
Patrones de riqueza florística en el estado de Jalisco: La tribu **Senecioneae** (Asteraceae) como estudio de caso

JOSÉ LUIS VILLASEÑOR, ENRIQUE ORTIZ, JOSELIN CADENA R. Y ANA SUSANA ESTRADA M.

Instituto de Biología, UNAM
Departamento de Botánica
Apartado Postal 70-233
04510 México, D. F.
Correo electrónico:
vrios@ibiologia.unam.mx

Resumen

Con base en la información de ejemplares de herbario y técnicas de modelación de la distribución potencial de especies, se presenta una evaluación de la riqueza de especies de la tribu Senecioneae (Asteraceae) en el estado de Jalisco. Se elaboraron mapas de distribución actual y potencial y con ellos se identificaron las áreas con mayor número de especies conocidas y con riqueza potencial (hotspots). Se hicieron los modelos de 58 especies de Senecioneae nativas del estado (de un total de 61 conocidas), los cuales ayudan a postular que la distribución de la mayoría de ellas es mucho mayor a la conocida con base en los especímenes preservados en los herbarios. Por su riqueza conocida, sólo tres cuadros registran entre 15 y 18 especies, en tanto que por su riqueza estimada, 87 cuadros pueden registrar más de 50. Los resultados podrían servir para guiar propuestas futuras a la exploración de áreas florísticamente ricas en el estado de Jalisco y a la conservación de su biodiversidad.

Palabras clave: EstimateS, Maxent, estimación de riqueza, modelos de distribución potencial, riqueza de especies.

Abstract

Based on herbarium specimens' information as well as species potential distribution modeling techniques, an evaluation of the species richness of the tribe Senecioneae (Asteraceae) in the state of Jalisco is discussed. Maps of the known and potential distribution of species were elaborated and with them the areas with the larger number of species either known or estimated (hotspots) were identified. The potential distribution models of 58 out of 61 wild Senecioneae species were obtained; they allow to postulate that most of them occur wider than the known collecting records suggest. Three grid squares record maximum species richness figures (15-18) meanwhile 87 of them potentially may record more than 50 species according potential species distribution records. Results here obtained could help to guide future proposals aimed to exploring areas floristically rich in the state of Jalisco, as well to the conservation of its biodiversity.

Key words: EstimateS, Maxent, species potential distribution models, species richness, species richness estimates.

Introducción

¿Qué porción del estado de Jalisco concentra el mayor número de especies vegetales? La mejor manera de contestar esta pregunta sería di-

vidir al estado en unidades pequeñas y contar el número de especies que cada una de ellas contiene. La división puede hacerse mediante alguna regionalización ya propuesta, como por ejemplo las cuencas hidrológicas, las unidades fisiográfi-

cas, las provincias florísticas o la división municipal. Otra partición puede ser el uso de cuadros de tamaño definido, al estandarizar o controlar de esta manera que las unidades tengan una misma superficie, lo cual no ocurre con las otras maneras de división.

Con esta división, la riqueza total de especies (diversidad gama) puede ser repartida entre las unidades de acuerdo con la distribución geográfica que cada especie tiene como respuesta a las condiciones ambientales idóneas para su establecimiento (nicho ecológico). Cada unidad entonces tendrá una porción de la riqueza total (diversidad alfa), mayor o menor según sea la heterogeneidad ambiental presente en su territorio (SHMIDA & WILSON 1985). Sin embargo, es difícil la mayoría de las veces explicar qué tan completa o confiable es la información acerca de esta diversidad alfa registrada en cada unidad en que se dividió al estado. No es sencillo evaluar el esfuerzo de recolecta en una región como Jalisco. Algunos factores como el número de recolectores involucrados, sus preferencias ecológicas o geográficas, los periodos de recolecta o la cercanía a los asentamiento humanos o a centros de investigación, influyen de manera determinante en la concentración de recolectas hacia ciertos sitios de manera preferente. Como ejemplos podemos citar las reiteradas expediciones realizadas por Cyrus Pringle a la Barranca de Guadalupe o por Edward Palmer a la región de Río Blanco, lo que privilegió mucho de su esfuerzo de recolecta en esas regiones, por tanto tales sitios destacan como entre los botánicamente mejor explorados del estado. La carencia de un plan sistemático de recolecta se refleja entonces en una variación extrema en los valores de diversidad alfa entre las unidades de análisis, con algunas de ellas mejor exploradas que otras y en consecuencia con mayor número de especies reportadas.

Otro aspecto importante para explicar los patrones de riqueza espacial de especies es entender porqué una puede observarse en un sitio pero no en otro y qué variables (bióticas o abióticas) influyen de manera decisiva para definir su presencia o ausencia en un sitio. Los factores, sobre todo los abióticos, que influyen para que una especie esté presente en un sitio reciben gran atención en fechas recientes y han servido para

generar un marco teórico sólido que relaciona los patrones de distribución de las especies y las variables que permiten aproximarnos a lo que representa su nicho ecológico (SOBERÓN 2010).

Hoy día se acepta que para conocer y conservar la biodiversidad de una región se requiere de información sobre cómo se distribuyen las especies en el espacio geográfico y qué condiciones ambientales determinan tales distribuciones. Parte de ella proviene de las colecciones científicas (herbarios o museos de zoología en el caso de los organismos superiores). Ahora se sabe que dichas colecciones, a causa de las actividades de digitalización de sus acervos, albergan una inmensa cantidad de datos que prueban su utilidad para dar respuesta a esta interrogante sobre la distribución de los organismos (NEWBOLD 2010).

Por otro lado, los mismos datos albergados en las colecciones muestran que su obtención sigue patrones específicos, lo que ocasiona errores y sesgos importantes al momento de querer utilizarlos en algunos análisis, sobre todo espaciales. La mayoría de ellos revelan sesgos importantes en la cobertura geográfica de donde se obtuvieron, y muestran que hay áreas en un país, en un estado o en una región mucho mejor exploradas que otras (NEWBOLD 2010); estas preferencias por recolectar en determinadas regiones, además de provocar sesgos en la distribución espacial de los datos, genera lagunas de información acerca de la cobertura ambiental donde deberíamos esperar se distribuyan de manera natural las especies, o espacios temporales donde ellas pudieran estar presentes, pero que no se han detectado por falta de exploración. Algunos estudios previos han revelado lo irregular de la cobertura espacial del muestreo biológico (por ejemplo SOBERÓN *et al.* 2000; REDDY & DÁVALOS 2003).

La figura 1 muestra los sitios donde se ha documentado la presencia de miembros de la tribu Senecioneae (Asteraceae) en Jalisco, con base en los especímenes depositados en herbarios tanto nacionales como extranjeros. Se puede observar que existen amplios espacios donde no se tiene registro de presencia de alguna especie por falta de exploración botánica, muchos de ellos ahora

