





**Acta Botanica
Mexicana**

Primer registro de *Chiococca motleyana* (Rubiaceae) para los bosques tropicales caducifolios de la Depresión Central de Chiapas, México

First record of *Chiococca motleyana* (Rubiaceae) in the tropical deciduous forests of the Central Depression of Chiapas, Mexico

Luis Humberto Vicente-Rivera^{1,3,4} , Angelita López-Cruz² , Blanca Nidia Vicente-Rivera³ , Miguel Ángel Pérez-Farrera¹ 

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: En las últimas décadas, se han incrementado los estudios florísticos en las selvas secas, en donde reportan que este tipo de vegetación alberga una alta riqueza y endemismo, siendo a la vez uno de los más amenazados por el cambio de uso de suelo. Este trabajo tiene como objetivo dar a conocer un nuevo registro del género *Chiococca* para Chiapas, México.

Métodos: En exploraciones botánicas realizadas en la Depresión Central de Chiapas se colectaron ejemplares de un miembro de la tribu Chiococceae de la familia Rubiaceae. Los ejemplares fueron identificados como *Chiococca motleyana* (basado en *Asemnantha pubescens*) mediante la revisión de literatura especializada y el apoyo de especialistas en la familia. Se examinaron ejemplares de herbarios locales y regionales, se consultaron además las bases de datos disponibles en línea, de herbarios extranjeros. Los ejemplares fueron depositados en el Herbario Eizi Matuda (HEM).

Resultados clave: Haber encontrado a *Chiococca motleyana* en Chiapas demuestra las afinidades florísticas que existen entre Chiapas, Guatemala, Belice, y los estados que conforman la Península de Yucatán. *Chiococca motleyana* habita en parches de vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio inmersos en una matriz de paisaje agrícola.

Conclusiones: Los fragmentos de vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio juegan un papel fundamental como reservorios de especies endémicas y de flora nativa de la región. Hace falta incrementar los esfuerzos de exploración botánica para completar el conocimiento de estos ecosistemas en riesgo.

Palabras clave: *Asemnantha pubescens*, Chiococceae, endemismo.

Abstract:

Background and Aims: In the last decades, floristic studies of tropical deciduous forests have increased; they indicate that this vegetation type supports high levels of diversity and endemism, at the same time being one of the most threatened ones by change in land use. The objective of this work is to present a new record of a species of *Chiococca* in Chiapas.

Methods: During botanical explorations in the Central Depression of Chiapas, specimens belonging to the Chiococceae tribe of family Rubiaceae were collected. The specimens were identified as *Chiococca motleyana* (based on *Asemnantha pubescens*), using specialized literature and confirmation by family specialists. Specimens of local and regional herbaria were examined; the online databases of foreign herbaria were also consulted. The specimens were deposited in the Herbarium Eizi Matuda (HEM).

Key results: Having found *Chiococca motleyana* in Chiapas shows the floristic affinities that exist between Chiapas, Guatemala, Belize, and the states that make up the Yucatan Peninsula. *Chiococca motleyana* inhabits patches of secondary vegetation of tropical deciduous forest immersed in a matrix of agricultural landscape.

Conclusions: The patches of the secondary dry forest play a key role as refuges for endemic species and native flora of the region. It is necessary to increase the efforts of botanical exploration to complete the knowledge of these ecosystems at risk.

Key words: *Asemnantha pubescens*, Chiococceae, endemism.

1 Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Instituto de Ciencias Biológicas, Herbario Eizi Matuda, Libramiento Norte Poniente 1150, Col. Lajas Maciel, 29039 Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.

2 El Colegio de La Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

3 Nimalari: Ecocultura Sustentable A.C. 3a Poniente Sur, 620, Col. Centro, 29150 Suchiapa, Chiapas, México.

4 Autor para la correspondencia: luishumbertovicente-rivera@gmail.com

Recibido: 16 de mayo de 2018.

Revisado: 21 de junio de 2018.

Aceptado por Marie-Stéphanie Samain: 6 de agosto de 2018.

Publicado Primero en línea: 10 de octubre de 2018.

Publicado: Acta Botanica Mexicana 126 (2019).

