



Revista Mexicana de Biodiversidad

ISSN: 1870-3453

falvarez@ib.unam.mx

Universidad Nacional Autónoma de
México
México

Barba-Macías, Everardo; Trinidad-Ocaña, Cinthia
Nuevos registros de la almeja asiática invasora *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroidea:
Cyrenidae) en humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta
Revista Mexicana de Biodiversidad, vol. 88, núm. 2, junio-, 2017, pp. 450-453
Universidad Nacional Autónoma de México
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=42551127021>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica
Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal
Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto



Nota científica

Nuevos registros de la almeja asiática invasora *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Veneroidea: Cyrenidae) en humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta

New records of the exotic Asian clam Corbicula fluminea (Bivalvia: Veneroidea: Cyrenidae) in wetlands of Papaloapan, Grijalva and Usumacinta basins

Everardo Barba-Macías* y Cinthia Trinidad-Ocaña

Grupo Académico Manejo Sustentable de Cuencas y Zonas Costeras, El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa, Carr. Reforma Km. 15.5 s/n Ra. Guineo 2.^a Sección, 86280, Villahermosa, Tabasco, México

Recibido el 14 de junio de 2016; aceptado el 4 de octubre de 2016

Disponible en Internet el 1 de mayo de 2017

Resumen

Se proporcionan nuevos registros de la almeja asiática *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) para los humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta. Se recolectó un total de 1,668 organismos en 7 localidades de la cuenca Papaloapan, 16 en Grijalva y 24 en Usumacinta, resultado de recolectas desde junio de 2011 hasta septiembre de 2015. Se registra su distribución en humedales ribereños, lacustres y estuarinos, en una diversidad de fondos desde limos hasta arenas, rocas y en sustratos con vegetación. Las mayores abundancias se presentaron para los humedales lacustres y en la cuenca del río Usumacinta. Se contribuye con el registro de 47 localidades en humedales de las cuencas del sureste, incrementando el conocimiento del estado que guardan las especies invasoras en el sureste de México, aun cuando hasta el momento no se han valorado los impactos ecológicos y económicos de las mismas.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Palabras clave: Bivalvo exótico; Distribución; Lótico; Léntico; Sureste mexicano

Abstract

First records of the Asian clam *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) are provided for wetlands in the Papaloapan, Grijalva and Usumacinta basins. A total of 1,668 individuals were collected in 7 localities in Papaloapan, 16 in Grijalva and 24 in Usumacinta basins, sampling was performed from June 2011 to September 2015, in riverine, lacustrine and estuarine wetlands, in a variety of substrates from silt to sand and rocks, and substrates with vegetation. The highest abundances were in lacustrine wetlands and in the Usumacinta watershed. This study contributes with records in 47 localities and also, to the knowledge of exotic species in southern Mexico even when the ecological and economic impacts that this species may cause have not been assessed so far.

© 2017 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Keywords: Exotic bivalves; Distribution; Lotic; Lentic; Mexican southeastern

La introducción de especies exóticas en ambientes acuáticos es una preocupación mundial. Estas especies ocasionan

diversas alteraciones y daños ecológicos, como los relacionados con la pérdida de biodiversidad, alteración en tramas tróficas y ciclos de nutrientes, así como el detrimento sanitario, lo cual se encuentra ampliamente documentado (Goldburg y Triplett, 1997), pero también se conocen daños económicos (Pimentel, 2011; Pimentel, Zúñiga y Morrison, 2005). Entre las especies de moluscos invasores de mayor importancia a nivel

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: ebarba@ecosur.mx (E. Barba-Macías).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Tabla 1

Registros de *Corbicula fluminea* por cuenca, abundancia y fecha de recolecta.