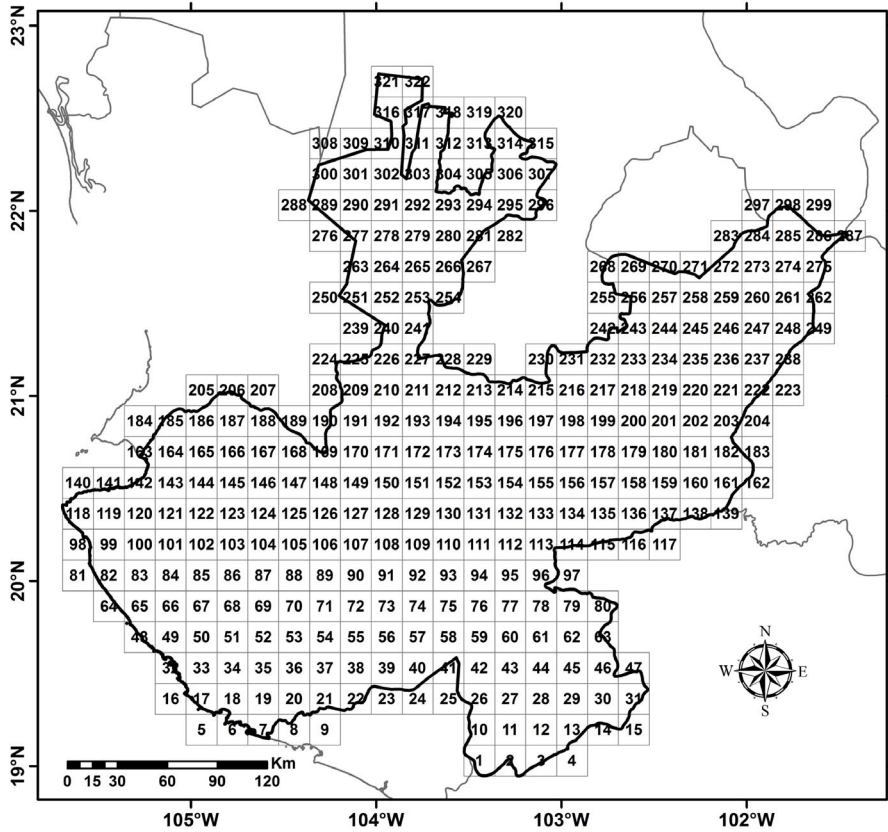
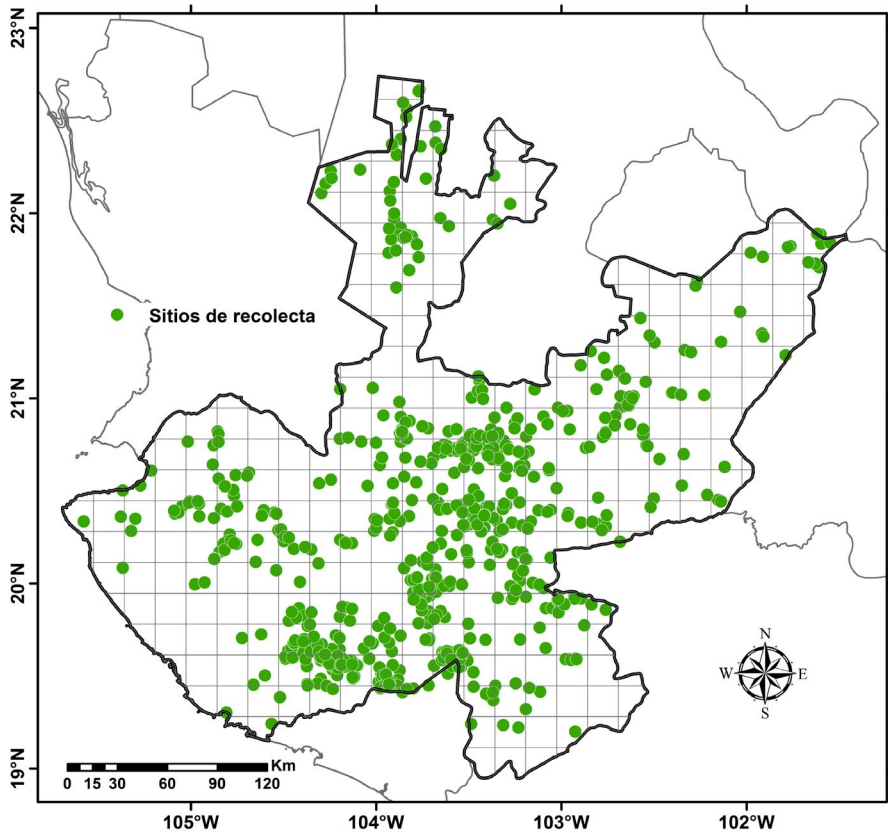


Figura 1. Mapas que muestran la división de Jalisco en cuadros de 10' por 10' de latitud y longitud, con las cuales se llevaron a cabo los análisis de diversidad (N= 322 cuadros) y las localidades de recolecta de especies de la tribu Senecioneae (los puntos indican 765 sitios de recolecta y un total de 1 165 registros).



transformados en zonas urbanas, industriales o agrícolas.

Como un ejemplo del avance en el conocimiento de la diversidad y distribución de la Flora de Jalisco, este trabajo presenta un análisis de la distribución espacial de la riqueza de especies de la tribu Senecioneae en Jalisco. El objetivo es determinar las áreas con mayor diversidad (hotspots) de miembros de la tribu, mediante el uso tanto de datos obtenidos de los registros de herbario (figura 1), como los resultados de los modelos de distribución potencial de las especies que reunieron los registros suficientes para obtener dichos modelos.

Materiales y métodos

A partir de una base de datos con 1165 registros georreferenciados de 61 especies de la tribu Senecioneae (Asteraceae) nativas de Jalisco, se calculó el tamaño más adecuado de cuadro para realizar los análisis. Se siguió la recomendación de la Unión Internacional para la conservación de la Naturaleza (IUCN 2001) para determinar el área de ocupación (AOO) de una especie, que sugiere que el tamaño del cuadro tome en cuenta el 10 % de la distancia del eje más separado entre dos puntos de recolecta (SUÁREZ-MOTA & VILLASEÑOR 2011). Para ello, se empleó la extensión “Conservation Assessment Tools” diseñada para Arcview (MOAT 2007). El ancho de la celda óptima para cada especie se promedió con el propósito de obtener un ancho aplicable a todas las especies; el resultado fue un cuadro de 16.3 km por lado. Luego dicho ancho en kilómetros fue transformado a minutos de arco, con lo que se obtuvo una medida de alrededor de 10 minutos. Esta medida fue empleada para formar una malla en el estado de Jalisco, con la cual se realizaron los siguientes análisis (figura 1).

ESFUERZO DE RECOLECTA

Mediante los datos geográficos de los registros de recolecta que se emplearon para documentar la riqueza de especies de la tribu Senecioneae, se construyó una curva de acumulación de ellas (GOTELLI & COLWELL 2001). Las unidades de muestreo fueron 179 celdas de 10 minutos por lado que presentaron registros. La asíntota de la

curva de acumulación teóricamente se relaciona con el número de especies que se deberían encontrar en la zona de estudio (JIMÉNEZ-VALVERDE & HORTAL 2003). El número de celdas se empleó como medida del esfuerzo de muestreo y su orden se aleatorizó 50 veces, con el fin de construir una curva suavizada empleando el programa EstimateS versión 8.2.0 (COLWELL 2009). La asíntota de la curva se estimó al ajustar la ecuación de Clench a la curva de acumulación (SOBERÓN & LLORENTE 1993; COLWELL & CODDINGTON 1994) mediante el método Simplex and Quasi-Newton en el programa STATISTICA (STATSOFT 2011).

MODELACIÓN

Los modelos de distribución potencial de las especies de Senecioneae registradas en Jalisco (61 especies), se obtuvieron de un Atlas Taxonómico-Geográfico de la tribu Senecioneae en México (VILLASEÑOR *et al.* en preparación). Para ello se utilizó una base de datos con 7221 registros de Senecioneae para todo el país, de ella se obtuvo información para realizar los modelos de 58 especies, las cuales contaban desde 9 hasta 900 registros; para tres especies no fue posible obtener sus modelos porque no contaban con el número mínimo (8) considerados en este trabajo como suficientes.