Citar como:

Vicente-Rivera, L. H., A. López-Cruz, B. N. Vicente-Rivera y M. A. Pérez-Farrera. 2018(2019). Primer registro de *Chiococca motleyana* (Rubiaceae) para los bosques tropicales caducifolios de la Depresión Central de Chiapas, México. Acta Botanica Mexicana 126: e1392. DOI: 10.21829/abm126.2019.1392



Este es un artículo de acceso abierto bajo la licencia Creative Commons 4.0 Atribución-Non Comercial (CC BY-NC 4.0 International).

e-ISSN: 2448-7589

Introducción

Rubiaceae está considerada, en cuanto a diversidad, como una de las familias más grandes de plantas vasculares, la mayoría de las especies que la componen habitan en las regiones tropicales y juegan un papel ecológico importante en zonas cálidas (Borhidi y Diego-Pérez, 2002). Los bosques tropicales caducifolios mexicanos, los cuales incluyen los bosques del Pacífico, de la Península de Yucatán y de la Costa del Golfo de México, junto con los del Norte de Sudamérica ocupan el tercer lugar en cuanto a importancia biológica para el Neotrópico (Bezaury-Creel, 2010). El alto nivel de endemismo es una particularidad de este tipo de vegetación; más de 60% de sus componentes se distribuyen solamente en el país. Sin embargo, también están categorizados como uno de los ecosistemas más amenazados por las actividades antrópicas (Balvanera et al., 2000; Jaramillo et al., 2010; Pérez-Farrera y Espinoza, 2010).

Los bosques tropicales caducifolios de la Depresión Central de Chiapas han sufrido reducciones muy severas en su superficie debido al cambio de uso de suelo para su conversión a cultivos o pastizales (Balvanera et al., 2000; Castillo et al., 2008, Trejo, 2010). Rocha-Loredo et al. (2010) mencionan que actualmente la mayoría del paisaje está conformado por mosaicos de tierras agrícolas, vegetación secundaria y parches de vegetación primaria con poca perturbación. Dentro de estos fragmentos se colectó *Chiococca motleyana* Borhidi, determinada como nuevo registro para el estado de Chiapas. Se trata de una especie arbustiva de la familia Rubiaceae encontrada en los estratos bajos de las selvas secas de esta región, la cual solo se había reportado en México para la Península de Yucatán (Villaseñor, 2016), aunque también se distribuye en Belice y Guatemala.

En el presente trabajo se describen las características diagnósticas y el hábitat de la especie con base en la revisión de ejemplares, principalmente mexicanos. La distribución geográfica extendida para esta especie fortalece las afinidades florísticas y las relaciones fitogeográficas entre los bosques tropicales caducifolios de Chiapas, la Península de Yucatán, Guatemala y Belice.

Materiales y Métodos

Durante las exploraciones botánicas realizadas en los años 2013, 2014, 2015 y 2016 en la Depresión Central

de Chiapas, en el marco de los proyectos “Inventario florístico del norte del Cañón de Suchiapa” (Vicente-Rivera et al., sin publicar) y Caracterización y análisis socioambiental y evaluación de especies acuáticas y pesqueras en la cuenca del río Grijalva, en el tramo comprendido entre C. H. Belisario Domínguez (La Angostura) y la C. H. Manuel Moreno Torres (Chicoasén) en el estado de Chiapas”, se recolectaron ejemplares botánicos siguiendo la metodología propuesta por Lot y Chiang (1986). Los ejemplares se procesaron y se depositaron en el herbario Eizi Matuda (HEM) del Instituto de Ciencias Biológicas de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH). Entre éstos se determinó como nuevo registro *Chiococca motleyana*, basado en la revisión de literatura (Borhidi, 2011; Lorence, 2012), la consulta de los especialistas en la familia Rubiaceae (Atila Borhidi y David Lorence), la revisión de ejemplares de *Chiococca motleyana* en los herbarios Faustino Miranda (CHIP), Eizi Matuda (HEM) y Herbario del Colegio de la Frontera Sur, Unidad San Cristóbal (CH), así como la revisión de las bases de datos en línea de los herbarios del Missouri Botanical Garden (MO), California Academy of Sciences (CAS) y Field Museum (F). Se realizaron visitas mensuales a la población de *C. motleyana*, ubicada en el municipio Suchiapa, durante el año 2016, con la finalidad de encontrar individuos con estructuras florales. Para determinar el tipo de vegetación en donde fue registrada la especie se empleó la clasificación de Rzedowski (2006).

Resultados

Chiococca motleyana Borhidi, Acta Bot. Hung. 53(3-4): 268. 2011.

