Wang & Che, 2019 (1 sp.) (China); *Beybienkonus* Qiu, Wang & Che, 2019 (1 spp.) (China); *Gapudipentax* Lucañas, 2018 (1 sp.) (Philippines); *Sinolatiindia* Qiu, Che & Wang, 2016 (1 sp.) (China). And one from **AUSTRALIA**: *Austropolyphaga* Mackerras, 1968 (2 spp.) (Australia).

**Distribution:** Mostly Amphiberingian (except *Austropolyphaga*). This distribution pattern is the outcome of biotic exchanges facilitated by a land bridge created by the lowering of sea levels, which connected Asia and America. This land bridge is referred to as Beringia or the Beringian Bridge. It formed on multiple occasions, allowing for biotic exchange between these two continental masses



(Hopkins, 1967; Clark et al., 2009; 44; Estrada-Álvarez and Sormani, 2023; 3).

Genus *Myrmecoblatta* Mann, 1914

*Myrmecoblatta* Mann, 1914: 172 [Blattidae: Blattinae]. in: Hebard (1917: 360) [re-diagnosis] [Latindiinae]. Estrada-Álvarez & Guadarrama (2013: 93) [Latindiinae]. Estrada-Álvarez et al. (2022: 4, 14) [Guide and Diagnosis].

**Type species:** *Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914; by monotypy.

**Diagnosis:** Myrmecophilic and termitophilic small cockroaches (4-5mm total length in males) possessing a robust body structure; sexual dimorphism evident, with males having tegmina and wings, while females are apterous. Males exhibit variable stages of tegmina and wing development. The pronotum features a posteriorly recurved border, forming lateral-posterior projections. The rostrum bears a pointed clypeus.

**Species included:** *Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914 (♂♀) Mexico. *Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917 (♂♀) USA. (introduced), Guatemala, Nicaragua and Costa Rica. *Myrmecoblatta cuauchichinolana* sp. nov. (♂) Mexico. Distribution in Fig. 4.

**Bionomy:** Species associated with ant and termite nests.

Key to the males of *Myrmecoblatta* Mann, 1914 (Nocticolidae)

- 1a. Long tegmina that almost cover the abdomen and has a rounded apex (Fig. 1a) ..... *M. rehni* Mann
- 1b. Short tegmina that barely reach the third tergite, at most and has a truncated apex (Figs. 2a, 3a) ..... 2
- 2a. Compact form, body almost as wide as long (Fig. 2a) ..... *M. wheeleri* Hebard
- 2b. Slender shape, body conspicuously longer than wide (Fig. 3a) ..... *M. cuauchichinolana* sp. nov.

*Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914 (♂♀) (Fig. 1a-d; 4)

*Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914: 173; Fig. 1, 2. (D♂♀) [sp. nov.] [Guerrero Mill [=Real del Monte, Hidalgo] (TL)] [in nests of *Formica subcyanea* Wheeler, *F. rufibarbis* Fab. var. *gnava* Buckley, and *Camponotus maculatus* Fab. subsp. *picipes* Olivier]. Hebard, 1917: 360. Princis, 1963: 108. Fisk et al., 1976: 318; Fig. 1, 2. Roth & Willis, 1960: 312. Estrada-Álvarez & Guadarrama, 2013:95; Fig. 10 (♂). Estrada-Álvarez, 2013: 273 [Guerrero Mill= Molino Guerrero, during the specimen collection period, this was a mining area; however, the locality is currently untraceable]. Beccaloni, 2014.

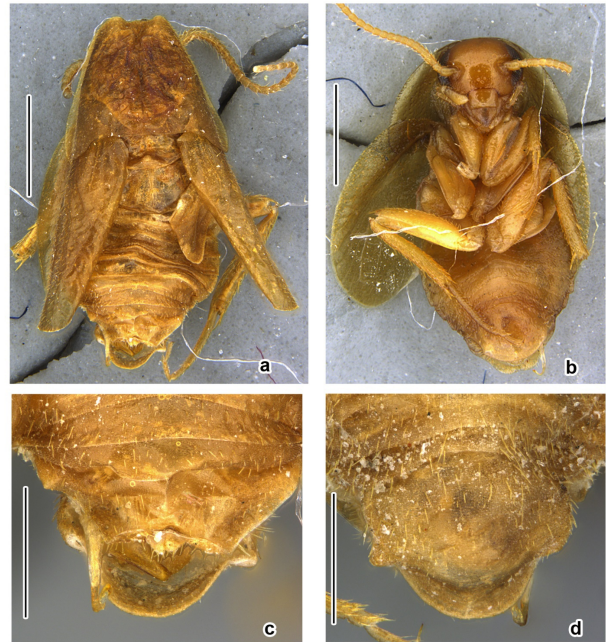


Figure 1a-d. *Myrmecoblatta rehni* Mann, 1914. Holotype male (MCZ); (a) dorsal view, (b) ventral view, (c) detail of the last tergites, absent *sap*, (d) detail of the subgenital plate. Scale bar a, b = 1 mm, c, d = 0.5 mm. Photos by Charles Farnum.

**Type Material:** ♀ Holotype, 2♂ and juvenile Paratypes (MCZ; Type 9023), revised photos of holotype male by Charles Farnum available in <https://mczbase.mcz.harvard.edu>

**Distribution:** MEXICO, Hidalgo, Municipality Omitlán de Juárez, Vicente Guerrero [formerly Hacienda de molienda Guerrero], locality amended in Estrada-Álvarez (2013) (Fig. 4).

**Bionomy:** Recorded living in nests of *Camponotus maculatus*, *Formica rufibarbis*, and *Formica subcyanea*. (Estrada-Álvarez & Rojas, 2020).

*Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917 (♂♀) (Fig. 2 a, b; 4)

*Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917: 361; Figs. 1, 2 in text page 260 [San Lucas Toliman, Sololá, Guatemala (TL); Lake Atitlan] [colony of the ant, *Solenopsis geminata* (Fabricius), 10 found under a stone]. Princis, 1963: 109. Fisk et al., 1976: 318; Fig. 3-10 [n. rec. Cachi, Prov. Cartago, near a nest of *Camponotus* sp. ants; San Juan de Dios de Desamparados, Aserrí, and Campus, University of Costa Rica, San Pedro, Prov. San Jose in the nests of *Camponotus abdominalis* (Fabricius)]. Deyrup & Fisk, 1983: 183; Fig. 1, 2. [n. rec. Highlands County, Florida]. Estrada-Álvarez & Guadarrama, 2013: 95; Fig. 10. Beccaloni, 2014. Estrada-Álvarez & Rojas, 2020: 2.

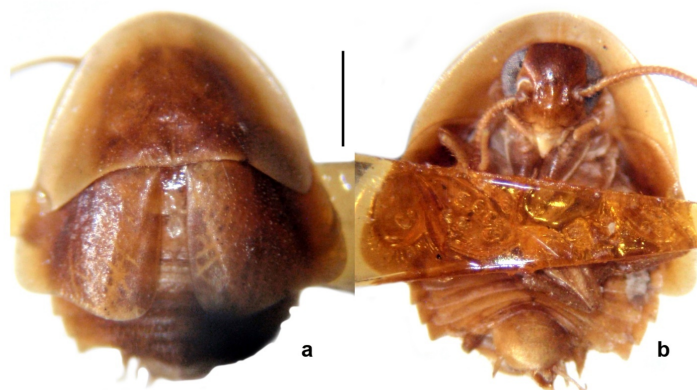


Figure 2a-b. *Myrmecoblatta wheeleri* Hebard, 1917. Male holotype; (a) dorsal view, (b) ventral view. Photos by Heidi Hopkins. Scale bar a, b = 1 mm

Maes *et al.*, 2020: 13; Fig. 4, 5 (♀) [First rec. Nicaragua: León: camino al Chague, en nido de *Microcerotermes* sp.]. Estrada-Álvarez & Sormani, 2021: 174. Estrada-Álvarez *et al.*, 2022: Fig. 6C.

**Type Material:** ♂ Holotype San Lucas Toliman, Solola, Guatemala; January 3, 1912; W. M. Wheeler col (ANSP), reviewed images, courtesy of Dr. Hopkins (Fig. ♂, ♀ juv y juv. Lake Atitlan colony of the ant *Solenopsis geminata* under a Stone; W. M. Wheeler col (ANSP).

**Distribution:** USA, Florida. GUATEMALA, Depart. Sololá, San Lucas Tolimán, Lake Atitlán. NICARAGUA, Depart. León, on the way to Chague. COSTA RICA, Prov. Cartago, Cachí; Prov. San José. San Juan de Dios de Desamparados, Aserrí, Universidad de Costa Rica in San Pedro (Fig. 4).