Para reducir la autocorrelación espacial de los registros de presencia de las especies, los datos de recolecta se sometieron a una prueba de aleatoriedad, con el propósito de conocer si los sitios se distribuyen o no al azar (BIVAND *et al.* 2008). Caso que los registros de una especie mostraran una distribución aleatoria, 75 % de ellos se utilizaron para entrenar el modelo y 25 % para validarlo. Por otra parte, caso que los registros manifestaran agregación espacial (no mostraran distribución aleatoria), se les aplicó un análisis de patrones en el que se utilizó el software ILWIS 3.4 (ITC Y 52° NORTH 2007), mediante la estimación de la distancia a la cual es posible encontrar un registro con una probabilidad máxima. El valor de tal distancia se empleó para generar una retícula de celdas utilizando Quantum Gis 1.7.4 (QGIS.ORG 2012), cuyos lados fueron el valor de esa distancia. La selección de los registros empleados para entrenar el modelo se realizó de manera aleatoria, al tomar uno de ellos

dentro de cada cuadrícula; el 25 % que no fueron seleccionados de esa manera se utilizaron para validar el modelo.

VARIABLES

Se consideraron 58 variables predictoras potenciales, cada una con una resolución de 1 km² de pixel; nueve de ellas incluyen edafológicas, otras nueve son topográficas, 26 son climáticas y 14 son índices de vegetación que se obtuvieron del análisis de datos de sensores remotos del satélite Modis (cuadro 1). Las variables que se usan se describen con mayor detalle en CRUZ-CÁRDENAS *et al.* (2012).

Las 58 variables y los registros de entrenamiento y de validación se emplearon para modelar la distribución potencial de las especies mediante el empleo del algoritmo Maxent, que se basa en el principio de máxima entropía (<http://www.cs.princeton.edu-schapiro/maxent/>). Maxent requiere sólo registros de presencia de las especies y un conjunto de variables ambientales predictivas (PHILLIPS *et al.* 2006); este programa

muestra un mejor desempeño, comparado con otros métodos para la obtención de distribuciones potenciales de especies que usan únicamente datos de presencia (ELITH *et al.* 2006). La configuración de Maxent fue por defecto (PHILLIPS & DUDIK 2008), excepto que se desactivaron los módulos “Extrapolate” y “Do clamping”; el formato de salida del modelo fue logístico.

El modelo que se obtuvo se transformó a una capa booleana (presencia-ausencia), utilizando ArcMap 10, con un umbral de corte igual al 10 % de error de omisión (PEARSON *et al.* 2007).

Por último, su validación se llevó a cabo mediante una prueba binomial, con el fin de evaluar si era mejor que cualquier otro modelo obtenido al azar ($p < 0.5$). El número de éxitos se obtuvo al cuantificar el número de registros con valores logísticos por arriba del umbral de corte (CRUZ-CÁRDENAS *et al.* 2012).

Para la obtención de los modelos se analizó todo el territorio nacional y cada uno de ellos se

Cuadro 1. Lista de variables para la modelación de la distribución potencial de las especies de la tribu Senecioneae en Jalisco.

Tipo	Variables
Climáticas (WORLDCLIM)	evaannual (evatranspiración real anual), evahumed (evapotranspiración real meses húmedos), evasecos (evatranspiración real meses secos), pphumedo (precipitación meses húmedos), ppsecos (precipitación meses secos), temhumed (temperatura meses húmedos), temsecos (temperatura meses secos), Bio01 (temperatura media anual), Bio02 (rango de la media diurna), Bio03 (isotermalidad), Bio04 (estacionalidad de la temperatura), Bio05 (temperatura máxima de meses más cálidos), Bio06 (mínimo de temperatura de los meses fríos), Bio07 (rango de temperatura anual), Bio08 (media de temperatura del trimestre más húmedo), Bio09 (media de temperatura del trimestre más seco), Bio10 (media de temperatura del trimestre más cálido), Bio11 (media de temperatura del trimestre más frío), Bio12 (precipitación anual), Bio13 (precipitación de meses húmedos), Bio14 (precipitación de meses secos), Bio15 (estacionalidad de la precipitación), Bio16 (precipitación del trimestre más húmedo), Bio17 (precipitación del trimestre más seco), Bio18 (precipitación del trimestre más cálido), Bio19 (precipitación del trimestre más frío).
Topográficas (GTOPO web)	Mexdem (modelo digital de elevación), mexslope (pendiente de 0° a 90°), aspect (orientación de 0° a 359°), convrgin (índice de convergencia), twi (índice de humedad topográfica), tri (índice de rugosidad de terreno), vrm (medida de rugosidad del vector), dah (calentamiento anisotrópico diurno), runoff (escorrentía).
Edafológicas (CRUZ-CÁRDENAS <i>et al.</i>, en revisión)	Mexca (calcio), mexce (conductividad eléctrica) mexco (carbono orgánico), mexk (Potasio), mexmg (Magnesio), mexmo (materia orgánica), mexna (sodio), mexph (Ph), mexras (radio de absorción de sodio).
MODIS	14 índices de vegetación (promedios mensuales, promedio de los meses húmedos y promedio de los meses secos) para el año 2009.

proyectó al considerar como base el mapa político de Jalisco (figura 1). De esta manera se tuvo para cada una de las especies, un mapa de distribución potencial que indica en el estado las áreas donde los modelos predicen su presencia.

RIQUEZA CONOCIDA Y POTENCIAL

Los 1165 registros de recolecta (figura 1) de Senecioneae en Jalisco se evaluaron sobre la cuadrícula de celdas de 10 minutos por lado, con el propósito de obtener el número de especies en cada unidad geográfica (celda o cuadro). Con esta información se generó un mapa de riqueza conocida.

Por otra parte, los 58 modelos en Jalisco se recortaron al utilizar las provincias fisiográficas (FERRUSQUÍA-VILLA FRANCA 1990) donde se registró cada especie; tales mapas son considerados como hipótesis de distribución geográfica (M del diagrama BAM de acuerdo con SOBERÓN 2010). Una vez que este proceso se realizó, los modelos fueron cruzados sobre la cuadrícula de 10 minutos, asignando su presencia en cada cuadro según indicara su potencial el modelo. Con esta información se generó un mapa de riqueza potencial a partir de los modelos. Por último, los registros de las tres especies para los cuales no se generaron modelos de distribución potencial, se emplearon para complementar la información de riqueza en las celdas donde se registra su presencia.

Resultados

México es un importante centro de diversificación de la tribu Senecioneae; como país, su territorio concentra un número importante de géneros (19) y especies nativas (220); a escala mundial se estiman para la tribu entre 120 y 150 géneros y unas 3000 especies (BREMER 1994; NORDENSTAM 2007). Se tienen registrados en Jalisco once de los 19 géneros (58 %) y 61 de las 220 especies (28 %). De igual manera, Jalisco ocupa el segundo lugar en diversidad de especies de la tribu, sólo superado por Oaxaca (67 especies en 13 géneros). El cuadro 2 incluye las 61 especies de la tribu reconocidas en el estado.

ESFUERZO DE RECOLECTA

La evaluación del esfuerzo de recolecta permite suponer que en Jalisco existan unas 69 especies de la tribu Senecioneae, tal y como lo revela el valor que alcanza la asíntota de la curva de acumulación (figura 2). De tal número ya se ha documentado la presencia de 61 especies, lo que representa un nivel de completitud de 89 %. Existen especies registradas en estados vecinos que tal vez el futuro trabajo de campo demuestre su presencia en el estado; podrían citarse como ejemplos: *Psacalium nephrophyllum* (RYDB.) H.ROB. & BRETTELL, conocida de Durango y Nayarit que bien pudiera encontrarse en el extremo noroeste del estado; o *Roldana platanifolia* (BENTH.) H.ROB. & BRETTELL, todavía no recolectada en Jalisco pero observada en sitios de Guanajuato o Michoacán muy cercanos a la frontera con el estado.