= *Asemnantha pubescens* Hook. f., Gen. Pl. 2: 107. 1873. TIPO: MÉXICO. Yucatán, VII.1873, *Linden 1264bis* (holotipo: K!, isotipos: F, P!).

La especie pertenece a la tribu Chiococceae, que se caracteriza por tener los estambres insertos en la base del tubo de la corola (Borhidi y Diego-Pérez, 2002). Fue publicada por Hooker (1873) como *Asemnantha pubescens* Hook. f. Los trabajos de Motley et al. (2005) y Manns y Bremer (2010) señalan que el género *Chiococca* P. Brow-

ne es parafilético con respecto a *Asemnantha* Hook. f. En 2011, Borhidi publicó una revisión del género en donde se llevó a cabo el cambio nomenclatural de *A. pubescens* a *C. motleyana*, nom. nov. La característica que separaba a *Asemnantha* de *Chiococca* era principalmente la presencia de flores 4-meras; sin embargo, el género *Chiococca* puede tener flores 4-5-meras. Posteriormente, Paudyal et al. (2018) confirmaron la validez de este cambio nomenclatural, a través de un análisis filogenético molecular, en donde *C. motleyana* se encuentra formando parte del mismo grupo monofilético que el resto de las especies del género *Chiococca*.

Los ejemplares de las localidades de Acala y Suchiapa presentan todas las características diagnósticas de la especie, que también fueron observadas en los ejemplares examinados de la Península de Yucatán depositados en los herbarios CH y CHIP. Entre las más importantes están la presencia de pubescencia persistente en toda la planta, las flores 4-meras de color blanco-crema (al secarse se tornan de color amarillo intenso), solitarias o dispuestas en címulas de hasta 3 flores. En los ejemplares colectados y revisados, los frutos inmaduros mantenían 4 lóbulos reminiscentes del cáliz. Los frutos maduros de color blanco del ejemplar colectado en Suchiapa son idénticas a las drupas descritas para la especie por Lorence (2012) (Fig. 1).

Hábitat: en el sitio de Acala, *Chiococca motleyana* se halla dentro de una formación arbustiva dominada por *Gymnopodium floribundum* Rolfe. Entre otras especies se registraron *Vachellia collinsii* (Saff.) Seigler & Ebinger, *Neopringlea viscosa* (Liebm.) Rose, *Xylosma flexuosa* (Kunth) Hemsl., *Ateleia* sp. y *Aphelandra scabra* (Vahl) Sm. Los individuos de *C. motleyana* se encontraron en el estrato arbustivo sobre suelo calizo en comunidades perturbadas de bosque tropical caducifolio. En la localidad de Suchiapa, las especies arbóreas acompañantes fueron *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Bursera excelsa* (Kunth) Engl., *Bursera simaruba* (L.) Sarg. y *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., entre las especies de estratos bajos estuvieron *Erythroxylum havanense* Jacq. y *Melampodium paniculatum* Gardner. El monitoreo de los individuos de *C. motleyana* permitió concluir que se trata de una especie perenne que florece a mediados del verano y que fructifica entre octubre y noviembre.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Campeche, Municipio Calakmul, a 1.1 km al E de Conhuás, 195 m, 18°32'36"N, 89°54'46"O, 20.VII.2002, D. Álvarez 1746 (CHIP); a 2.8 km al NE de Conhuás camino a la zona arqueológica de Nadzcan, 185 m, 18°33'12"N, 89°53'58"O, 30.VI.2003, D. Álvarez y C. Jiménez 5895 (CHIP); a 7.6 km al E de Mancolona (Unión 20 de Junio), 160 m, 18°48'55"N, 89°13'48"O, 18.VI.2002, D. Álvarez et al. 1831 (CHIP); a 3 km al E de La Nueva Vida, camino a La Mancolona, 287 m, 18°48'30"N, 89°19'31"O, 7.XII.1998, E. M. Martínez et al. 31613 (CHIP). Municipio Campeche, a 5 km antes de llegar a las ruinas de Edzna, 10 m, 19°33'N, 90°10'O, 26.IX.1984, C. Chan 4076 (CH). Municipio Hopelchén, a 3 km al S de Xcan-Ha camino a Xpujil, 80 m, 19°04'24"N, 89°19'18"O, 29.VI.1997, E. M. Martínez y D. Álvarez 27448 (CH). Chiapas, municipio Acala, aproximadamente a 5.1 km al sur del ejido Unión Buenavista, entrada a 1 km de la toma de agua del ejido, 495 m, 16°29'19.66"N, 92°46'50.97"O, 13.III.2015, L. H. Vicente-Rivera et al. 519 (HEM). Municipio Suchiapa, ejido Tepeguajal, a 4 km al SE de la cabecera municipal de Suchiapa, camino del Paso de las Hojas, 525 m, 16°35'1.74"N, 93°05'30.42"O, 30.VII.2014, L. H. Vicente-Rivera 321 (HEM); aproximadamente a 4.27 km al sur de la cabecera municipal, localidad Tepeguajal, ejido Suchiapa, 525 m, 16°35'01.5"N, 93°05'31.9"O, 22.VII.2016, L. H. Vicente-Rivera 886 (HEM); aproximadamente a 4.27 km al sur de la cabecera municipal, localidad Tepeguajal, ejido Suchiapa, 525 m, 16°35'01.5"N, 93°05'31.9"O, 1.XI.2016, L. H. Vicente-Rivera 897 (HEM); aproximadamente a 4.27 km al sur de la cabecera municipal, ejido Suchiapa, 525 m, 16°35'01.5"N, 93°05'31.9"O, 01.XI.2016, L. H. Vicente-Rivera 898 (HEM). Quintana Roo, municipio Cozumel, 1-3 km al S de Akumal, carretera Cancún - Tulum, 20°22'45"N, 87°19'45"O, 28.VII.1984, E. Cabrera y H. de Cabrera 6838 (CHIP); a 3 km de la carretera transversal sobre el camino a San Gevancio, Isla de Cozumel, sin coordenadas, 15.I.1986, E. Cabrera y H. de Cabrera 10579 (CHIP). Yucatán, municipio Tekax, El Crucero, Sudzal Chico, 19°42'34"N, 89°06'08"O, 18.VI.2004, D. Álvarez et al. 9328 (CH).