**Bionomy:** Found in the nests of *Camponotus* sp.; *C. atriceps*; *Formica* sp.; *Solenopsis* sp.; *S. geminata*, and the termite *Microcerotermes* sp. (Maes *et al.* 2020; Estrada-Álvarez & Rojas 2020).

*Myrmecoblatta cuauchichinolana* sp. nov. Estrada-Álvarez & Núñez-Bazán (♂) (Figs. 3a-j; 4)

**Type material:** 1 Male holotype. El limón, REBIOSH, Parcela 8, trampa de caída; 08/V/2020; Itzel Gonzales col. (CNIN).

**Description Holotype male:** (4mm total length, 2mm maximum width). Light brown color, slightly darker face; with long, thick, and truncated bristles across the integument (Fig. 3 a, b, c). Pronotum (1.8mm length, 2mm width), with anterior and lateral margins recurved, posterior margin recurved, generating latero-posterior projections (Fig. 3c). Face (0.95mm length, 0.93mm width), reduced eyes, distance 0.65mm; absent ocelli, antennal insertions 0.1mm in diameter with 0.41mm between them (Fig. 3 b, d); short and sub-moliniform antennas, triangular clypeus, not tapered. Tegmina (1.2mm

length, 1.1mm width), without venation, posterior margin truncated, not exceeding the third tergite (Fig. 3 a). Reduced wings, shorter than the metanotum. Short legs with spination on reduced tibiae confined to the apex, anterior femur with spination type D<sub>1</sub> (*sensu* Roth, 2003). Pulvilli absent. Arolia absent. Simple and symmetrical tarsal claws. Abdomen with tergal gland on T-4 (Fig. 3 e, f). Supra-anal plate with a hyaline window (hw); paraprocts subequal (Fig. 3g). Subgenital plate symmetrical, equal apodemes located laterally, styles digitiform (detached and lost during digestion) (Fig. 3 b, g). Male genitalia (Figs. 3i, j): Left phallomere (L. ph.) complex with several sclerites being the most relevant; L<sub>1</sub> with bifid process (Figs. 3i, j); L<sub>2</sub> with long and tapered spiny process (Figs. 3i, j); L<sub>3</sub> (*genital hook*) twisted (Figs. 3i, j). Right phallomere (R. ph.) very complex with several sclerites (Figs. 3i, j).

**Females:** Unknown.

**Etimology:** The species name is derived from El Limón de Cuauchichinola, a locality in the municipality of Tepalcingo, Morelos, where it was discovered.

**Distribution:** MEXICO, Morelos, Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, El Limón Biological Station (Fig. 4).

## Discussion

In Estrada-Álvarez *et al.* (2022), based on bibliographic data, it was inferred that *Myrmecoblatta* lacks a hyaline window on the male supra-anal plate. However, upon reviewing new material and images of the type specimens of *Myrmecoblatta rehmi* Mann, 1914, and *M. cuauchichinolana* sp. nov., it was found that this genus does indeed exhibit such a window (Figs. 1c and 3g), in addition to having a tergal structure on tergite four (T-4) (Fig. 3 e, f).

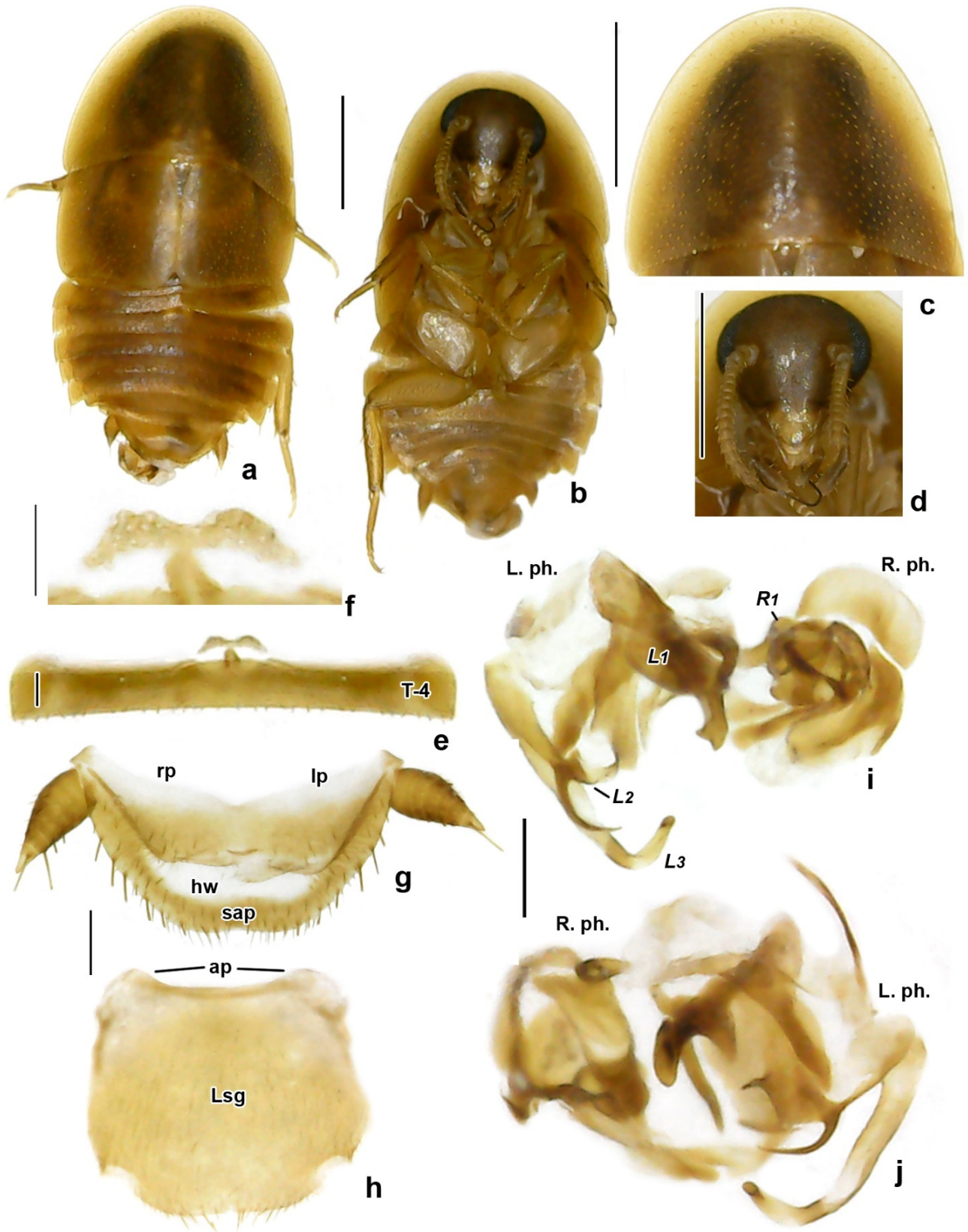


Figure 3a-j. *Myrmecoblatta cauchichinolana* sp. nov. Male holotype; (a) dorsal view, (b) ventral view, (c) pronotum, (d) rostrum, (e) fourth tergite (T-4), (f) detail of the tergal structure on T-4, (g) supra-anal plate, (h) subgenital plate, (i-j) male genitalia (i) dorsal view, (j) ventral view. Scale bar a-d = 1mm, e, g, h, i, j = 0.2mm, f = 0.25mm.

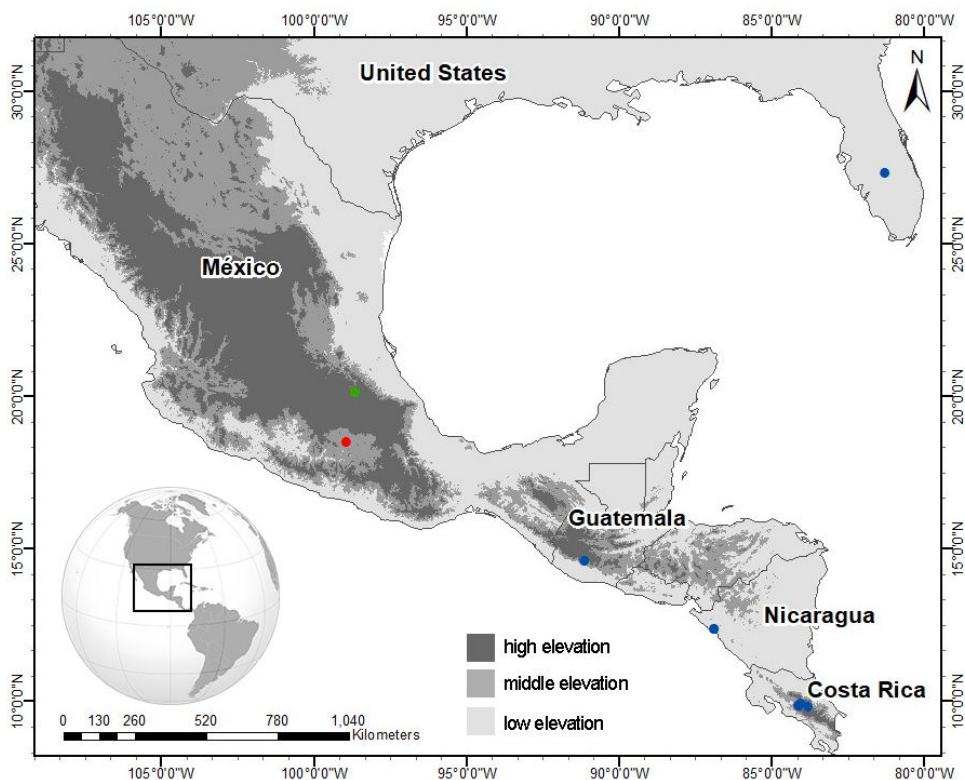


Figure 4. Distribution of *Myrmecoblatta* spp. *M. rehni* (green point); *M. wheeleri* (blue points); *M. cuauchichinolana* sp. nov. (red point).