RIQUEZA CONOCIDA

La riqueza conocida hasta la fecha (61 especies, cuadros 2, 4) no se distribuye de manera homogénea en Jalisco (figura 1). De hecho, sólo 179 cuadros de un total de 322 en que se dividió al estado registran especies de Senecioneae con base en especímenes herborizados y otros 143 no registran ni una sola de ellas (cuadro 3). La mayoría de los cuadros con especies registran números bajos; por ejemplo, 147 de ellos no contienen más de cinco especies, mientras que dos incluyen más de 15, y se ubican en dos zonas intensamente exploradas en el estado: Tequila y Manantlán (cuadros 3, 4; figura 3).

En el cuadro 2 se indica para cada especie el número de celdas donde se han registrado las especies. *Barkleyanthus salicifolius* es la especie más distribuida, en 73 cuadros; el segundo lugar lo ocupan *Senecio stoechadiformis* y *Psacalium palmeri* (37 cuadros) y *Roldana sessilifolia* en tercer sitio (31 cuadros). Por otra parte, ocho son las especies más raras, conocidas hasta la fecha sólo de un cuadro, aunque no todas ellas son raras en otras partes del país; inclusive su modelo de distribución potencial sugiere que varias de ellas deberían ocupar un mayor número de sitios (cuadro 2), excepto las tres para las cuales no se pudo elaborar su modelo potencial (*Psacalium filicifolium*, *P. perezii* y *Roldana gesnerifolia*).

Cuadro 2. Especies de Senecioneae en Jalisco y número de cuadros (figura 1) donde se registra su presencia con base en ejemplares de herbario y donde se estima de acuerdo con sus modelos de distribución potencial.

Especie	Distribución conocida	Distribución estimada
<i>Barkleyanthus salicifolius</i> (KUNTH) H.ROB. & BRETTELL	73	278
<i>Digitacalia jatrophioides</i> (KUNTH) PIPPEN var. <i>jatrophioides</i>	4	296
<i>Erechtites hieraciifolius</i> (L.) RAF. EX DC. var. <i>cacalioides</i> (FISCH. EX SPRENG.) GRISEB.	11	243
<i>Erechtites valerianifolius</i> (WOLF) DC.	1	172
<i>Packera bellidifolia</i> (KUNTH) W.A.WEBER & Á.LÖVE	3	238
<i>Packera quebradensis</i> (GREENM.) W.A.WEBER & Á.LÖVE	2	151
<i>Packera rosei</i> (GREENM.) W.A.WEBER & Á.LÖVE	4	286
<i>Packera sanguisorbae</i> (DC.) C.JEFFREY	10	293
<i>Packera toluccana</i> (DC.) W.A.WEBER & Á.LÖVE	3	267
<i>Pippenalia delphiniifolia</i> (RYDB.) McVAUGH	6	286
<i>Pittocaulon filare</i> (McVAUGH) H.ROB. & BRETTELL	10	290
<i>Pittocaulon praecox</i> (CAV.) H.ROB. & BRETTELL	4	249
<i>Pittocaulon velatum</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL var. <i>velatum</i>	13	317
<i>Psacalium amplum</i> (RYDB.) H.ROB. & BRETTELL	3	162
<i>Psacalium eriocarpum</i> (S.F.BLAKE) S.F.BLAKE	15	267
<i>Psacalium filicifolium</i> (RYDB.) H.ROB. & BRETTELL	2	2
<i>Psacalium goldsmithii</i> (B.L.ROB.) H.ROB. & BRETTELL	5	146
<i>Psacalium laxiflorum</i> BENTH.	3	252
<i>Psacalium megaphyllum</i> RYDB.	15	313
<i>Psacalium multilobum</i> (PIPPEN) H.ROB. & BRETTELL	6	175
<i>Psacalium pachyphyllum</i> (SCH.BIP.) H.ROB. & BRETTELL	2	96
<i>Psacalium palmeri</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	37	287
<i>Psacalium peltatum</i> CASS. var. <i>peltatum</i>	6	315
<i>Psacalium peltigerum</i> RYDB. var. <i>peltigerum</i>	18	300
<i>Psacalium pentaflorum</i> B.L.TURNER	8	158
<i>Psacalium perezii</i> B.L.TURNER	1	1
<i>Psacalium platylepis</i> (B.L.ROB. & SEATON) H.ROB. & BRETTELL	15	286
<i>Psacalium poculiferum</i> RYDB.	22	315
<i>Psacalium pringlei</i> (S.WATSON) H.ROB. & BRETTELL	20	309
<i>Psacalium radulifolium</i> (KUNTH) H.ROB. & BRETTELL	3	315
<i>Psacalium sinuatum</i> (CERV.) H.ROB. & BRETTELL	20	267
<i>Pseudogynoxys chenopodioides</i> (KUNTH) CABRERA var. <i>chenopodioides</i>	6	242
<i>Roldana albonervia</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	10	253
<i>Roldana angulifolia</i> (DC.) H.ROB. & BRETTELL	12	280
<i>Roldana barba-johannis</i> (DC.) H.ROB. & BRETTELL	4	213
<i>Roldana chapalensis</i> (S. WATSON) H.ROB. & BRETTELL	17	316
<i>Roldana gentryi</i> H.ROB. & BRETTELL	1	72
<i>Roldana gesneriifolia</i> C.JEFFREY	1	1
<i>Roldana gonzaleziae</i> (B.L.TURNER) B.L.TURNER	2	63

Cuadro 2 (continuación). Especies de Senecioneae en Jalisco y número de cuadros (figura 1) donde se registra su presencia con base en ejemplares de herbario y donde se estima de acuerdo con sus modelos de distribución potencial.

Especie	Distribución conocida	Distribución estimada
<i>Roldana guadalajarensis</i> (B.L.ROB.) H.ROB. & BRETTELL	12	316
<i>Roldana hartwegii</i> (BENTH.) H.ROB. & BRETTELL	9	319
<i>Roldana heracleifolia</i> (HEMSL.) H.ROB. & BRETTELL	24	260
<i>Roldana kerberi</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	13	175
<i>Roldana lineolata</i> (DC.) H.ROB. & BRETTELL	3	170
<i>Roldana lobata</i> LALLAVE	12	248
<i>Roldana mexicana</i> (McVAUGH) H.ROB. & BRETTELL	1	164
<i>Roldana michoacana</i> (B.L.ROB.) H.ROB. & BRETTELL	20	272
<i>Roldana pennellii</i> H.ROB. & BRETTELL var. <i>pennellii</i>	3	280
<i>Roldana reticulata</i> (DC.) H.ROB. & BRETTELL	4	175
<i>Roldana robinsoniana</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	2	134
<i>Roldana sessilifolia</i> (HOOK. & ARN.) H.ROB. & BRETTELL	31	296
<i>Roldana suffulta</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	7	250
<i>Senecio argutus</i> KUNTH	4	158
<i>Senecio callosus</i> SCH.BIP.	13	230
<i>Senecio deformis</i> KLATT	1	307
<i>Senecio flaccidus</i> LESS. var. <i>flaccidus</i>	4	233
<i>Senecio helodes</i> BENTH.	1	68
<i>Senecio iodanthus</i> GREENM.	8	188
<i>Senecio stoechadiformis</i> DC.	37	305
<i>Telanthophora grandifolia</i> (LESS.) H.ROB. & BRETTELL var. <i>grandifolia</i>	1	155
<i>Telanthophora standleyi</i> (GREENM.) H.ROB. & BRETTELL	8	167

RIQUEZA ESTIMADA

Los modelos de distribución potencial de 58 especies y la conocida de tres especies para las que no se pudo estimar ese carácter, permitieron generar el mapa de riqueza que se muestra en la figura 4. El escenario en dicha figura sugiere que en todo Jalisco sería posible registrar miembros de la tribu Senecioneae, con una mayor preponderancia hacia su porción meridional. Los resultados obtenidos con este ejercicio exponen un patrón contrastante al de la riqueza conocida, pues mientras ésta señala a la mayoría de las celdas con pocas especies, la modelación indica que la mayoría de las celdas deberían contener valores de riqueza media a alta (cuadro 3).