Discusión

La distribución geográfica de *Chiococca motleyana* sólo había sido reportada para la Península de Yucatán en México, Guatemala y Belice (Lorence, 2012; TROPICOS, 2017), aun-



Figura 1: *Chiococca motleyana* Borhidi, A. detalle de la flor con cuatro lóbulos (24.VII.2016); B. botones y pubescencia prominente en toda la planta (6.VII.2016); C. fruto color blanco (1.XI.2016); D. hábito perenne de la especie (8.V.2016). Fotografías: Luis Humberto Vicente Rivera.

que no sorprende su presencia en Chiapas (Fig. 2). Miranda (1952) ya había descrito las afinidades de la flora de Chiapas con las de Guatemala o Belice; son tan marcadas que existen muchas especies que sólo son conocidas en Centroamérica y México, estando también distribuidas en los es-

tados de Tabasco y Yucatán, o que se extienden a Honduras y El Salvador. Aunque este autor no explica el origen de esta distribución, ahora ya sabemos que desde el punto de vista geológico el sureste mexicano es una de las áreas más complejas de Norteamérica. Esta complejidad se debe a que los

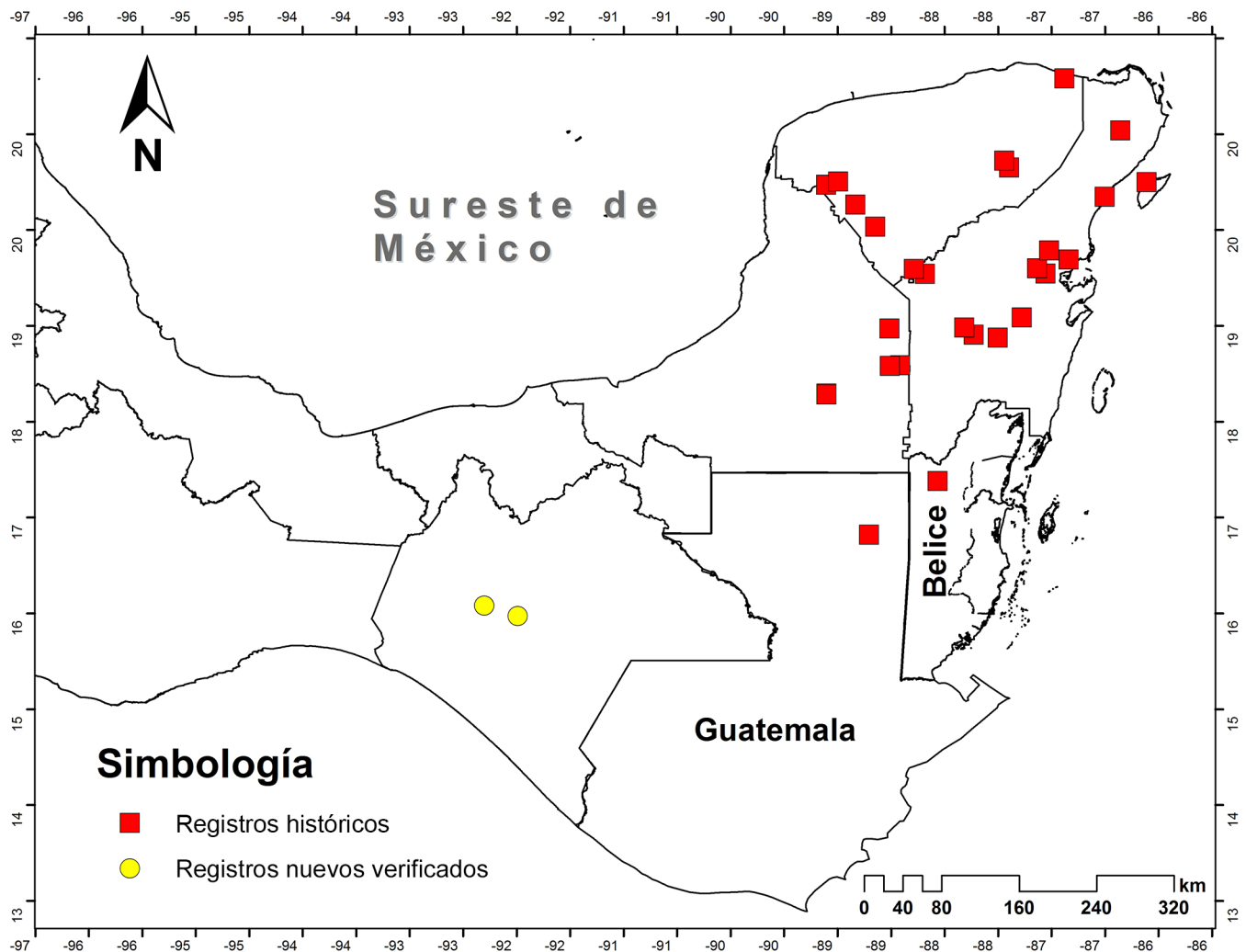


Figura 2: Distribución actual de *Chiococca motleyana* Borhidi.

movimientos de las placas tectónicas Norteamericana, del Caribe y de Cocos, convergen en esta región desde el Oligoceno Tardío (Padilla y Sánchez, 2007).

Chiococca motleyana se considera una especie endémica de México, Guatemala y Belice (Lorence, 2012), se distribuye en bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio y bosque tropical perennifolio, en altitudes desde el nivel del mar hasta 304 m (TROPICOS, 2017). En las localidades de Chiapas, esta especie se encontró en vegetación secundaria de bosque tropical caducifolio. Es probable que en las localidades de Chiapas haya pasado desapercibida no solo por su rareza, sino también por la posición de las hojas, que generalmente cubren las estructuras florales poco vistosas.