The genus *Myrmecoblatta* has been poorly studied, and to date, many aspects of its biology, taxonomy, and phylogenetics remain unsolved. The presence of a hyaline window on the supra-anal plate of *Myrmecoblatta* males, in addition to the tergal structure on tergite four, might suggest a possible relationship of this genus with the North and Central American genus *Compsodes* Hebard, 1917 and *Paralatinidia* Saussure, 1868.

The fact that all species of *Myrmecoblatta* interact with social insects (mostly ants) is fascinating from ecological and evolutionary perspectives. This interaction might be indicative of mutualistic or commensalistic relationships, where the cockroaches potentially gain protection or resources from their association with ants. Some myrmecophile species are known to mimic the cuticular hydrocarbons of their hosts (Bell *et al.*, 2007) and can detect and follow ant trails of pheromones (Moser, 1964), adaptations that evidence deep coevolution processes. Other than eating the remains of dead guests (Bell *et al.*, 2007), there is no clear information about the host's benefit (if there is one at all). While the specific nature of these interactions requires further research, studying

the biology within ant nest tunnels presents a truly challenging task.

Analyzing distribution patterns in this genus is challenging due that two clearly understudied species (*M. rehni* and *M. cuauchichinolana*) are known only from their type localities. Increasing collection efforts in nearby areas with similar conditions and records of the hosts could expand their current distribution. Regarding *M. wheeleri*, its wide distribution might be attributed to anthropogenic causes.

### Acknowledgments

We would like to express our gratitude to Dr. Charles Farnum and Dr. Crystal Maier (Museum of Comparative Zoology, Harvard University), for providing images of the Holotype of *Myrmecoblatta rehni*. To Dr. Heidi Hopkins for granting permission to use images of the Holotype of *Myrmecoblatta wheeleri*. We express our gratitude to Dr. Alejandro Zaldívar R. and MSc Ma. Cristina Mayorga M. (CNIN-IBUNAM, UNAM, CDMX, Mexico), for the facilities granted for the review of material deposited in their respective institutions. To Entomological Research A.C. for funding part of this research. To

the staff of the El Limón Ecological Station and the residents of El Limón de Cuauchichinola for their kindness, assistance, and hospitality. To the anonymous reviewers of this document, we are grateful for the comments and suggestions.

## References

- AntWeb. Version 8.106.1. (2023). California Academy of Science, online at <https://www.antweb.org>. Accessed [20/08/2023]
- Beccaloni, G. W. (2014). Cockroach Species File (Version 5.0/5.0) Available from: <http://cockroach.speciesfile.org/HomePage/Cockroach/HomePage.aspx> (último acceso 01 noviembre 2022).
- Bell, W. J., Roth, L. M., & Nalepa, C. A. (2007). *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. JHU Press.
- Clark, P. U., Dyke, A. S., Shakun, J. D., Carlson, A. E., Clark, J., Wohlfarth, B., ... & McCabe, A. M. (2009). The last glacial maximum. *science*, 325(5941), 710-714.
- Deyrup, M., & Fisk, F. (1984). A myrmecophilous cockroach new to the United States (Blattaria: Polyphagidae).
- Estrada-Álvarez, J. C., & Rojas, P. (2020). *Eremoblatta atticola* sp. n. (Corydiidae: Corydiinae), new myrmecophile cockroach of Mexico. *Acta zoológica mexicana*, 36.
- Estrada-Álvarez, J. C., & Sormani, C. G. H. (2021). Lista de las cucarachas (Blattodea) de Centroamérica, con cambios y adiciones taxonómicas; y correcciones para México. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 69, 169-205.
- Estrada-Álvarez, J. C., & Guadarrama, C. (2013). Una especie nueva de *Myrmecoblatta* Mann, 1914 (Blattaria: Polyphagidae: Latindiinae) de México. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 52, 93-95.
- Estrada-Álvarez, J. C. (2013). Primera lista de las cucarachas de México (Dyctyoptera: Blattodea). *Boletín de la SEA*, (53), 267-284.
- Estrada-Álvarez, J. C., Luna, M. D., García-Barríos, R., & Sormani-Hernández, C. G. (2022). Synopsis of the cockroach family Corydiidae (Blattodea: Corydioidea) in North America, with an identification key to subfamilies and genera, and taxonomic changes. *Acta zoológica mexicana*, 38.
- Estrada-Álvarez, J. C., & Sormani, C. G. (2023). Synopsis of the genus *Holocompsa* Burmeister, 1838 (Blattodea: Corydiidae: Holocompsinae) in America, with emphasis on Mexico. *Acta zoológica mexicana*, 39.
- Fisk, F. W., M. Vargas & F. Fallas. (1976). Notes on *Myrmecoblatta weeleri* from Costa Rica (Blattaria: Polyphagidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 78: 317-322.
- Gutiérrez, E. (2012). Especie nueva del género de cucarachas *Compsodes* (Dictyoptera: Blattaria: Corydiidae) para la República Dominicana. *Solenodon*, 10, 52-62.
- Hebard, M. (1917). A new species of myrmecophilous blattid (Orthoptera; Blattidae; Corydiinae). *Entomological news, and proceedings of the Entomological Section of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 28: 360-363.
- Hopkins, D. M. (1967). *The Bering land bridge* (Vol. 3). Stanford University Press.
- iNaturalistMX. (2023). Available at: <https://www.naturalist.mx>. Accessed [28/08/2023].
- Lucañas, C. C. (2018). A new latindiine cockroach, *Gapudipentax* guiting gen. et sp. n. (Blattodea: Corydiidae: Latindiinae) from The Philippines. *Halteres*, 9, 151-156.
- Maes, J. M., Estrada-Álvarez, J. C., & Sormani, C. G. H. (2020). Catálogo ilustrado de las cucarachas (Blattodea) de Nicaragua. *Revista Nicaragüense de Entomología*, 213, 1-109.
- Mann, W. M. (1914). Some myrmecophilous insects from Mexico. *Psyche: a Journal of Entomology*, 21(6), 171-184.
- Moser, J. C. (1964). Inquiline roach responds to trail-marking substance of leaf-cutting ants. *Science*, 143(3610), 1048-1049.
- Mckittrick, F. A. (1964). Evolutionary studies of cockroaches. Cornell Univ. Agric. Expt. Stat. Mere. 389:197, 205 pp.
- Princis, K. (1963). Blattariae: Suborder [sic] Polyphagoidea: Fam.: Homoeogamiidae, Euthyrrhaphidae, Latindiidae, Anacompsidae, Atticolidae, Attaphilidae. Suborder Blaberoidea: Fam. Blaberidae. Pp: 76-172. In: M. Beier (Ed.). *Orthopterorum Catalogus*. Pars 4. W. Junk's-Gravenhage.
- Qiu, L., Che, Y., & Wang, Z. (2016). *Sinolatindia* petila gen. n. and sp. n. from China (Blattodea, Corydiidae, Latindiinae). *ZooKeys*, (596), 27. <https://doi.org/10.3897/zookeys.596.8332>
- Qiu, L., Wang, Z. Q., & Che, Y. L. (2019). New and little known Latindiinae (Blattodea, Corydiidae) from China, with discussion of the Asian genera and species. *ZooKeys*, 867, 23. <https://doi.org/10.3897/zookeys.867.35991>
- Roth, L. M., & Willis, E. R. (1960). The biotic associations of cockroaches. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 141: 470 pp.
- Roth, L. M. (1995). *Pseudoanaplectinia yumotoi*, a new ovoviviparous myrmecophilous cockroach genus and species from Sarawak (Blattaria: Blattellidae; Blattellinae). *Psyche: a Journal of Entomology*, 102, 79-87.
- Roth, L. M. (2003). Systematics and phylogeny of cockroaches (Dictyoptera: Blattaria). *Oriental insects*, 37(1), 1-186.
- Schal, C., Gautier, J. Y., & Bell, W. J. (1984). Behavioural ecology of cockroaches. *Biological Reviews*, 59(2), 209-254.