Cuenca	Estado	Humedal	Núm.	Localidad	Latitud	Longitud	Altitud	Abundancia y fecha de recolecta
G	T	R	1	Arroyo Dos Ceibas	18.040358	−93.031014	6	7 orgs., 8/6/2011
G	T	R	2	Arroyo Paso del Rosario	17.847244	−93.607041	9	83 orgs., 7/6/2011
G	T	L	3	Laguna Colosio	17.984262	−92.913122	3	1 org., 10/7/2011
G	T	E	4	Laguna Machona	18.386782	−93.582869	0	1 org., 10/6/2011
G	T	L	5	Laguna Nueva Zelanda	17.947279	−93.350306	22	31 orgs., 8/6/2011
G	T	L	6	Laguna Otra Banda	17.827998	−93.361627	20	4 orgs., 8/6/2011
G	T	L	7	Laguna Parrilla	17.917372	−92.931547	8	1 org., 29/4/2011
G	T	R	8	Río Claro	17.998632	−93.578753	13	54 orgs., 6/6/2011
G	T	R	9	Río Comuapa	17.998850	−93.136423	19	1 org., 8/6/2011
G	T	R	10	Río González	18.421666	−93.060660	0	2 orgs., 12/6/2011
G	T	R	11	Río Paredón	17.780032	−93.385660	30	3 orgs., 8/6/2011
G	T	R	12	Río Poaná	17.608767	−92.685927	12	38 orgs., 6/7/2011
G	T	L	13	Laguna El Rosario 1	17.846481	−93.749983	5	9 orgs., 7/6/2011 1 org., 5/6/2012
G	T	R	14	Río Mezcalapa	17.816880	−93.386194	23	19 orgs., 7/6/2011
G	T	R	15	Río Zamapa	17.843278	−93.814204	10	22 orgs., 6/6/2012 12 orgs., 12/7/2012
G	T	L	16	Laguna El Rosario 2	17.868382	−93.91999	5	90 orgs., 4/8/2011 11 orgs., 5/6/2011 6 orgs., 4/7/2012 11 orgs., 11/7/2012
P	V	L	17	Laguna Mandinga	19.045472	−96.070917	2	1 org., 08/07/2013
P	V	R	18	Río Papaloapan	18.311917	−95.842833	3	2 orgs., 11/8/2013
P	V	R	19	Río Trinidad	17.846806	−95.153694	23	1 org., 14/08/13
P	V	R	20	Río San Juan	17.895492	−95.146739	4	1 org., 13/8/2013
P	V	R	21	Río Tuxtlas (Catemaco)	18.230500	−95.444389	7	33 orgs., 10/8/2013
P	O	L	22	Laguna Sta. Ma. Jacatepec	17.851417	−96.206583	28	47 orgs., 11/8/2013
P	V	R	23	Río San Agustín	18.628694	−95.555111	11	1 org., 9/8/2013
U	T	L	24	Laguna El Viento	18.239750	−92.661225	3	49 orgs., 18/5/2011
U	T	L	25	Laguna Morelos	17.665191	−91.226890	40	47 orgs., 18/8/2011
U	T	L	26	Laguna Guayacanal	18.191897	−92.661083	4	12 orgs., 18/8/2011
U	T	L	27	Laguna Tronconada 1	18.191434	−92.628505	4	62 orgs., 18/5/2011
U	T	L	28	Laguna Tronconada 2	18.185743	−92.630172	2	19 orgs., 18/5/2011
U	T	L	29	Laguna San Pedrito	18.369861	−92.566817	0	2 orgs., 25/01/2013
U	T	R	30	Río Usumacinta	17.578466	−91.363336	9	1 org., 31/05/2011
U	T	R	31	Arroyo Poleva	18.244521	−93.866871	18	1 org., 18/7/2012
U	T	R	32	Arroyo Seco	18.244786	−93.848878	97	3 orgs., 18/7/2012 19 orgs., 06/12/2013 13 orgs., 09/5/2014
U	T	R	33	Arroyo Nuevo Progreso	17.267061	−91.307479	160	2 orgs., 17/07/2012
U	T	R	34	Río San Pedro	17.748681	−91.402033	9	1 org., 21/10/2014 5 orgs., 14/04/2015 3 orgs., 02/02/2015
U	T	L	35	Laguna San Isidro 1	18.405417	−92.477444	0	1 org., 19/08/2015 35 orgs., 8/10/2014 66 orgs., 17/03/2015 415 orgs., 9/6/2015 38 orgs., 22/9/2015
U	T	L	36	Laguna San Isidro 2	18.405278	−92.467167	0	40 orgs., 17/3/2015 23 orgs., 9/6/2015 3 orgs., 22/09/2015
U	T	L	37	Laguna San Isidro 3	18.400944	−92.474333	1	6 orgs., 17/3/2015 118 orgs., 09/6/2015 8 orgs., 22/9/2015
U	T	R	38	Río Chacamax	17.711561	−91.740883	5	3 orgs., 14/04/2015 1 org., 02/02/2014
U	C	R	39	Arroyo El Caribe	16.902036	−90.967536	96	1 org., 15/02/2015
U	C	R	40	Arroyo San Lorenzo	16.538244	−90.698219	105	1 org., 15/02/2015
U	C	R	41	Playón Caribe Boca	16.572561	−90.705564	104	1 org., 15/02/2015
U	C	R	42	Playón La Técnica	16.824453	−90.905535	94	14 orgs., 14/02/2015 2 orgs., 17/06/2015 2 orgs., 02/09/2015
U	C	R	43	Playón Macachi	16.825244	−90.924800	92	98 orgs., 14/02/2015 16 orgs., 24/03/2015 20 orgs., 17/06/2015 2 orgs., 02/09/2015
U	C	R	44	Playón de la Laguna Chavín	16.538253	−90.698236	104	3 orgs., 15/02/2015
U	C	R	45	Playón La Isla	16.559311	−90.695072	109	4 orgs., 15/02/2015
U	C	R	46	Arroyo Agua Azul	16.820094	−90.909753	98	6 orgs., 24/03/2015
U	C	R	47	Arroyo Guatemala	16.828683	−90.925467	92	2 orgs., 24/03/2015 1 org., 17/06/2015 1 org., 02/7/2015 5 orgs., 02/09/2015

