

Accepted Manuscript / Manuscrito Aceptado

Title Paper/Título del artículo:

Primer registro de *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* (Cactaceae: Cactoideae) en Nayarit, México.

First record of *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* (Cactaceae: Cactoideae) In Nayarit, Mexico.

Authors/Autores: Díaz, J. S., Salomón-Montijo, B., Márquez-Salazar, G., Gámez-Duarte, E. A.

ID: e1662

DOI: <https://doi.org/10.15741/revbio.11.e1662>

Received/Fecha de recepción: April 17th 2024

Accepted /Fecha de aceptación: October 03th 2024

Available online/Fecha de publicación: October 24th 2024

Please cite this article as/Como citar este artículo: Díaz, J. S., Salomón-Montijo, B., Márquez-Salazar, G., Gámez-Duarte, E. A. (2024). First record of *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* (Cactaceae: Cactoideae) In Nayarit, Mexico. *Revista Bio Ciencias*, 11, e1662. <https://doi.org/10.15741/revbio.11.e1662>

This is a PDF file of an unedited manuscript that has been accepted for publication. As a service to our customers we are providing this early version of the manuscript. The manuscript will undergo copyediting, typesetting, and review of the resulting proof before it is published in its final form. Please note that during the production process errors may be discovered which could affect the content, and all legal disclaimers that apply to the journal pertain.

Este archivo PDF es un manuscrito no editado que ha sido aceptado para publicación. Esto es parte de un servicio de Revista Bio Ciencias para proveer a los autores de una versión rápida del manuscrito. Sin embargo, el manuscrito ingresará a proceso de edición y corrección de estilo antes de publicar la versión final. Por favor note que la versión actual puede contener errores de forma.

Primer registro de *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* (Cactaceae: Cactoideae) en Nayarit, México.

First record of *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* (Cactaceae: Cactoideae) In Nayarit, Mexico.

Registro en Sierra de Álica, Nayarit/
Record in Sierra of Alica, Nayarit

Díaz, J. S^{id}, Salomón-Montijo, B.^{*id}, Márquez-Salazar, G.^{id}, Gámez-Duarte, E. A^{id}

Posgrado en Ciencias Biológicas, Facultad de Biología, Universidad Autónoma de Sinaloa. Ciudad Universitaria, Blvd. de las Américas y Blvd. Universitarios S/N. C. P. 80013, Culiacán Rosales, Sinaloa, México.

***Corresponding Author:**

Bladimir Salomón-Montijo. Facultad de Biología, Universidad Autónoma de Sinaloa. Ciudad Universitaria, Blvd. de las Américas y Blvd. Universitarios S/N. C. P. 80013, Culiacán Rosales, Sinaloa, México. Tel. (+52)667 716 1139. Email: vladimir.salomon@uas.edu.mx

RESUMEN

En mayo de 2022 durante una exploración de una semana en la Sierra de Álica, municipio de La Yesca, Nayarit, se colectaron algunas cactáceas. Se registró *Disocactus speciosus* subsp. *speciosus*, un género y especie no reportados previamente para la flora nayarita. Los especímenes fueron determinados por especialistas en la Facultad de Biología de la Universidad Autónoma de Sinaloa mediante revisión de literatura especializada y el cotejo de especímenes del herbario EACS-UAS. La especie es rupícola, péndula, tallos de tres costillas, espinas agudas en aréolas con pelillos hirsutos, flores polipétalas rojas, estambres numerosos, estigma plumoso color crema, el fruto es una baya ovoide cubierta de areolas espinosas caedizas, comestible en la madurez. El registro complementa la distribución del género y la especie en una entidad ubicada entre dos estados que ya la tienen inventariada en su flora.

PALABRAS CLAVE:

Sierra de Álica, bosque mixto de pino-encino, Cactaceae, flores rojas polipétalas, rupícola-péndula.

ABSTRACT

In May 2022, during a one-week exploration in the Sierra de Alica, La Yesca municipality, Nayarit, some cacti were collected. *Disocactus speciosus* subsp. *speciosus*, a genus and species not previously reported for the Nayarit flora, was recorded. The specimens were determined by specialists at the Biology Faculty of the Autonomous University of Sinaloa by reviewing specialized literature and matching specimens from the EACS-UAS herbarium. The species is rupicolous, pendulous, three-ribbed stems, short spines on areoles with

hirsute hairs, red polypetalous flowers, numerous stamens, and cream-colored feathery stigma, the fruit is an ovoid berry covered with spiny, caedaceous areoles, edible at maturity. The record complements the distribution of the genus and the species in an entity located between two states that already have it inventoried in their flora.