## Foraging behavior of Mexican mojarra *Amphilophus istlanus* at potential risk from invasive fish predator *Amatitlania nigrofasciata*

### *Comportamiento de forrajeo de la mojarra mexicana *Amphilophus istlanus* en potencial riesgo por el depredador invasor *Amatitlania nigrofasciata**

Aberto Tapia<sup>1</sup>, Olivia De los Santos<sup>2,3</sup>, Elsah Arce<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

E-mail: [jose.tapial@uaem.edu.mx](mailto:jose.tapial@uaem.edu.mx)

<sup>2</sup>Doctorado en Psicología, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

E-mail: [olivia.delos@uaem.edu.mx](mailto:olivia.delos@uaem.edu.mx)

<sup>3</sup>Laboratorio de Acuicultura e Hidrobiología, Centro de Investigaciones Biológicas,  
Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos, México.

Tel: +52- 77- 73162354. E-mail: [elsah.arce@uaem.mx](mailto:elsah.arce@uaem.mx)

\*Corresponding author: [elsah.arce@uaem.mx](mailto:elsah.arce@uaem.mx)

**Received:** August 01, 2023

**Accepted:** April 20, 2024

**Conflict of interest:** The authors declare that they have no conflict of interest.

**Author contributions:** A. Tapia: Conceptualization, data generation, formal analysis, and writing original draft. O. De los Santos: Conceptualization, investigation, writing- reviewing and editing. E. Arce: Conceptualization, formal analysis, investigation, resources, funding acquisition, writing- reviewing, and editing.

**Abstract:** Characterizing the behavioral traits of Mexican mojarra juveniles may help predict their survival when facing an introduced invasive predator species like the convict cichlid fish. We predicted that individuals in the presence of convict cichlids would reduce their swimming activity and food consumption. We hypothesized that the swimming activity and the food consumed by the Mexican mojarra in two contexts-with and without a potential predator threat-is related to its levels of aggressiveness. We tested this experimentally by evaluating the swimming activity and food consumption by juvenile mojarras in the presence of the invasive convict cichlid versus when they were not, and we related the consistency in the swimming activity of the Mexican mojarra juvenile with their aggressiveness. As we expected, the fish were less active when convict cichlids were present. Additionally, the swimming activity of the Mexican mojarra in the absence and presence of the invasive convict cichlid was related to aggressiveness; the individuals with the highest swimming activity and that consumed the most food was also the most aggressive. This suggests that the Mexican mojarra juvenile could suffer ecological consequences when faced with the invasive convict cichlid.

**Keywords:** *Amphilophus istlanus*, predation threat, swimming activity, food consumed, aggression.

**Resumen:** Caracterizar los rasgos conductuales de juveniles de la mojarra Mexicana puede ayudar a predecir su supervivencia ante la introducción de una especie depredadora invasora como el pez cíclido convicto. Nosotros predecimos que los individuos en presencia de cíclidos convictos podrían reducir su actividad de nado y su consumo de comida y nuestra hipótesis fue que la actividad de nado y la comida consumida por la mojarra mexicana en dos contextos -con y sin amenaza de depredación- está relacionada con sus niveles de agresividad. Probamos esto evaluando experimentalmente la actividad de nado y el alimento consumido cuando los juveniles estaban en presencia del pez invasor cíclido convicto y cuando no lo estaban y relacionamos la consistencia en la actividad de nado de los juveniles de la mojarra Mexicana con su agresividad individual. Como esperábamos, los peces fueron menos activos cuando los cíclidos convictos estuvieron presentes. Adicionalmente, la actividad de nado de la mojarra Mexicana en ausencia y presencia del cíclido convicto está relacionada con la agresividad; los individuos con mayor actividad de nado y que comieron más también fueron los más agresivos. Esto sugiere que los juveniles de la mojarra Mexicana podrían sufrir consecuencias ecológicas al enfrentarse al depredador invasor convicto.

**Palabras clave:** *Amphilophus istlanus*, amenaza de depredación, actividad de nado, comida consumida, agresión.

---

## Introduction

The way that native potential prey species respond to the threat of predation has a critical effect on their fitness in environments altered by invasive predators (Blake & Gabor, 2014). Fundamental behavioral traits such as foraging activity, boldness, and aggressiveness vary among individuals (Martins & Bhat, 2014). Some behavioral traits can be advantageous in one situation but costly in another (Reale et al., 2000; Sinn et al., 2006). In fish, foraging behavior is often positively correlated with aggressiveness (Fabre et al., 2014) and growth (Winandy & Denoël, 2015) and negatively correlated with predation risk (Bell & Sih, 2007; Wilson et al., 2011; Reddon et al., 2013). An active individual will have a higher risk of predation compared to one that is less active (Jones & Godin, 2010). Individuals that have higher foraging activity have a higher chance of being seen if a predator is present, and they could be more likely to be captured and eaten (Biro & Dingemans, 2009; Castanheira et al., 2013). The adaptive value of exploratory activity is determined by its costs and benefits in different contexts (Sih et al., 2004). Although this question has been frequently studied in various animals such as lizards (Cote & Clobert, 2007), birds (Groothuis & Carere, 2005), and fishes (Overli et al., 2005; Brown et al., 2014; Szopa-Comley et al., 2020), there is limited evidence linking the activity of native species and the effect of this behavioral trait when an invasive predator is present.

The introduction of a new species to the environment causes behavioral changes in native species (Castaldelli et al., 2013; De la Torre et al., 2018). The Mexican mojarra, *Amphilophus istlanus* (Jordan & Snyder, 1899), is a cichlid native to the Balsas basin and has been affected by the introduction of invasive species such as the convict

cichlid, *Amatitlania nigrofasciata* (Günther, 1867) by reducing swimming activity, spending more time hiding (De la Torre et al., 2018), and is subject to interference competition (Archundia & Arce, 2019; Molina et al., 2021). The convict cichlid is an invasive predator that consumes spawn (eggs) and juveniles of the Mexican mojarra (EA, 2023 unpublished data). However, it is unknown whether Mexican mojarra juveniles respond behaviorally to the presence of the invasive fish or perceive it as a potential predator.

Here, we predicted that Mexican mojarra individuals in the presence of convict cichlids would reduce their swimming activity and food consumption. We hypothesized that the swimming activity and food consumption by the Mexican mojarra in two contexts-with and without a potential predator threat-is related to its levels of aggressiveness. We experimentally evaluated the individual consistency of the Mexican mojarra's swimming activity with and without the presence of an adult convict cichlid (a potential predator) and evaluated whether individuals' swimming activity is positively related to their aggressiveness. Understanding these dynamics could provide information relevant to the conservation of the native Mexican mojarra.

## Materials and methods

### *Fishes and maintenance conditions*

Fifth-generation juveniles of Mexican mojarra were obtained from different parents reared in captivity at the "El Rosario" fish farm in Morelos, México (18°33'35.5"N; 99°15'55.2" W). We used 14 two-month-old juvenile Mexican mojarra that weighed 0.64 g ± 0.11 g (mean ± standard deviation throughout) and had a total length of 2.39 cm ± 0.38. We ensured

that the juveniles had never been in contact with convict cichlids. Fourteen invasive convict cichlids weighing  $16.31 \pm 2.34$  g and measuring (TL)  $10.02 \pm 0.76$  cm were captured from the Apatlaco River, Zacatepec Morelos, Mexico ( $18^{\circ}39'46.2''$  N;  $99^{\circ}11'56.5''$  W) and transported to the Laboratorio de Acuicultura, Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Convict fish were maintained individually in 20 L tanks for two weeks prior to the experimental period with another conspecific visible to avoid social deprivation (Raymond et al., 2015). The Mexican mojarra juveniles were kept in a single 40 L tank for two weeks prior to the experimental period. All tanks had constant oxygenation at  $27.5 \pm 1.0$  °C and a pH of 7. The tank had a polyvinyl chloride (PVC) pipe measuring 20 mm in diameter by 70 mm long as a shelter (De la Torre et al., 2018). Juveniles of Mexican mojarra were fed once a day *ad libitum* with mosquito (*Culex quinquefasciatus*) larvae (Say, 1926). Convict cichlids were fed once a day with live juveniles of Mexican mojarra for three days prior to start of the experiments. Similar procedures have been used by Gelowitz et al. (1993) and Mathiron et al. (2015) with success; we thus think it is likely that juveniles of Mexican mojarra perceive the convict cichlid as a potential threat, despite having no previous experience encountering it. For both species, the fecal contents and uneaten food were removed daily from the maintenance tanks using a siphon, and 15% of the water from each tank was changed daily (De la Torre et al., 2018).