Conclusiones

Hacen falta mayores esfuerzos de exploración en los bosques tropicales caducifolios de la Depresión Central de Chiapas con el fin de complementar el conocimiento de su diversidad florística y grado de endemismo. Esto retoma importancia frente a la fuerte amenaza por el cambio de uso de suelo que pone en riesgo su estructura y riqueza florística.

Contribución de autores

LHVR y BNVR llevaron a cabo las recolectas de ejemplares botánicos. ALC y LHVR realizaron la determinación de los ejemplares, la revisión de los estudios de referencia y el contacto con los especialistas. LHVR revisó los ejemplares

y la toma de fotografías del CHIP, BNVR hizo lo mismo con los ejemplares del CH. MAPF fue responsable de obtener los permisos necesarios ante la CFE para poder publicar el artículo. Todos los autores contribuyeron en la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Agradecimientos

Los autores agradecen de manera muy especial a David Lorence, por su valioso apoyo en la corroboración de la especie y a Atila Borhidi por facilitar su artículo de 2011. También agradecemos a Silvia Hernández Aguilar del herbario CICY y a Josefa Anahí Espinosa Jiménez del HEM por proporcionar las localidades existentes de la especie. A Francisco Hernández Najarro y María Guadalupe Díaz Montesinos por las facilidades para consultar los ejemplares del herbario CHIP. A Humberto Vicente Nuricumbo y a María Pueblito Rivera por su apoyo en el muestreo de las poblaciones de Suchiapa. Agradecemos a Fredy Alberto Falconi Briones por el diseño del mapa con la distribución actual.