Los modelos de distribución potencial predicen que la mayor riqueza de Senecioneae se concentra en el cuadro 149, ubicado en la porción central del estado, dentro del municipio de Ameca (cuadro 4; figura 4), mientras que los valores menores de riqueza se registran en su extremo nororiental o en algunos cuadros periféricos, limítrofes con los estados vecinos, que en realidad contienen muy poca superficie estatal (por ejemplo los cuadros 16, 64, 81, 184, 185, 205, 206 o 207 que registran menos de 20 especies). La mayoría de los cuadros completos en el estado registran por lo general más de 20 especies. Los cuadros 234, 243, 244, 245, 257 (entre San Juan de los Lagos y Teocaltiche) son los que contienen el menor número (29).

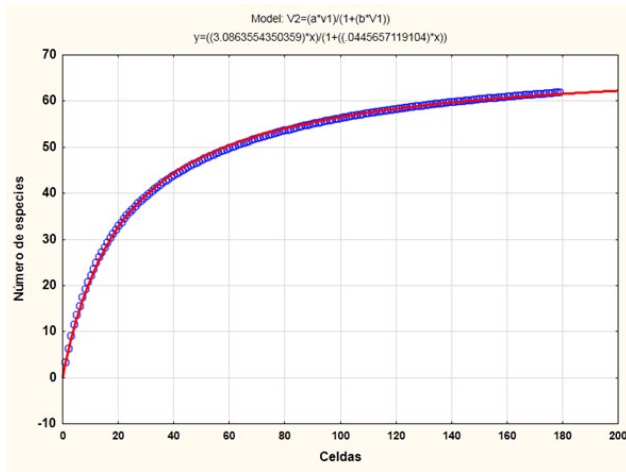


Figura 2. Curva de acumulación de especies de Senecioneae en Jalisco. Los círculos representan las unidades de muestreo (cuadros de 10 minutos de arco por lado). La asíntota se alcanza a las 69 especies, lo que indica un nivel de completitud de 89 % de las Senecioneae en el estado (61 conocidas). Los parámetros de la curva se indican en la ecuación de la parte superior de la figura.

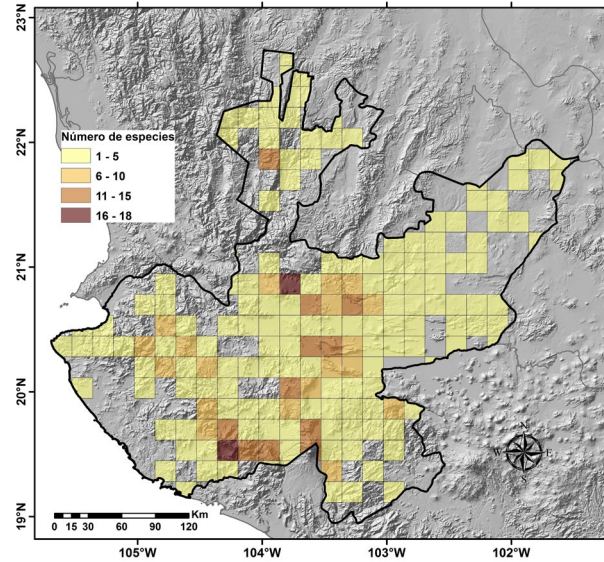


Figura 3. Riqueza conocida de Senecioneae en Jalisco (N=61 especies). Los tonos indican el número de especies registradas en cada cuadro (10' × 10').

Cuadro 3. Número de especies de Senecioneae en Jalisco registradas por cuadro. La riqueza conocida se refiere al número con base en especímenes herborizados (figura 3) y la riqueza estimada con base en los modelos de distribución potencial (figura 4).

Especies	Cuadros con riqueza conocida	Cuadros con riqueza estimada
0	143	
1-5	147	
6-10	22	
11-15	8	5
16-20	2	3
21-25		3
26-30		12
31-35		35
36-40		62
41-45		73
46-50		42
51-55		86
56-60		1

La mayor concentración se observa entre los paralelos 19 y 21 grados de latitud Norte, intervalo que corresponde a la ubicación del Eje Volcánico Transversal en el estado. Los resultados sugieren que gran parte de la extensión que ocupa esta franja en Jalisco debería contener valores más o menos equivalentes de riqueza de especies, pues casi todos los cuadros registran 40 o más. En todo el estado, 87 de ellos podrían documentar más de 50 especies (82 % de la riqueza total conocida, figura 4) y la mayoría se ubican dentro de la extensión que ocupa dicha cadena montañosa. Esta zona con una alta diversidad confirma la principal afinidad ecológica de la tribu por ambientes montañosos y templados, ubicándola como un importante centro de diversidad florística no nada más para la tribu sino para muchos otros grupos vegetales y animales (véase LUNA *et al.* 2007).

Los modelos de distribución potencial incrementan de manera sustancial la superficie de distribución de la mayoría de las especies (cuadro 2; figura 5). De hecho, las que registran la mayor área de ocupación por su distribución conocida, no son las que destacan según los modelos de distribución potencial; *Roldana hartwegii* (319 celdas), *Pittocaulon velatum* var. *velatum* (317), *Roldana chapalensis* (316), *R. guadalajarensis* (316), *Psacalium peltatum* var. *peltatum* (315), *P.*

Cuadro 4. Especies de Senecioneae en Jalisco registradas en los tres cuadros con mayor riqueza conocida y estimada. La riqueza conocida se refiere al número con base en especímenes herborizados y la riqueza estimada con base en los modelos de distribución potencial.

Especie	Riqueza conocida			Riqueza estimada			
	37	38	193	148	149	169	190
<i>Barkleyanthus salicifolius</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Digitocalia jatrophoides</i> var. <i>jatrophoides</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Erechtites hieraciifolius</i> var. <i>cacalioides</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Erechtites valerianifolius</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Packera bellidifolia</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Packera quebradensis</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Packera rosei</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Packera sanguisorbae</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Packera toluccana</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Pippenalia delphinifolia</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Pittocaulon filare</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Pittocaulon praecox</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Pittocaulon velatum</i> var. <i>velatum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium amplum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium eriocarpum</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium filicifolium</i>							
<i>Psacalium goldsmithii</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium laxiflorum</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium megaphyllum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium multilobum</i>		✓		✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium pachyphyllum</i>					✓	✓	✓
<i>Psacalium palmeri</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium peltatum</i> var. <i>peltatum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium peltigerum</i> var. <i>peltigerum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium pentaflorum</i>	✓			✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium perezii</i>							
<i>Psacalium platylepis</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium poculiferum</i>	✓		✓	✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium pringlei</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium radulifolium</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Psacalium sinuatum</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Pseudogynoxys chenopodioides</i> var. <i>chenopodioides</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Roldana albonervia</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Roldana angulifolia</i>		✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana barba-johannis</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Roldana chapalensis</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana gentryi</i>							
<i>Roldana gesneriifolia</i>							

Cuadro 4 (continuación). Especies de Senecioneae en Jalisco registradas en los tres cuadros con mayor riqueza conocida y estimada. La riqueza conocida se refiere al número con base en especímenes herborizados y la riqueza estimada con base en los modelos de distribución potencial.