#### Consistency of swimming activity

We quantified the behavior of Mexican mojarra individuals while foraging in two contexts: in the presence of a convict cichlid (potential predator) and without the convict cichlid. For both contexts, we used a 40 L (30 cm x 50 cm x 27 cm) tank divided into two parts (a stimulus zone and an experimental zone) using a transparent 0.5 cm mesh and a solid opaque barrier that did not allow chemical, physical or visual exchange between the fish. For the potential predation threat test, a convict cichlid that had been previously fed with Mexican mojarra juveniles was placed in the stimulus zone and a juvenile of Mexican mojarra was placed in the experimental zone (fig. 1). The convict cichlid and the Mexican mojarra were left to acclimatize to the tank for 10 min with both the mesh and opaque barriers in place. For the Mexican mojarra, the feeding was suspended 24 hours before starting the experiments to standardize hunger levels.

To begin the experimental period, the opaque barrier was removed, such that the compartments were divided only by the mesh, and mosquito larvae were added to the experimental zone as food for the mojarra. The experimental trial started at 10:00 h and the tank was recorded for 10 min using a Panasonic DMC-GH4 video camera. From the video recordings, we quantified swimming activity, which was the time in seconds that the Mexican mojarra was moving from one point to another in the water column (Brown & Dreier, 2002). The amount of food consumed was quantified as the number of mosquito larvae consumed. At the end of each trial, the Mexican mojarra juvenile was placed in an individual tank until the next trial. The experimental tank was emptied and rinsed thoroughly with tap water. After 24 hours, the same individual was tested under similar conditions and procedures without the presence of the convict cichlid. At the end of this test, the Mexican mojarra juvenile was placed in your tank and tested aggressive behavior after 24 hours. All tests (with a potential predator threat, without convict cichlid presence, and aggressiveness test) were made in random order (Eaton et al., 2016).

#### Aggressive behaviors

Tests of aggression were performed in a tank identical to the one used for the swimming activity trials; however, the stimulus zone was left empty and a mirror was placed behind the opaque divider between the experimental and stimulus zones (Desjardins & Fernald, 2010). The opaque barrier was removed at the beginning of the aggression test (Fig. 1). Like the swimming activity tests, the juvenile Mexican mojarra was allowed to acclimate to the tank for 10 min, and the experiment began at 10:00 h. The tests were video recorded for 10 min and the videos were analyzed to evaluate aggressive behaviors in the Mexican mojarra by counting the number of ramming and frontal swimming events it performed against the mirror (Balzarini et al., 2014). A ramming event was counted when the Mexican mojarra approached the mirror quickly and made physical contact with the mirror; frontal swimming was the time in seconds that the mojarra spent swimming repeatedly back and forth parallel to the mirror (Schürch & Heg, 2010). Each individual was tested in random order in each trial, with potential predation threat, without convict cichlid presence and aggressive behavior with a 24 h break between each test (Belgrad & Griffen, 2016). The water conditions during all tests were the same as in the maintenance tank.



### Statistical analysis

Experimental fish were not physically marked, but their identities were known because they were always kept in and returned to the same individually numbered tank. Examination of histograms, quartile-quartile plots, and boxplots showed a symmetrical distribution consistent with a normal distribution, and the result of the Shapiro-Wilk test of normality was non-significant for foraging activity and food consumed. To determine whether individuals behaved differently when the convict cichlid was present versus absent, we, therefore, used a paired t-test to compare the swimming activity and food consumed by each individual between the two treatments. To determine whether individuals were consistent in each behavior in the two contexts or whether there was an association in individuals' rankings across different behaviors, we first ordered the individuals consecutively, assigning the smallest number to the individual with the highest value for the given behavior and the largest number to the individual with the lowest value for each variable. Thus, number 1 was assigned to the fish that had the highest swimming activity, ate the most mosquito larvae, or had the most aggressive behaviors (the sum of ramming and frontal swimming), and number 14 was given to the individual with the lowest activity, that ate the fewest mosquito larvae, or had the least aggressive behaviors. This ranking was performed separately for each variable and treatment, resulting in a total of six ranks for each individual. We then performed six Kendall Rank tests to test the consistency of individuals' ranks in each behavior between the two treatments (two tests), between behaviors within each treatment (two tests), and between aggressive behaviors and foraging behaviors (two tests) (Kolok, 1999; Arce & Alcaraz, 2013). All statistical analyses were conducted using Statistica® v.10 (alpha = 0.05).

### Ethics approval

We used the minimum number of fish necessary to yield clear results and accomplish the experimental goals. The fish used in this study are not an endangered or protected species and did not suffer any injury.

### Results

Overall, the Mexican mojarras had higher swimming activity when the convict cichlid was absent ( $498.71 \pm 17.03$  s) than when the convict cichlid was present ( $336.29 \pm 32.25$  s;  $t = 4.83$ ,  $n = 14$ ,  $P = 0.0003$ ;

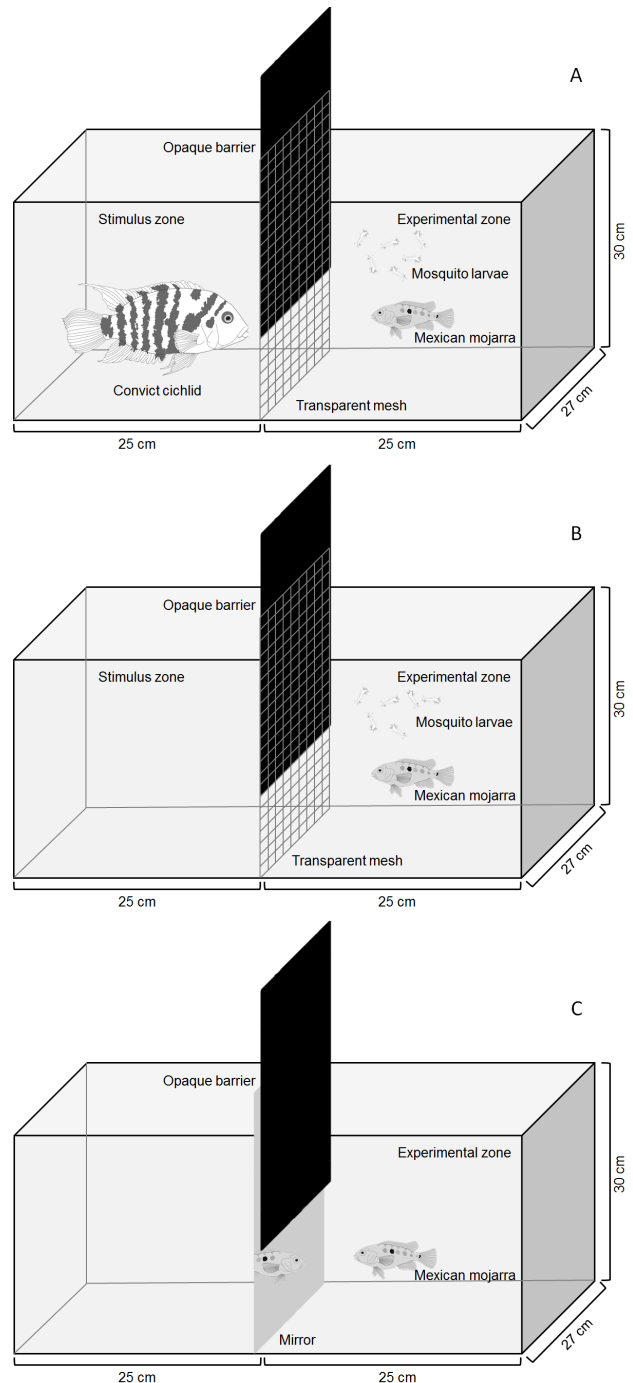


Figure 1. Schematic diagram of the experimental tests of the Mexican mojarras juvenile. A) with a potential predator threat, B) without convict cichlid presence, C) in an aggressiveness test.

Fig. 2A). Similarly, they consumed more mosquito larvae when the convict was absent ( $4.14 \pm 1.24$  items) than when it was present ( $1.50 \pm 0.50$  items;  $t = 2.74$ ,  $n = 14$ ,  $P = 0.016$ ; Fig. 2B).