C: Chiapas; E: estuarino; G: Grijalva; L: lacustre; O: Oaxaca; P: Papaloapan; R: ribereño; T: Tabasco; U: Usumacinta; V: Veracruz.

mundial se encuentran la almeja cebra *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), la almeja quagga *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) y la almeja asiática *Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774). Esta última especie ocasiona daños obstruyendo los canales de riego y tuberías de agua potable (Paunović et al., 2007), sin dejar de lado los problemas ecológicos. Tan solo para EUA los costos asociados a pérdidas por la invasión de esta especie ascienden a mil millones de dólares por año (Isom, 1986; OTA, 1993).

Las poblaciones de *C. fluminea* en México se han registrado hacia la costa del Pacífico (Baja California, Sonora, Sinaloa y Colima), cuencas del occidente (Jalisco y Nayarit) y Golfo de México (Tamaulipas, Veracruz y Chiapas) (Contreras-Arquieta y Contreras-Balderas, 1999; Fox, 1970; Hillis y Mayden, 1985; Torres-Orozco y Revueltas-Valle, 1996).

El sureste de México posee una importante red de ecosistemas fluviales y humedales en donde destacan los humedales de las cuencas de los ríos Papaloapan y Grijalva-Usumacinta (Barba-Macías, Rangel-Mendoza y Ramos-Reyes, 2006). En esta región se ha documentado en los últimos años la presencia de varias especies invasoras de moluscos, donde se destacan *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) y *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) (Aguirre-Muñoz et al., 2009; Albarrán-Melze, Rangel-Ruiz y Gamboa-Aguilar, 2009; Barba-Macías, Magaña y Juárez-Flores, 2014; Contreras-Arquieta y Contreras-Balderas, 1999; Cruz-Ascencio, Florido, Contreras-Arquieta y Sánchez, 2003; López-López, Sedeño-Díaz, Tapia y Oliveros, 2009; Naranjo-García y Olivera-Carrasco, 2014; Rangel-Ruiz, Gamboa-Aguilar, García-Morales y Ortiz-Lezama, 2011; Ramírez-Herrera y Urbano, 2014). *C. fluminea* ha tenido una dispersión geográfica amplia e importante en las últimas décadas (McMahon, 2002). Este trabajo contribuye con la ampliación de nuevos registros de la distribución de la almeja asiática *C. fluminea* en humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta en el sureste mexicano.

Los organismos fueron capturados en muestreos diurnos resultado de recolectas entre los años 2011 al 2015, realizados con un esfuerzo multihábitat que incluyó el empleo de una draga Petite Ponar de 3 kg (0.025 m²), un nucleador metálico de 0.30 m de diámetro (0.004 m²), una red de arrastre tipo cuchara con una abertura de malla de 0.5 mm (0.087 m²), una red de arrastre tipo Renfro con luz de malla de 1 mm (50 m²) y una red chinchorro playero luz de malla de 3 cm (62 m²); todos los muestreos fueron por triplicado. Los sitios muestreados fueron humedales ribereños, lacustres y estuarinos en las cuencas de los ríos Papaloapan, Grijalva y Usumacinta (tabla 1). Los organismos recolectados fueron envasados y fijados en formol al 4% y se transportaron al laboratorio para su posterior procesamiento. Las muestras están conservadas en etanol al 70% y se encuentran depositadas en la Colección de Referencia de Fauna Acuática de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Villahermosa.

Se recolectó un total de 1,668 organismos de la almeja asiática *C. fluminea* en 4 estados (Oaxaca con 47 organismos, Veracruz con 39, Tabasco con 1,403 y Chiapas con 179) registrados en 47 localidades, 7 en la cuenca del Papaloapan con un total de 86 organismos, 16 en la cuenca Grijalva con 454 organismos y 24 localidades en la cuenca Usumacinta con 1,128 organismos.