KEYWORDS:

Sierra de Alica, mixed pine-oak forest, Cactaceae, polypetalous red flowers, rupicolous-pendulous, rupicolous-pendulous.

Introducción

La flora del norte y noreste de Nayarit en los límites con los estados de Sinaloa, Durango, Zacatecas y Jalisco se encuentra en una zona de confluencia de dos provincias florísticas: la Costa Pacífica y la Sierra Madre Occidental (Rzedowski, 2006; González-Elizondo *et al.*, 2012). No se tiene una estimación real del número de especies en el estado, pero se tienen registradas alrededor de 3964, distribuidas en 209 familias, 1160 géneros, 27 especies endémicas de México y 2 exclusivas según la compilación más reciente de Villaseñor-Ríos (2016) quien también reporta 42 especies y 13 géneros de cactáceas entre los que destacan *Opuntia* (10), *Mammillaria* (7) y *Stenocereus* (7).

Entre los estudios florísticos en territorio nayarita destacan los de Joseph Nelson Rose, Edward Palmer y Jacques Gustave Diguét que exploraron los territorios cora y huichol desde finales del siglo XIX y parte del XX (McVaugh, 1972), así como las exploraciones florísticas de Rogers McVaugh quien durante los años 1949 a 1974 realizó 12 visitas a México para el inventario de la Flora Novo-Galiciana en territorios que abarcan Colima y Jalisco además de gran parte del estado de Nayarit (Rzedowski *et al.* 2009), región que es considerada por Rzedowski (2010) como una de las áreas de mayor diversidad florística de México; Téllez -Valdez *et al.* (1995) y Téllez-Valdez (1995) realizaron 25 expediciones por el territorio estatal para llevar a cabo los proyectos Inventario Florístico y Base de Datos de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan y Flora de Nayarit en el período comprendido entre febrero de 1985 a junio de 1994, describiendo los principales tipos de vegetación de la entidad y algunos aspectos fitogeográficos de la flora mencionando, además, cerca de 3650 especies florísticas distribuidas en el estado. Más recientemente se realizaron otros estudios similares como los de Bravo-Bolaños *et al.* (2020).

Los trabajos mencionados, y otros que cubren espacios más pequeños, no reportan ninguna especie del género *Disocactus* misma que sí está presente en los estados circunvecinos de Durango, Jalisco y Sinaloa.

El objetivo del presente trabajo es reportar la presencia de *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* un nuevo registro del género y especie para Nayarit, describir algunos aspectos ecológicos de la especie y de esta manera contribuir al conocimiento de la flora estatal.

Materiales y Métodos

El área de estudio fue un tramo carretero en la Sierra de Álica desde el Crucero de Guadalupe Ocotán-Huajimic hacia las Cabañas de Guadalupe Ocotán, municipio de

La Yesca, Nayarit a una altitud entre los 2200 y 2000 msnm, entre las coordenadas aproximadas 21°40'18" N, 104°24'12" O y 21°45'38.62" N - 104°24'14.38" O orientación sur a norte (Figura 1). La orografía es bastante accidentada y se constituye por pendientes y laderas pronunciadas, terminadas, en las partes más altas, por suaves planicies de corta extensión y cortadas por una profunda y muy inclinada barranca rocosa en su cara oeste, mientras que en su vertiente este la pendiente es más suave en su inclinación. Predominan suelos del tipo leptosol, delgados, pedregosos y poco desarrollados, con cantidades significativas de material calcáreo y de uso agrícola limitado (INEGI, 2017; SEMARNAT, 2013). El tipo climático característico es C(w)(w) [C= clima templado subhúmedo, (w) = lluvias en verano, (w)= precipitación invernal del 5% total anual] (INEGI, 2017).