The ranking of swimming activity was consistent between the two treatments (convict cichlid present

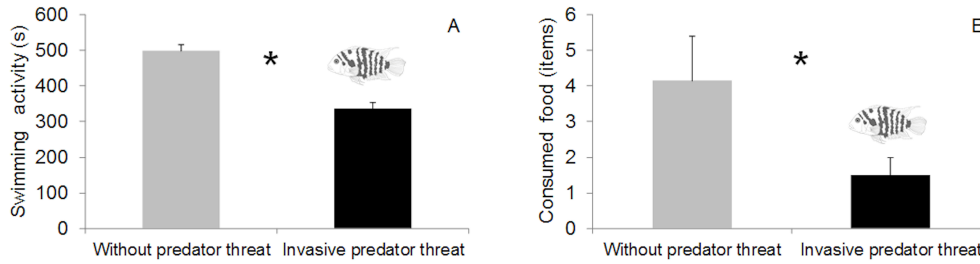


Figure 2. A) Swimming activity, and B) food consumption for Mexican mojarra juveniles when the convict cichlid (a potential predator) was absent versus present. The bar height represents the mean and the error bars are the standard error of the mean. Asterisks indicate significant differences ( $P < 0.05$ ).

and absent;  $W = 0.95$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.03$ , Fig. 3A), as was the number of food items consumed ( $W = 0.87$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.04$ , Fig. 3B). The Mexican mojarra juveniles with the highest swimming activity were consistently those that consumed the most food without predation threat ( $W = 0.94$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.03$ , Fig. 3C) and with potential predation threat ( $W = 0.99$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.01$ , fig. 3D). The Mexican mojarra juveniles with the highest swimming activity were consistently the most aggressive ( $W = 0.96$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.02$ , fig. 3E). The Mexican mojarra juveniles that consumed the most mosquito larvae were consistently the most aggressive ( $W = 0.89$ ,  $df = 1$ ,  $P = 0.04$ , Fig. 3F).

## Discussion

The ability to recognize a predation threat is essential for animals' survival (Arvigo et al., 2019). Predators are a selection pressure on prey, and native fish may not recognize invasive predators as a threat (Davis, 2018). In our work, the fact that the Mexican mojarra in general spent less time feeding and consumed fewer prey items when convict cichlid was present suggests that they identified it as a potential predator and adjusted their behavior accordingly. Similar effects have been observed in the fish *Esox lucius* and *Gasterosteus aculeatus*, which decrease their mobility when a predator is present (Lehtiniemi, 2005). This strategy allows prey to avoid being perceived by predators and therefore increases their survival (Gerritsen & Strickler, 1977; Grand & Dill, 1997). However, moving less has energetic implications (Cooke et al., 2003). Prey species must balance the need to avoid predation with the need to forage (Brown et al., 2006). With an invasive predator, this trade-off is particularly important because this risk is novel and selection has not yet had a chance to shape the optimal response to the novel predator (Arce & Córdoba-Aguilar, 2018). The juvenile stage is critical in the development of fish since they do not have reserve energy and need to feed constantly

(Hamre et al., 2013) and it is also the time when the fish are most vulnerable (Paradis et al., 1996).

Knowledge about behavioral traits provides a framework in which to understand individual animals' behavioral responses to biotic and abiotic environmental conditions that vary throughout their lifetime (Reale & Festa-Banchet, 2003). Predation is an important factor in the evolution of animal behavior and is considered one of the major causes of mortality for the most active individuals (Biro & Booth, 2009). In our work, the consistency of swimming activity in individual Mexican mojarra juveniles is repeatable with and without predation risk. Furthermore, the most active Mexican mojarra juveniles were consistently the ones that consumed the most food. This is similar to results in *Negaprion brevirostris* (Poey, 1868), where more explorative individuals have higher rates of encounter with food, eat more, and have faster growth than less explorative conspecifics (Dhellemmes et al., 2021).

Cichlids that depend on parental care for their reproductive success are more aggressive and face more risks during the search for resources than species that do not perform parental care (Rangeley & Godin, 1992; Smith & Wootton, 1999; Clement et al., 2005; Fulmer et al., 2017). Even during the juvenile stage, territorial species carry out aggressions during competition for resources (Thresher, 1985). In environments with predation risk, individuals who consistently maintain aggressive behavioral strategies are those who most frequently face risk (Harris et al., 2010). In this work, the Mexican mojarra juveniles with the most swimming activity were also the most aggressive. The positive correlation between activity and aggressiveness has been tested in *Gasterosteus aculeatus* (Bell & Sih, 2007). Aggressiveness in the Mexican mojarra has been observed during competition for territories (Archundia & Arce, 2019; Molina et al., 2021) and sexual partners (Castillo & Arce, 2021). In the Mexican mojarra, the most aggressive juveniles could also be those who are most

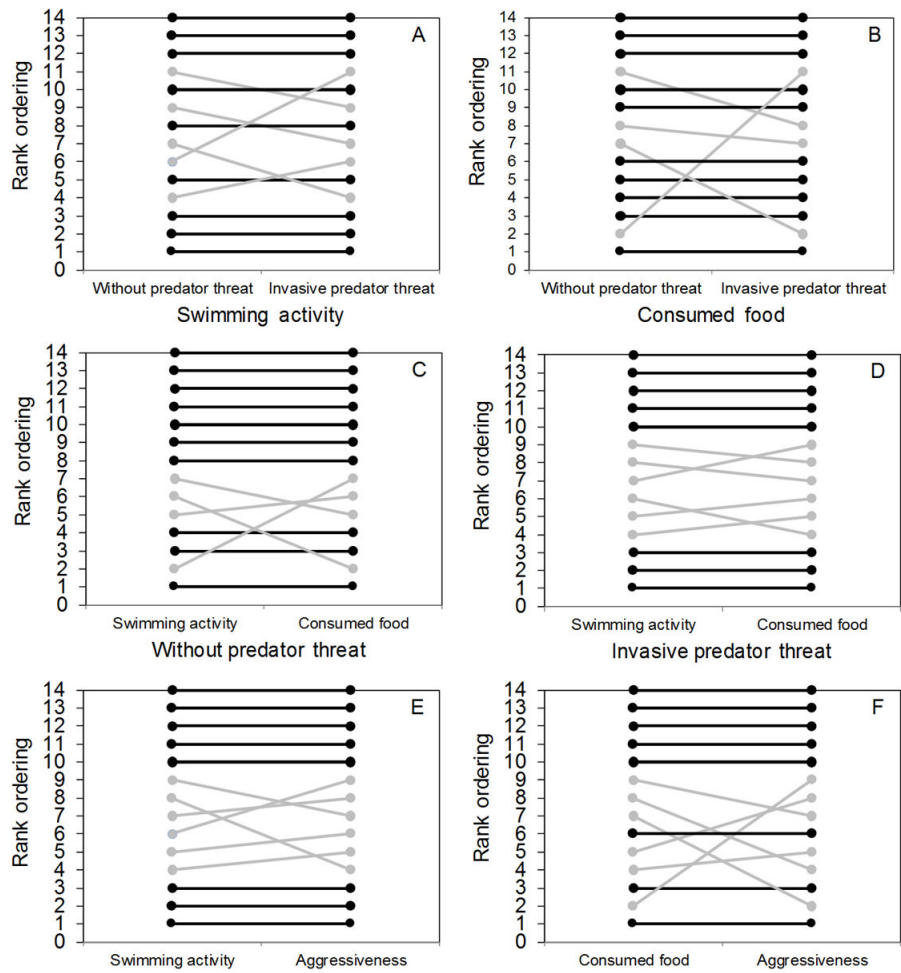


Figure 3. Rank ordering and consistency of behavior of the Mexican mojarra juvenile in A) swimming activity; B) food consumed; C) swimming activity and consumed food without convict cichlid (a potential predator); D) swimming activity and food consumed food with convict cichlid present; E) swimming activity and aggressiveness; F) food consumed and aggressiveness. Black lines denote the same rank and gray lines denote a change in rank between the two conditions or behaviors.

at risk from predation (Hess et al., 2016). Aggression plays a role in determining individual survival and reproductive success (Nicieza & Metcalfe, 1999). Aggression is strongly correlated with growth; more aggressive fish grow faster, while less aggressive fish are more vulnerable to being attacked by conspecifics and having reduced access to food (Metcalfe, 1986). It is essential to conduct further research to assess both the benefits and costs of aggressive behavior.