La distribución de los registros de *C. fluminea* de acuerdo con el tipo de humedal fue de la siguiente manera: en 29 localidades ribereñas, 17 lacustres y una estuarina. En la cuenca Papaloapan se encontró en 5 localidades ribereñas con 38 organismos, y en 2 localidades lacustres con 48; en la cuenca Grijalva se encontró en una localidad en humedal estuarino con un organismo, 6 localidades lacustres con 212 organismos y 9 localidades ribereñas con un total de 241 organismos y, por último, en la cuenca Usumacinta, donde la distribución por tipo de humedal fue en 9 localidades lacustres con 896 organismos y 15 localidades ribereñas con 232 organismos (tabla 1).

Se han monitoreado varias localidades durante distintos años y en algunos sitios su densidad permanece elevada, se encuentra en una gran variedad de sustratos que van desde fondos rocosos, arenosos y limosos, en sustratos con materia orgánica y restos de vegetación, y en vegetación flotante. Sin embargo, latitudinalmente se encuentra mejor representada en zonas de planicie (< 20 m) como varias localidades de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, lo cual concuerda con otros estudios debido a que en estas zonas se presenta un incremento de sólidos disueltos y material en suspensión, característico de las zonas bajas de las cuencas de la zona centro-sur del Golfo de México (Bello, Lozano, Ramírez, Aquino y Castillo, 2009).

Entre los impactos documentados del bivalvo *C. fluminea* se encuentra la obstrucción de tuberías en sistemas de enfriamiento (Apablaza, 1984), lo que impide el flujo de agua en canales de irrigación y abastecimiento, además de que ocasiona la destrucción del concreto, compiten por el espacio y el alimento disponibles con almejas Unionidae nativas (Britton y Fuller, 1979) y alteran el sustrato de las especies nativas (Paunović et al., 2007). Aun cuando no existen registros de afectación a infraestructuras y tuberías en la zona de estudio, las condiciones que se presentan en los humedales de estas cuencas son propicias para su desarrollo, principalmente por la variación de los flujos y la persistencia del nivel del agua en las crecidas e inundaciones, altas temperaturas, una variedad de sustratos y un alto contenido de nutrientes, como está reportado para otros estudios (Sousa, Rufino, Gaspar, Antunes y Guilhermino, 2008).

Las cuencas aquí analizadas son áreas amplias de importancia agrícola y asentamientos humanos, además de que son las cuencas con los mayores flujos hídricos del país, así como extensas áreas de humedales. Los ríos Papaloapan y Grijalva se encuentran regulados por los sistemas de presas asentados, a diferencia del río Usumacinta, el cual hasta ahora no está represado. Este trabajo contribuye con 47 nuevos registros de la almeja asiática *C. fluminea* en humedales de las cuencas Papaloapan, Grijalva y Usumacinta, las más importantes del sureste mexicano.

Los autores agradecen la disponibilidad de información del material biológico y registros de la Colección de Referencia para Fauna Acuática de ECOSUR, Unidad Villahermosa.

Referencias

- Aguirre-Muñoz, A., Mendoza-Alfaro, R., Arredondo, H., Arriaga, L., Campos, E., Contreras-Balderas, S., et al. (2009). *Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, los procesos ecológicos y la economía*. En J. Sarukhán, R. Dirzo, R. González, y I. J. March (Eds.),