Especie	Riqueza conocida			Riqueza estimada			
	37	38	193	148	149	169	190
<i>Roldana gonzaleziae</i>							✓
<i>Roldana guadalajarensis</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Roldana hartwegii</i>		✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana heracleifolia</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana kerberi</i>	✓			✓	✓	✓	✓
<i>Roldana lineolata</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Roldana lobata</i>	✓			✓	✓		
<i>Roldana mexicana</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Roldana michoacana</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana pennellii</i> var. <i>pennellii</i>							
<i>Roldana reticulata</i>			✓	✓	✓	✓	✓
<i>Roldana robinsoniana</i>	✓			✓	✓		
<i>Roldana sessilifolia</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Roldana suffulta</i>	✓	✓		✓	✓	✓	✓
<i>Senecio argutus</i>	✓	✓		✓	✓	✓	
<i>Senecio callosus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Senecio deformis</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Senecio flaccidus</i> var. <i>flaccidus</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Senecio helodes</i>					✓		
<i>Senecio iodanthus</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Senecio stoechadiformis</i>	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
<i>Telanthophora grandifolia</i> var. <i>grandifolia</i>				✓	✓	✓	
<i>Telanthophora standleyi</i>	✓			✓	✓	✓	✓
	18	15	17	54	56	54	54

poculiferum (315), *P. radulifolium* (315), *P. megaphyllum* (313), *Senecio deformis* (307) y *Senecio stoechadiformis* (305) son especies que, de acuerdo con su distribución potencial, al parecer ocupan más del 90 % del territorio estatal. En otras palabras, en más de 300 cuadros en que se dividió el estado, existen condiciones ambientales para que ellas pudieran establecerse. De esas, únicamente *S. stoechadiformis* destaca por la amplitud de su distribución conocida.

Discusión

La diversidad de géneros y especies de la tribu Senecioneae registrada en el estado de Jalisco, la ubican como un grupo interesante e importante para evaluar patrones de riqueza observada y estimada en su territorio. La tribu forma parte de la familia Asteraceae, una de las más importante en el estado por su número de especies, pero también se puede considerar como un grupo taxonómico muy significativo de su flora, si se toma en cuenta que la mayoría de las familias de plantas con flores tienen menos de 60 especies; de he-

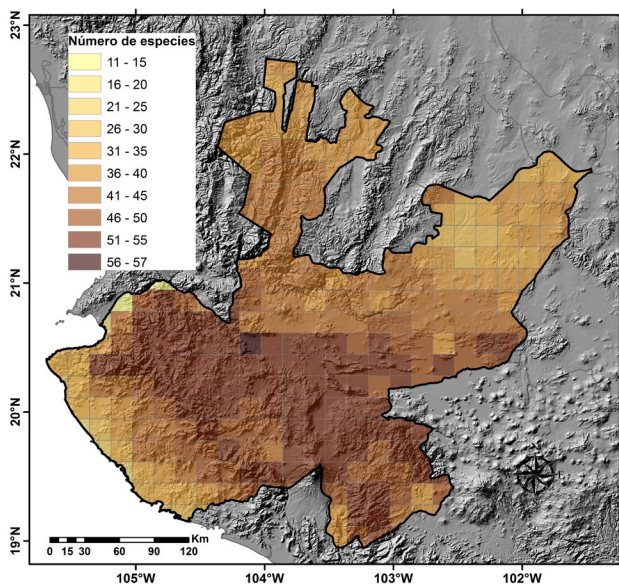


Figura 4. Riqueza estimada de Senecioneae en Jalisco. Los tonos indican el número de especies estimadas en cada cuadrado (10' x 10') a partir de los modelos de distribución potencial de las especies (N=58).

cho, sólo 20 familias, de un total de 226 registran más de 60 especies en Jalisco (RAMÍREZ-DELGADILLO *et al.* 2010).

La evaluación del esfuerzo de recolecta revela la posible existencia de unas ocho especies adicionales de Senecioneae en el estado (nivel de completitud de 89 %, figura 2). Como se indica arriba, se podrían proponer especies candidatas que tal vez sean algunas de las faltantes en el inventario, pero haría falta más trabajo de exploración para verificar su presencia. Sin embargo, si se quisiera elevar el porcentaje de conocimiento de la tribu en el estado, por decir a un 95 % de completitud (registrar cuatro especies adicionales), la curva de acumulación de la figura 2 indica que sería necesario incrementar en 42 cuadros más el esfuerzo de recolecta, casi una cuarta parte de los cuadros ya registrados hasta la fecha. A medida que el inventario se complete, será más difícil encontrar especies faltantes, por lo que se debe ponderar el grado de confianza alcanzado ya en el inventario, y evitar la consecuente pérdida de tiempo, recursos humanos y económicos. Los modelos de distribución potencial son un buen auxiliar para determinar las posibles especies faltantes y los sitios donde se les pudiera encontrar (cuadro 4). En tanto, los modelos para las especies candidatas (por ejemplo *Psacalium*

nephrophyllum o *Roldana platanifolia*) permitirán confirmar estas suposiciones.

El análisis del esfuerzo de recolecta pone de manifiesto que Jalisco ha tenido un ejercicio de exploración botánica satisfactorio para la tribu, en este caso. Los resultados sugieren que el número de adiciones esperadas es bajo; por tanto, los esfuerzos futuros, más que encaminarse a descubrir novedades para la tribu en el estado, se enfoquen a documentar los patrones de distribución de las especies ya conocidas. La identificación de los miembros de la tribu por individuos no diestros en sus aspectos taxonómicos, redundará en un mayor interés por su recolecta y enriquecerán la base de datos ya existente, que aunque importante, es insuficiente a la luz de los resultados mostrados en este documento. Con ejercicios parecidos (VILLASEÑOR *et al.* 2005), se han identificado en el estado sitios que proporcionarían información para comparar y reevaluar en un futuro cercano los resultados alcanzados hasta ahora.

La menor riqueza de especies observada en el extremo nororiental del estado (figura 4) es consecuencia de los ambientes más secos, termófilos y con menor heterogeneidad topográfica que allí predominan y que no favorecen la presencia de elementos de la tribu. No obstante, en esta región la proporción de taxones estimada no es baja (29 o más por cuadrado), si se toma en cuenta que los valores conocidos de riqueza son de una o dos especies. El mismo caso se observa en el cuadro de mayor riqueza estimada (149, región de Ameca), donde a la fecha sólo se tiene registrada una única especie pero la suma de los modelos sugiere que deberían encontrarse 56 de ellas (cuadro 4).

Los modelos de distribución potencial de las especies postulan que la repartición de la mayoría de las especies incrementa en uno o dos órdenes de magnitud la distribución que se conoce con base en los registros de herbario (cuadro 2). En el estudio de la diversidad florística del estado, un reto será evaluar porqué estas discrepancias tan importantes entre lo conocido y lo estimado. Una hipótesis que podría proponerse para explicarlas está en el cambio en el uso del suelo; una evaluación del porcentaje de vegetación