Feeding and constant movement during the juvenile stage is essential for physiological development (Schütz & Barlow, 1997). In fish, the response to risk depends on various factors including phenotypic plasticity and previous experience (Balasch & Tort, 2019). Interindividual variation in behavior contributes to variation in fitness (Smith & Blumstein, 2008; Boyer et al., 2010; Mutzel et al.,

2013). Studying behavioral traits in native fish species can help to understand the ecological consequences of invasive predator species, especially in an environment with a high level of competition like the Balsas River basin (Franco & Arce, 2022). Our results did not allow us to determine whether the behavior of the Mexican mojarra was due to conspecifics dying from the attack of the invasive fish (conspecific odor) or whether they responded to the convict cichlid as a predator specifically. More studies are required to understand the population stability of the native Mexican mojarra after the arrival of the invasive predator convict cichlid, and understanding the responses of the native cichlid to the potential threats of this invasive fish could help to inform conservation strategies.

## Acknowledgments

We wish to thank J. Figueroa (in memoriam), P. Trujillo-Jiménez, M. Díaz-Vargas for helpful comments. Thanks to M. Franco, S. Montes de Oca, E. Paniagua, D. Zepeda, Y. Castillo, for technical assistance. Thanks to Lynna Kiere for editing the English text and Reinier Núñez for the drawings of fish.

## Funding statement

This study was supported by Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) Frontier Science Project # 64372.

## Ethical approval

All applicable guidelines of the Ley General del Equilibrio Ecológico y la Protección al Ambiente were followed. Fish in this experiment did not suffer any injury, and the study did not use endangered or protected species.

## Data availability statement

The data generated during the current study are available from the corresponding author upon reasonable request.

## References

- Arce, E., & Alcaraz, G. (2013). Plasticity of shell preference and its antipredatory advantages in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 91, 321-327. doi:10.1139/cjz-2012-0310
- Arce, E., & Córdoba-Aguilar, A. (2018). The right choice: predation pressure drives shell selection decisions in the hermit crab *Calcinus californiensis*. *Canadian Journal of Zoology*, 96, 454-459. doi: 10.1139/cjz-2017-0023
- Archundia, M., & Arce, E. (2019). Fighting behaviour in native fish: the Mexican mojarra (*Cichlasoma istlanum*) wins when confronted with the non-native convict cichlid fish (*Amatitlania nigrofasciata*). *Journal of Ethology*, 37, 67-73. doi:10.1007/s10164-018-0569-5
- Arvigo, A.L., Miyai, C.A., Sanches, F.H., Barreto, R.E., & Costa, T.M. (2019). Combined effects of predator odor and alarm substance on behavioral and physiological responses of the pearl cichlid. *Physiology & Behavior*, 206, 259-263. doi:10.1016/j.physbeh.2019.02.032
- Balash, J.C., Tort, L. (2019). Netting the stress responses in fish. *Frontiers in Endocrinology*, 10, 62. doi:10.3389/fendo.2019.00062
- Balzarini, V., Taborsky, M., Wanner, S., Koch, F., & Frommen, J.G. (2014). Mirror, mirror on the wall: the predictive value of mirror tests for measuring aggression in fish. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 871-878. doi:10.1007/s00265-014-1698-7
- Belgrad, B.A., & Griffen, B.D. (2016). Predator-prey interactions mediated by prey personality and predator hunting mode. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 20160408. doi:10.1098/rspb.2016.0408
- Bell, A.M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters*, 10, 828-834. doi:10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x
- Biro, P.A., & Booth, D.J. (2009). Extreme boldness precedes starvation mortality in six-lined trumpeter (*Pelates sexlineatus*). *Hydrobiologia*, 635, 395. doi:10.1007/s10750-009-9902-x
- Biro, P.A., & Dingemanse, N.J. (2009). Sampling bias resulting from animal personality. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 66-67. doi:10.1016/j.tree.2008.11.001
- Blake, C.A., & Gabor, C.R. (2014). Effect of prey personality depends on predator species. *Behavioral Ecology*, 25, 871-877. doi:10.1093/beheco/aru041
- Brown, G.E., Bongiorno, T., Dicapua, D.M., Ivan, L.I., & Roh, E. (2006). Effects of group size on the threat-sensitive response to varying concentrations of chemical alarm cues by juvenile convict cichlids. *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1-8. doi: 10.1139/z05-166
- Brown, G.E., & Dreier, V.M. (2002). Predator inspection behaviour and attack cone avoidance in a characin fish: the effects of predator diet and prey experience. *Animal Behaviour*, 63, 1175-1181. doi:10.1006/anbe.2002.3024
- Brown, G.E., Elvidge, C.K., Ramnarine, I., Chivers, D.P., & Ferrari, M.C.O. (2014). Personality and the response to predation risk: effects of information quantity and quality. *Animal Cognition*, 17, 1063-1069. doi:10.1007/s10071-014-0738-z
- Boyer, N., Réale, D., Marmet, J., Pisanu, B., Chapuis, J.L. (2010). Personality, space use and tick load in an introduced population of Siberian chipmunks *Tamias sibiricus*. *Journal of Animal Ecology*, 79, 538-547. doi:10.1111/j.1365-2656.2010.01659.x
- Castaldelli, G., Pluchinotta, A., Milardi, M., Lanzoni, M., Giari, L., Rossi, R., & Fano, E.A. (2013). Introduction of exotic fish species and decline of native species in the lower Po basin, north-eastern Italy. *Aquatic Conservation*, 23, 405-417. doi:10.1002/aqc.2345
- Castanheira, M.F., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L.E., & Martins, C.I. (2013). Can we predict personality in fish? Searching for consistency over time and across contexts. *PLoS One*, 8, e62037. doi:10.1371/journal.pone.0062037
- Castillo, Y., & Arce, E. (2021). Female preference for dominant males in the Mexican mojarra cichlid fish, *Cichlasoma istlanum*. *Journal of Fish Biology*, 98, 189-195. doi:10.1111/jfb.14569