- Capital natural de México, vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio (pp. 277–318). Ciudad de México: Conabio.
- Albarrán-Melze, N. C., Rangel-Ruiz, L. J. y Gamboa-Aguilar, J. (2009). Distribution and abundance of *Melanoides tuberculata* (Gastropoda: Thiaridae) in the Biosphere reserve of Pantanos de Centla, Tabasco, Mexico. *Acta Zoológica Mexicana*, 25, 93–104.
- Apablaza, J. (1984). Incidencia de insectos y moluscos plagas en siete hortalizas cultivadas en las regiones V y Metropolitana, Chile. *Ciencia e Investigación Agraria*, 11, 27–34.
- Barba-Macías, E., Rangel-Mendoza, J. y Ramos-Reyes, R. (2006). Clasificación de los humedales de Tabasco mediante sistemas de Información Geográfica. *Universidad y Ciencia*, 22, 101–110.
- Barba-Macías, E., Magaña, M. y Juárez-Flores, J. (2014). Nuevos registros de los gasterópodos *Melanoides tuberculata* (Müller, 1774) y *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) en las cuencas Grijalva, Usumacinta y Tonalá, Pajonal-Machona, Tabasco. En A. M. Low-Pfeng, P. A. Quijón-Edward, y M. Peters (Eds.), *Especies invasoras acuáticas: casos de estudio en ecosistemas de México* (pp. 359–379). Ciudad de México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático/University of Prince Edward Island.
- Bello, P. J., Lozano, L. O., Ramírez, E., Aquino, V. y Castillo, R. (2009). Diagnóstico biofísico de la zona costera del Golfo de México. En F. Buenfil (Ed.), *Adaptación a los impactos del cambio climático en los humedales costeros del golfo de México* (pp. 279–306). Ciudad de México: Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales/Instituto Nacional de Ecología.
- Britton, J.C. y Fuller, S.L. H. (1979). *The freshwater bivalve Mollusca (Unionidae: Sphaeriidae: Corbiculidae) of the Savannah River Plant, South Carolina*. The Savannah River Plant Publication, Department of Biology. Texas Christian University Fort Worth: SRO-NERP-3.
- Contreras-Arquieta, A. y Contreras-Balderas, S. (1999). Description, biology, and ecological impact of the screw snail, *Thiara tuberculata* (Müller, 1774) (Gastropoda: Thiaridae) in Mexico. En R. Claudi y J. H. Leach (Eds.), *Nonindigenous freshwater organisms: vectors, biology, and impacts* (pp. 151–160). Boca Raton: Lewis Publishers.
- Cruz-Ascencio, M., Florido, R., Contreras-Arquieta, A. y Sánchez, A. J. (2003). Registro del caracol exótico *Thiara (Melanoides) tuberculata* (Müller, 1774) (Gastropoda: Thiaridae) en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla. *Universidad y Ciencia*, 19, 101–103.
- Fox, R. O. (1970). *Corbicula* in Baja California. *Nautilus*, 83, 145–154.
- Goldburg, R. y Triplett, T. (1997). Murky waters: environmental effects of aquaculture in the United States. The Environmental Defense Fund, Nueva York [consultado 15 Nov 2015]. Disponible en: <https://www.edf.org/pubs/report/aquaculture/%20>
- Hillis, D. M. y Mayden, R. L. (1985). Spread of the Asiatic clam, *Corbicula* (Bivalvia: Corbiculacea) into the New World tropics. *Southwestern Naturalist*, 30, 454–456.
- Isom, B. G. (1986). *Rationale for sampling and interpretation of ecological data in the assessment of freshwater ecosystems*. Philadelphia: American Society for Testing and Materials, Special Technical Publication.
- López-López, E., Sedeño-Díaz, J., Tapia, P. y Oliveros, E. (2009). Invasive mollusks *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) and *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Tuxpan and Tecolutla Rivers, Mexico: spatial and seasonal distribution patterns. *Aquatic Invasions*, 4, 435–450.
- McMahon, R. F. (2002). Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: selection versus resistance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1235–1244.
- Naranjo-García, E. y Olivera-Carrasco, M. T. (2014). Moluscos dulceacuícolas introducidos e invasores. En R. Mendoza y P. Koleff (Eds.), *Especies acuáticas invasoras en México* (pp. 337–345). Ciudad de México: Conabio.
- OTA (Office of Technology Assessment). (1993). *Harmful non-indigenous species in the United States*. Washington, D.C.: United States Congress.
- Paunović, M., Csányi, B., Knežević, S., Simić, V., Nenadić, D., Jakovčević-Todorović, D., et al. (2007). Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *C. fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia. *Aquatic Invasions*, 2, 99–106.
- Pimentel, D. (2011). Introduction: non-native species in the world. En D. Pimentel (Ed.), *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal and microbe species* (pp. 3–11). Boca Raton: CRC Press.
- Pimentel, D., Zúñiga, R. y Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States. *Ecological Economics*, 52, 273–288.
- Ramírez-Herrera, M. y Urbano, B. (2014). Moluscos invasores de México. *Biodiversitas*, 112, 6–9.
- Rangel-Ruiz, L. J., Gamboa-Aguilar, J., García-Morales, M. y Ortiz-Lezama, O. M. (2011). *Tarebia granifera* (Lamarck, 1822) en la región hidrológica Grijalva-Usumacinta en Tabasco, México. *Acta Zoológica Mexicana*, 27, 103–114.
- Sousa, R., Rufino, M., Gaspar, M., Antunes, C. y Guilhermino, L. (2008). Abiotic impacts on spatial and temporal distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Minho Estuary, Portugal. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems*, 18, 98–110.
- Torres-Orozco, B. R. y Revueltas-Valle, E. (1996). New southernmost record of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in Mexico. *Southwestern Naturalist*, 41, 60–98.