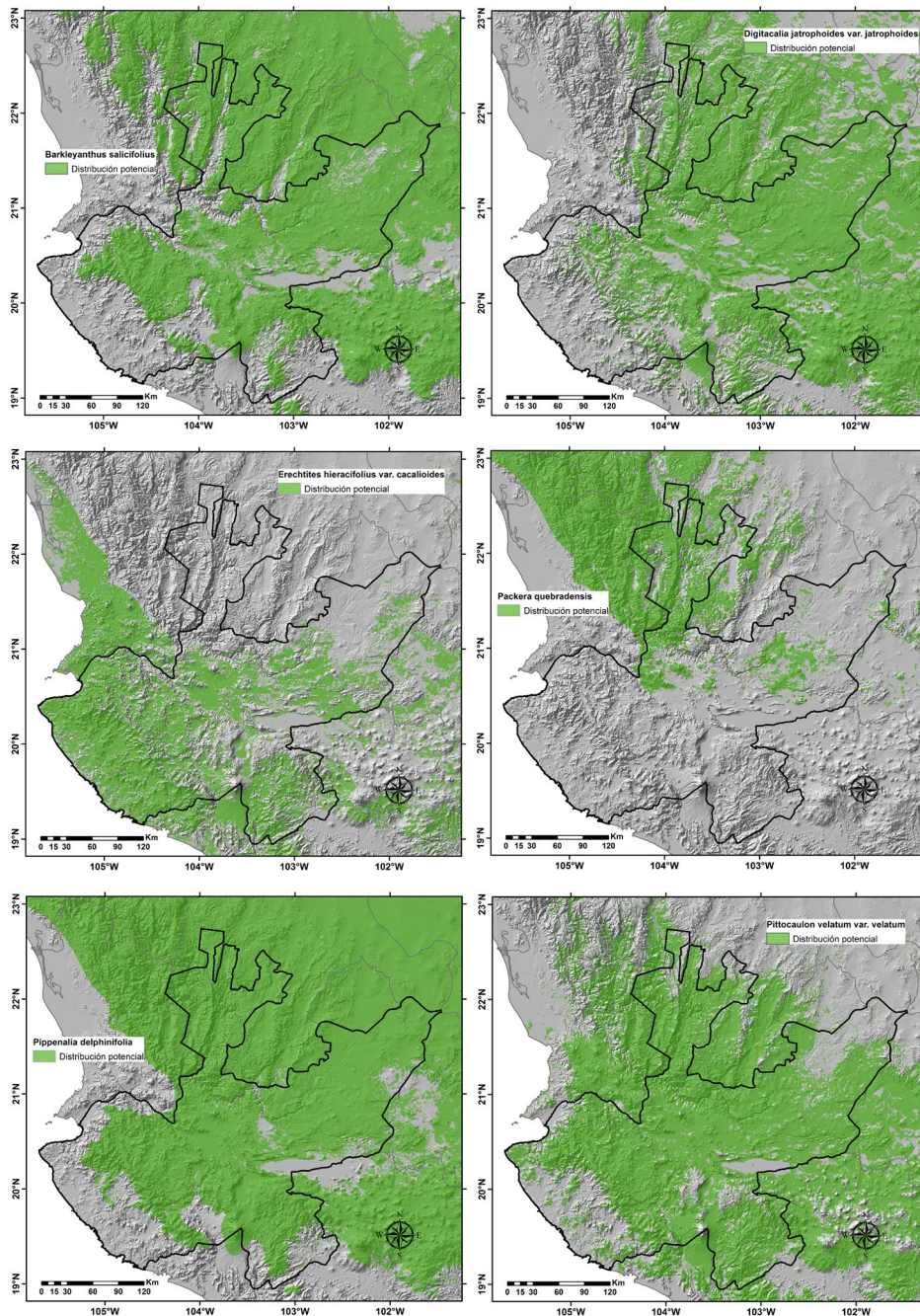


Figura 5. Distribución potencial obtenida para algunas especie de Senecioneae presentes en Jalisco.

conservada en el estado, contenida en el mapa de vegetación potencial de INEGI (2005), revela que 37 % del territorio estatal ya se encuentra sin vegetación aparente y 42 de los 129 cuadros que concentran la mayor riqueza potencial (cuadro 3) tienen más de la mitad de su territorio ya con su vegetación original transformada. Con la información disponible, no es posible determinar cuánto ha afectado dicha transformación al mantenimiento de la riqueza de Senecioneae; esto

debe ser evaluado en estudios futuros. La exploración en algunos cuadros que se revelan por los modelos de distribución potencial como ricos en especies (cuadro 4), permitirá legitimar su valor predictivo.

Otra explicación de las discrepancias entre la riqueza observada y estimada pudiera buscarse en las posibles interacciones entre las especies de la tribu en la región de estudio y las condi-

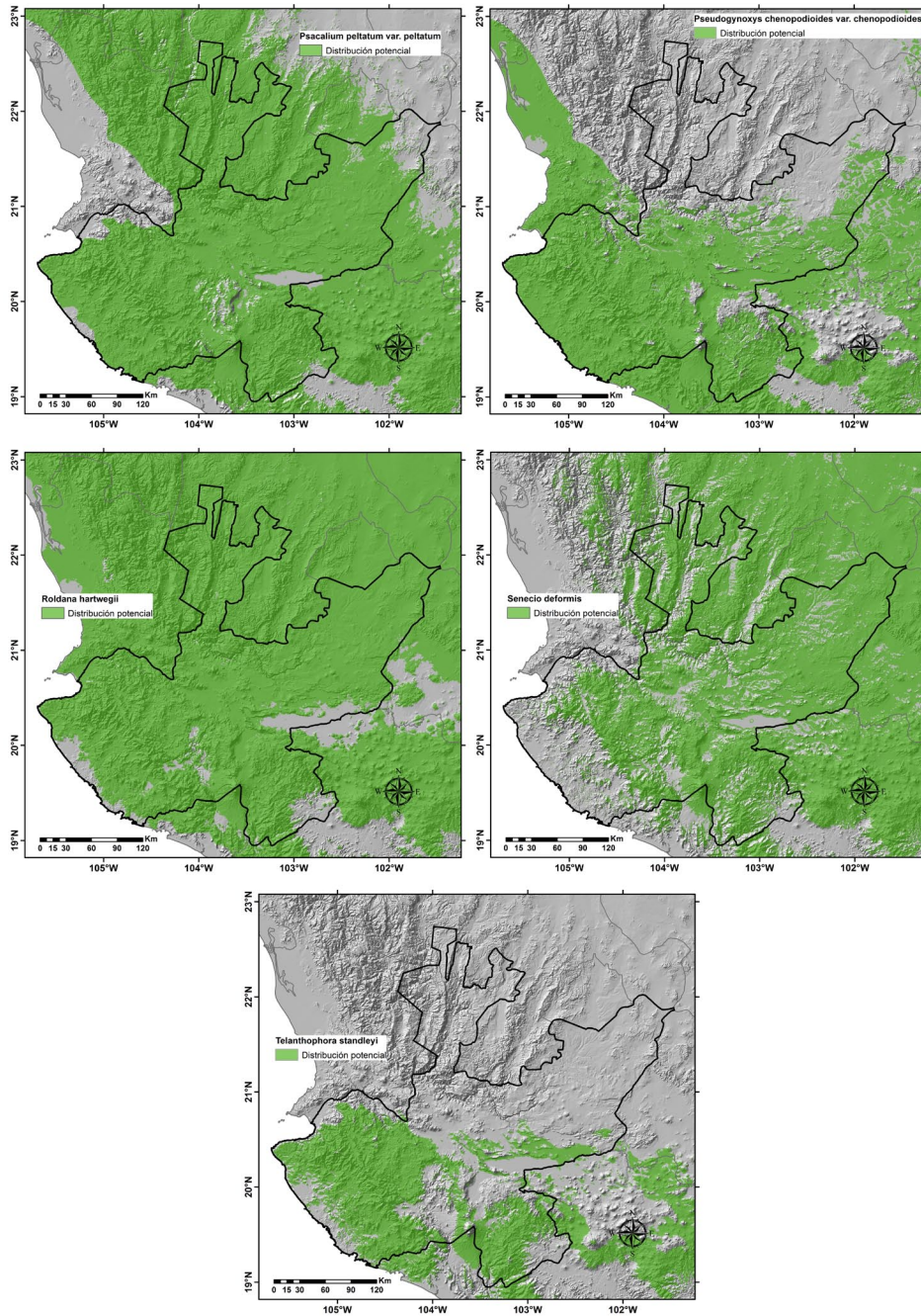


Figura 5 (continuación). Distribución potencial obtenida para algunas especie de Senecioneae presentes en Jalisco.

ciones bióticas necesarias para su sobrevivencia (la región B del modelo BAM de SOBERÓN 2010). Aunque los modelos de distribución potencial que se basan en factores abióticos predicen la presencia de especies en determinados sitios, existen otros factores (bióticos, históricos, entre otros) que producen efectos negativos en la distribución de ellas, lo que pudiera ocasionar que no estén presentes aunque las condiciones ambientales sean idóneas y por lo tanto no han

sido registradas empero el esfuerzo de recolecta realizado hasta la fecha.