- Clement, T.S., Parikh, V., Schruppf, M., & Fernald, R.D. (2005). Behavioral coping strategies in a cichlid fish: the role of social status and acute stress response in direct and displaced aggression. *Hormones and Behavior*, 47, 336-342. doi:[10.1016/j.yhbeh.2004.11.014](https://doi.org/10.1016/j.yhbeh.2004.11.014)
- Cote, J., & Clober, J. (2007). Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society*, 274, 383-390. doi:[10.1098/rspb.2006.3734](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734)
- Cooke, S.J., Steinmetz, J., Degner, J.F., Grant, E.C., & Philipp, D.P. (2003). Metabolic fright responses of different-sized largemouth bass (*Micropterus salmoides*) to two avian predators show variations in nonlethal energetic costs. *Canadian Journal of Zoology*, 81, 699-709. doi:[10.1139/z03-044](https://doi.org/10.1139/z03-044)
- Davis, A.C.D. (2018). Differential effects of native vs. invasive predators on a common Caribbean reef fish. *Environmental Biology of Fishes*, 101, 1537-1548. doi:[10.1007/s10641-018-0798-z](https://doi.org/10.1007/s10641-018-0798-z)
- De la Torre, Z.A.M., Arce, E., Luna-Figueroa, J., & Córdoba-Aguilar, A. (2018). Native fish, *Cichlasoma istlanum*, hide for longer, move and eat less in the presence of a non-native fish, *Amatitlania nigrofasciata*. *Environmental Biology of Fishes*, 101, 1077-1082. doi:[10.1007/s10641-018-0761-z](https://doi.org/10.1007/s10641-018-0761-z)
- Desjardins, J.K., & Fernald, R.D. (2010). What do fish make of mirror images? *Biology Letters*, 6, 744-747. doi:[10.1098/rsbl.2010.0247](https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0247)
- Dhellemmes, F., Smukall, M.J., Guttridge, T.L., Krause, J., Hussey, N.E. (2021). Predator abundance drives the association between exploratory personality and foraging habitat risk in a wild marine meso-predator. *Functional Ecology*, 35, 1972-1984. doi:[10.1111/1365-2435.13874](https://doi.org/10.1111/1365-2435.13874)
- Eaton, L., Sloman, K.A., Wilson, R.W., Gill, A.B., & Harborne, A.R. (2016). Non-consumptive effects of native and invasive predators on juvenile Caribbean parrotfish. *Environmental Biology of Fishes*, 99, 499-508. doi:[10.1007/s10641-016-0486-9](https://doi.org/10.1007/s10641-016-0486-9)
- Fabre, N., García-Galea, E., & Vinyoles, D. (2014). Boldness is related to the development of the cephalic crest in the male of the river blenny *Salaria fluviatilis* (Asso, 1801). *Current Zoology*, 60:373-380. doi:[10.1093/czoolo/60.3.373](https://doi.org/10.1093/czoolo/60.3.373)
- Franco, M., & Arce, E. (2022). Aggressive interactions and consistency of dominance hierarchies of the native and non-native cichlid fishes of the Balsas basin. *Aggressive Behavior*, 48, 103-110. doi:[10.1002/ab.21997](https://doi.org/10.1002/ab.21997)
- Fulmer, A.G., Neumeister, H., & Preuss, T. (2017). Social plasticity in non-territorial male African cichlid fish *Astatotilapia burtoni*. *Journal of Ethology*, 35, 109-119. doi:[10.1007/s10164-016-0498-0](https://doi.org/10.1007/s10164-016-0498-0)
- Gelowitz, C. M., Mathis, A., & Smith, R. J. F. (1993). Chemosensory recognition of northern pike (*Esox lucius*) by brook stickleback (*Culaea inconstans*): population differences and the influence of predator diet. *Behaviour*, 127, 105-118. doi:[10.1163/156853993X00443](https://doi.org/10.1163/156853993X00443)
- Gerritsen, J., & Strickler, J.R. (1977). Encounter probabilities and community structure in zooplankton: a mathematical model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 34, 73-82. doi:[10.1139/f77-008](https://doi.org/10.1139/f77-008)
- Grand, T.C., & Dill, L.M.(1997). The energetic equivalence of cover to juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): ideal free distribution theory applied. *Behavioral Ecology*, 8, 437-447. doi:[10.1093/beheco/8.4.437](https://doi.org/10.1093/beheco/8.4.437)
- Groothuis, T.G., & Carere, C. (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 29, 137-150. doi:[10.1016/j.neubio.rev.2004.06.010](https://doi.org/10.1016/j.neubio.rev.2004.06.010)
- Hamre, K., Yúfera, M., Rønnestad, I., Boglione, C., Conceição, L.E., & Izquierdo, M. (2013). Fish larval nutrition and feed formulation: knowledge gaps and bottlenecks for advances in larval rearing. *Reviews in Aquaculture*, 5, S26-S58. doi:[10.1111/j.1753-5131.2012.01086.x](https://doi.org/10.1111/j.1753-5131.2012.01086.x)
- Harris, S., Ramnarine, I.W., Smith, H.G., & Pettersson, L.B. (2010). Picking personalities apart: estimating the influence of predation, sex and body size on boldness in the guppy *Poecilia reticulata*. *Oikos*, 119, 1711-1718. doi:[10.1111/j.1600-0706.2010.18028.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18028.x)
- Hess, S., Fischer, S., & Taborsky, B. (2016). Territorial aggression reduces vigilance but increases aggression towards predators in a cooperatively breeding fish. *Animal Behaviour*, 113, 229-235. doi:[10.1016/j.anbehav.2016.01.008](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.01.008)
- Jones, K.A., & Godin, J.G.J. (2010). Are fast explorers slow reactors? Linking personality type and anti-predator behaviour. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 625-632. doi:[10.1098/rspb.2009.1607](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.1607)
- Lehtiniemi, M. (2005). Swim or hide: predator cues cause species specific reactions in young fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 66, 1285-1299. doi:[10.1111/j.0022-1112.2005.00681.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00681.x)
- Kolok, A.S. (1999). Interindividual variation in the prolonged locomotor performance of ectothermic vertebrates: a comparison of fish and herpetofaunal methodologies and a brief review of the recent fish literature. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 700-710. doi:[10.1139/f99-026](https://doi.org/10.1139/f99-026)
- Mathiron, A.G.E., Crane, A.L., & Ferrari, M.C.O. (2015). Individual vs. social learning of predator information in fish: does group size affect learning efficacy? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 939-949. doi:[10.1007/s00265-015-1905-1](https://doi.org/10.1007/s00265-015-1905-1)
- Martins, E.P., & Bhat, A. (2014). Population-level personalities in zebrafish: aggression-boldness across but not within populations. *Behavioral Ecology*, 25, 368-373. doi:[10.1093/beheco/aru007](https://doi.org/10.1093/beheco/aru007)

- Metcalf, N.B. (1986). Intraspecific variation in competitive ability and food intake in salmonids: consequences for energy budgets and growth rate. *Journal of Fish Biology*, 28, 525-531. doi:10.1111/j.1095-8649.1986.tb05190.x
- Molina, D, Arce, E., & Mercado-Silva, N. (2021). Mexican mojarra can dominate non-native convict cichlids even when outnumbered. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 75, 16. doi:10.1007/s00265-020-02963-5
- Mutzel, A., Dingemans, N.J., Araya-Ajoy, Y.G., & Kempenaers, B. (2013). Parental provisioning behaviour plays a key role in linking personality with reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B*, 280, 1019-1027. doi:10.1098/rspb.2013.1019
- Nicieza, A.G., & Metcalfe, N.B. (1999). Costs of rapid growth: the risk of aggression is higher for fast-growing salmon. *Functional Ecology*, 13, 793-800. doi:10.1046/j.1365-2435.1999.00371.x
- Paradis, A.R., Pepin, P., & Brown, J.A. (1996). Vulnerability of fish eggs and larvae to predation: review of the influence of the relative size of prey and predator. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 1226-1235. doi:10.1139/cjfas-53-6-1226
- Rangeley, R.W., & Godin, J.J. (1992). The effects of a trade-off between foraging and brood defense on parental behaviour in the convict cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*. *Behaviour*, 120, 123-138. doi:10.1163/156853992X00246
- Raymond, W., Albins, M.A., & Pusack, T.J. (2015). Competitive interactions for shelter between invasive Pacific red lionfish and native Nassau grouper. *Environmental Biology of Fishes*, 98, 57-65. doi:10.1007/s10641-014-0236-9
- Reale, D., & Festa-Bianchet, M. (2003). Predator-induced natural selection on temperament in bighorn ewes. *Animal Behaviour*, 65, 463-470. doi:10.1006/anbe.2003.2100
- Reale, D., Gallant, B.Y., Leblanc, M., & Festa-Bianchet, M. (2000). Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour*, 60, 589-597. doi:10.1006/anbe.2000.1530
- Reddon, A.R., Balk, D., & Balshine, S. (2013). Probing aggressive motivation during territorial contests in a group-living cichlid fish. *Behavioural Processes*, 92, 47-51. doi:10.1016/j.beproc.2012.10.005
- Schürch, R., & Heg, D. (2010). Life history and behavioral type in the highly social cichlid *Neolamprologus pulcher*. *Behavioral Ecology*, 21, 588-598. doi:10.1093/beheco/arq024
- Schütz, M., & Barlow, G.W. (1997). Young of the Midas cichlid get biologically active nonnutrients by eating mucus from the surface of their parents. *Fish Physiology and Biochemistry*, 16, 11-18. doi:10.1007/bf00004536
- Sih, A., Bell, A.M., Johnson, J.C., & Ziemba, R.E. (2004). Behavioral syndromes: an integrative overview. *Quarterly Review of Biology*, 79, 241-277. doi:10.1086/422893
- Sinn, D.L., Apiolaza, L.A., & Moltschanivskyj, N.A. (2006). Heritability and fitness-related consequences of squid personality traits. *Journal of Evolutionary Biology*, 19, 1437-1447. doi:10.1111/j.1420-9101.2006.01136.x
- Smith, B.R., & Blumstein, D.T. (2008). Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology*, 19, 448-455. doi:10.1093/beheco/arm144
- Smith, C., & Wootton, R.J. (1999). Parental energy expenditure of the male three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology*, 54, 1132-1136. doi:10.1111/j.1095-8649.1999.tb00866.x
- Szopa-Comley, A.W., Duffield, C., Ramnarine, I.W., & Ioannou, C.C. (2020). Predatory behaviour as a personality trait in a wild fish population. *Animal Behaviour*, 170, 51-64. doi:10.1016/j.anbehav.2020.10.002
- Thresher, R. (1985). Brood-directed parental aggression and early brood loss in the coral reef fish, *Acanthochromis polyacanthus* (Pomacentridae). *Animal Behaviour*, 33, 897-907. doi:10.1016/s0003-3472(85)80024-5
- Overli, O., Winberg, S., & Pottinger, T.G. (2005). Behavioral and neuroendocrine correlates of selection for stress responsiveness in rainbow trout—a review. *Integrative and Comparative Biology*, 45, 463-474. doi:10.1093/icb/45.3.463
- Wilson, A.J., de Boer, M., Arnott, G., & Grimmer, A. (2011). Integrating personality research and animal contest theory: aggressiveness in the green swordtail *Xiphophorus helleri*. *PLoS One*, 6, e28024. doi:10.1371/journal.pone.0028024
- Winandy, L., & Denoël, M. (2015). The aggressive personality of an introduced fish affects foraging behavior in a polymorphic newt. *Behavioral Ecology*, 26, 1528-1536. doi:10.1093/beheco/aru101