Financiamiento

La Comisión Federal de Electricidad (CFE) financió de forma parcial las salidas de campo a través del proyecto “Caracterización y análisis socioambiental y evaluación de especies acuáticas y pesqueras en la cuenca del río Grijalva, en el tramo comprendido entre C. H. Belisario Domínguez (La Angostura) y la C. H. Manuel Moreno Torres (Chicoasén) en el estado de Chiapas”. El proyecto “Inventario florístico del norte del Cañón de Suchiapa” es una propuesta del primer autor financiada por él.

Literatura citada

Balvanera, P., A. Islas, E. Aguirre y S. Quijas. 2000. Las selvas secas. *Revista Ciencias* 57: 18-24.

Bezaury-Creel, J. 2010. Las Selvas Secas del Pacífico mexicano en el contexto mundial. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinosa, J. Bezaury-Creel, R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 21-40.

Borhidi, A. 2011. Estudios sobre rubiáceas mexicanas XXXV: *Chiococca motleyana* nomen novum. *Acta Botanica Hun-*

garica 53(3-4): 267-268. DOI: <https://doi.org/10.1556/abot.53.2011.3-4.7>

- Borhidi, A. y N. Diego-Pérez. 2002. Introducción a la taxonomía de la familia Rubiaceae en la flora de México. *Acta Botanica Hungarica* 44(3-4): 237-280.
- Castillo-Campos, G., G. Halffter y C. Moreno. 2008. Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation* 17(7): 1701-1714. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9375-7>
- Hooker, J. 1873. *Genera Plantarum* 2(1): 107. <http://tropicos.org/Name/27902639> (consultado julio de 2018).
- Jaramillo, V. J., F. García-Oliva y A. Martínez-Yrizar. 2010. La selva seca y las perturbaciones antrópicas en un contexto funcional. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 235-250.
- Lorence, D. 2012. *Asemnantha* Hook. f. *Flora Mesoamericana* 4(2): 38-39.
- Lot, A. y F. Chiang (eds.). *Manual de Herbario. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos*. Consejo Nacional de la Flora de México, A.C. México, D.F., México. 142 pp.
- Manns, U. y B. Bremer. 2010. Towards a better understanding of intertribal relationships and stable tribal delimitations within Cinchonoideae s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(1): 21-39. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.002>
- Miranda, F. 1952. *La vegetación de Chiapas*, Vol. 1. Gobierno del estado de Chiapas. Tuxtla Gutiérrez, México. 324 pp.
- Motley, T. J., K. J. Wurdack y P. G. Delprete. 2005. Molecular systematics of the Catesbaeeae-Chiococceae complex (Rubiaceae) flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany* 92(2): 316-329. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.92.2.316>
- Padilla y Sánchez, R. J. 2007. Evolución geológica del sureste mexicano desde el Mesozoico al presente en el contexto regional del Golfo de México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana* 59(1): 19-42.

- Paudyal, S. K., P. G. Delprete, S. Neupane y T. J. Motley. 2018. Molecular phylogenetic analysis and generic delimitations in tribe Chiococceae (Cinchonoideae, Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 187(3): 365-396. DOI: <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boy029>
- Pérez-Farrera, M. y E. Espinoza. 2010. Depresión Central-Comalapa, Chiapas. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury-Creel y R. Dirzo (eds.). *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 543-547.
- Rocha-Loredo, A., N. Ramírez-Marcial y M. González-Espinosa. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la depresión central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 89-103.
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Primera edición digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. http://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf (consultado julio de 2018).
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico mexicano. In: Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo R. (eds.). *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*. Fondo de Cultura Económica, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. Pp. 41-51.
- TROPICOS. 2017. Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. <http://www.tropicos.org/Name/27902639> (consultado junio de 2017).
- Villaseñor-Ríos, J. L. 2016. Catálogo de las plantas vasculares nativas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 87(3): 559-902. DOI: <https://dx.doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>