La resolución del análisis (cuadros de 10' x 10', poco más de 300 km²) indica que los cuadros son de una magnitud suficiente para contener una cantidad de la heterogeneidad ambiental circundante. Sin embargo, tampoco son tan grandes como para no considerarlos en estrategias futuras de exploración encaminadas a determinar pa-

trones de diversidad, en especial las orientadas a su conservación. Los modelos de distribución potencial de un mayor número de especies de la flora de Jalisco, así como un análisis como el aquí presentado, permitirá generar un marco conceptual más sólido de la verdadera distribución de la riqueza florística en el estado. La información generada podrá ser contrastada de manera más rigurosa con la que día a día se va acumulando en las colecciones biológicas. Se espera que los resultados presentados coadyuven a los esfuerzos para el manejo de la rica flora del estado.

Agradecimientos

La Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) y el Instituto de Biología, UNAM, proporcionaron recur-

sos para la generación de gran parte de la información analizada en este trabajo. Los datos del análisis provienen de numerosos especímenes almacenados en diferentes instituciones, tanto nacionales como extranjeras, sin ellos no sería posible evaluar los patrones de riqueza tanto real como potencial. Un agradecimiento a sus curadores que facilitaron la consulta de tales colecciones, especialmente ANSM, CHAPA, ENCB, IBUG, IEB, MEXU, TEX, US y XAL. Es un placer dedicar este trabajo a la Maestra Luz María Villarreal de Puga y agradecemos a los editores de *ibugana* por la invitación a colaborar en este número especial en su honor. Ana Susana Estrada agradece al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para realizar una estancia de investigación en el Instituto de Biología bajo la dirección del Dr. José Luis Villaseñor. ❖

Referencias

- BIVAND, R., E. PEBESMA & V. GÓMEZ-RUBIO. 2008. *Applied spatial data analysis with R*. Spring, New York. 378 p.
- BREMER, K. 1994. *Asteraceae, cladistics & classification*. Timber Press. Portland, Oregon. 752 p.
- COLWELL, R.K. 2009. *EstimateS, Version 8.2.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide)*. Freeware published at <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>>.
- COLWELL, R.K. & J.A. CODDINGTON. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345: 101–118.
- CRUZ-CÁRDENAS, G., L. LÓPEZ-MATA, C.A. ORTIZ-SOLORIO, J.L. VILLASEÑOR & E. ORTIZ. 2012. Spatial analysis of Mexican soil properties at 1:1,000,000 scale. *Geoderma* (en revisión).
- CRUZ-CÁRDENAS, G., J.L. VILLASEÑOR, L. LÓPEZ-MATA & E. ORTIZ. 2012. Potential distribution of Humid Mountain Forest in Mexico. *Botanical Sciences* 90: 331–340.
- ELITH, J., C.H. GRAHAM, R.P. ANDERSON, M. DUDIK, S. FERRIER, A. GUISAN, R.J. HUIJMAN, F. HUETTMMANN, J.R. LEATHWICK, A. LEHMANN, J. LI, L.G. LOHMANN, B.A. LOISELLE, G. MANION, C. MORITZ, M. NAKAMURA, Y. NAKAZAWA, J.M. OVERTON, A.T. PETERSON, S.J. PHILLIPS, K. RICHARDSON, R. SCACHETTI-PEREIRA, R.E. SCHAPIRE, J. SOBERÓN, S. WILLIAMS, M.S. WISZ & N.E. ZIMMERMANN. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129–151.
- FERRUSQUÍA-VILLAFRANCA, L. 1990. *Provincias biogeográficas con base en rasgos morfoestructurales. Mapa IV. S.10. Atlas Nacional de México. Vol. III*. Instituto de Geografía, UNAM. México.
- GOTELLI, N.J. & R.K. COLWELL. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecological Letters* 4: 379–391.
- INEGI. 2005. *Carta de uso del suelo y vegetación. Serie III. Escala 1:250,000*. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México, Aguascalientes.
- ITC y 52° NORTH. 2007. *ILWIS. Integrated Land and Eater Information System*. Disponible en: <http://www.itc.nl>.
- IUCN. 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. IUCN. Species Survival Commission. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & J. HORTAL. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Re-*

- vista Ibérica de Aracnología* **8**: 151–161.
- LUNA, I., J.J. MORRONE & D. ESPINOSA (Eds.). **2007**. *Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 514 p.
- MOAT, J. **2007**. *Conservation assessment tools, extension for ArcView 3.x, version 1.2*. GIS Unit, Royal Botanic Gardens, Kew, Reino Unido.
- NEWBOLD, T. **2010**. Applications and limitations of museum data for conservation and ecology, with particular attention to species distribution models. *Progress in Physical Geography* **34**: 3–22.
- NORDENSTAM, B. **2007**. *Tribe Senecioneae*. Páginas 208–241. En: J.W. Kadereit & C. Jeffrey (Eds.). *Flowering plants, Eudicots. Asterales*. Volúmen 8 de J. Kubitzki (Ed.). *The families and genera of vascular plants*. Springer. Berlín.
- PEARSON R.G., J.C. RAXWORTHY, M. NAKAMURA & A.T. PETERSON. **2007**. Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* **34**: 102–117.
- PHILLIPS S., R. ANDERSON & R. SCHAPIRE. **2006**. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* **190**:231–259.
- PHILLIPS S.J. & M. DUDIK. **2008**. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* **31**:161–175.
- QGIS.ORG. **2012**. *Quantum GIS, Version 1.7.4*. “Wroclaw”, Open Source Geographic Information System. Disponible en: <http://www.qgis.org>
- RAMÍREZ-DELGADILLO, R., O. VARGAS-PONCE, H.J. ARREOLA-NAVA, M. CEDANO-MALDONADO, R. GONZÁLEZ-TAMAYO, L.M. GONZÁLEZ-VILLARREAL, M. HARKER, L. HERNÁNDEZ-LÓPEZ, R.E. MARTÍNEZ-GONZÁLEZ, J.A. PÉREZ DE LA R., A. RODRÍGUEZ-CONTRERAS, J.J. REYNOSO-DUEÑAS, L.M. VILLARREAL DE P. & J.L. VILLASEÑOR-RÍOS. **2010**. *Catálogo de plantas vasculares de Jalisco*. Universidad de Guadalajara, Sociedad Botánica de México y Universidad Autónoma Metropolitana. Guadalajara, Jalisco. 143 p.
- REDDY, S. & L.M. DÁVALOS. **2003**. Geographical sampling bias and its implications for conservation priorities in Africa. *Journal of Biogeography* **30**: 1719–1727.
- SHMIDA, A. & M.V. WILSON. **1985**. Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography* **12**: 1–20.
- SOBERÓN, J.M. **2010**. Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography* **33**: 159–167.
- SOBERÓN, J.M. & J.B. LLORENTE. **1993**. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* **7**: 480–488.
- SOBERÓN, J.M., J.B. LLORENTE & L. OÑATE. **2000**. The use of specimen-label databases for conservation purposes: an example using Mexican Papilionid and Pierid butterflies. *Biodiversity and Conservation* **9**: 1441–1466.
- STATSOFT, INC. **2011**. *STATISTICA (data analysis software system), version 10*. www.statsoft.com.
- SUÁREZ-MOTA, M.E. & J.L. VILLASEÑOR. **2011**. Las Compuestas endémicas de Oaxaca, México: diversidad y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **88**: 55–66.
- VILLASEÑOR, J.L., P. MAEDA, J.J. COLÍN-LÓPEZ & E. ORTIZ. **2005**. Estimación de la riqueza de especies de Asteraceae mediante extrapolación a partir de datos de presencia-ausencia. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **76**: 5–18.