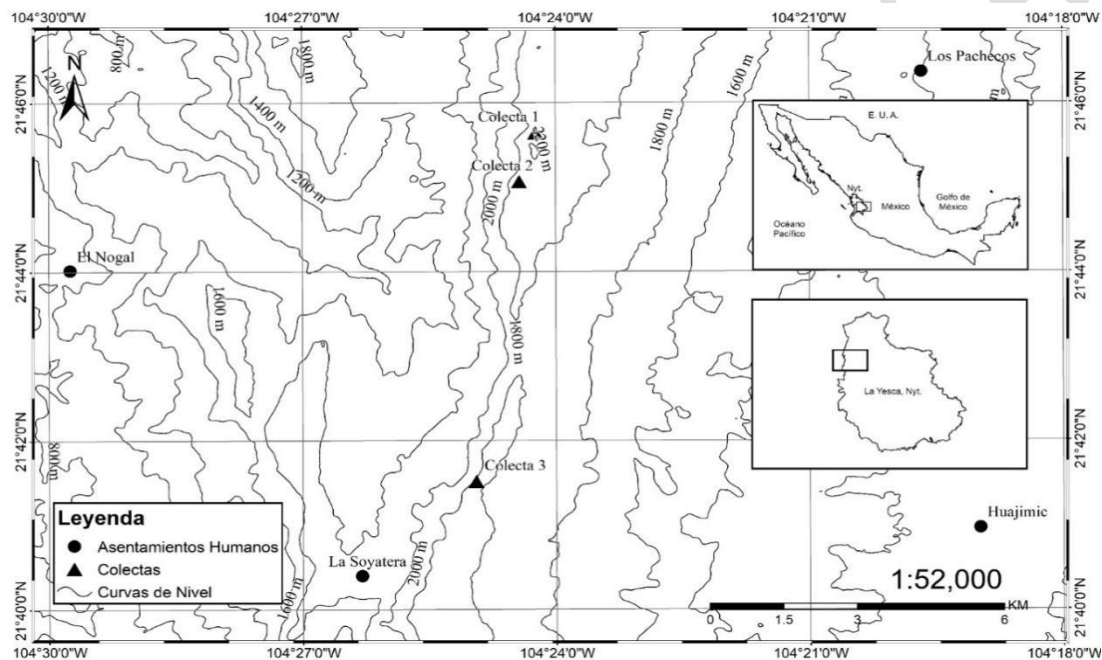


Figura 1. Sitios de colecta de *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* en la Sierra de Álica, municipio de La Yesca, Nayarit, México.

A lo largo de la carretera y por las vertientes este y oeste de la cordillera serrana se realizaron exploraciones con duración de una semana durante el mes de mayo de 2022 para enlistar la flora y fauna del sitio y aplicar medidas de prevención para evitar al máximo las afectaciones propias de la apertura de suelos por maquinaria pesada. Los sitios de muestreo se ubicaron a una distancia no mayor a 20 metros de la línea de carretera a ambos márgenes de ésta y para determinar la abundancia y densidad de las especies de plantas que se iban a proponer para reforestar los sitios afectados se trazaron cuadrantes de 20x20 m (Magurran, 2004), mientras que la colecta de los especímenes se llevó a cabo mediante exploración en zigzag (CONAFOR, 2014) a una distancia no mayor a 50 m de la línea de carretera. Las coordenadas de los sitios, así como su altitud aproximada se determinaron mediante el posicionador Garmin GPSMap86i. Las muestras de cactáceas fueron colectadas siguiendo la metodología propuesta por Sánchez-Mejorada (1986). Posteriormente se llevaron al Laboratorio de Botánica de la Facultad de Biología de la Universidad Autónoma de Sinaloa, donde

se determinaron con bibliografía taxonómica especializada (Bravo-Hollis & Sánchez-Mejorada, 1978; Kimnach, 1993; Bauer, 2003; Arias-Montes *et al.*, 1997, Arias-Montes & Aquino, 2019). Asimismo, se cotejaron con especímenes de la colección del Herbario Jesús González Ortega (EACS-UAS), se corroboró su identidad con especialistas en el género y, finalmente, se depositaron las colectas en el herbario HUAN de la Universidad Autónoma de Nayarit.

Resultados y discusión

Durante el proceso de determinación de los especímenes colectados para el estudio técnico justificativo “Flora y Fauna en el tramo carretero Crucero de Guadalupe Ocotán-Huajimic a Cabañas de Guadalupe Ocotán, municipio de la Yesca, Nayarit”, se identificaron ejemplares del género *Disocactus*, mismo que se tiene registrado para los estados circunvecinos de Sinaloa, Durango y Jalisco (Arias-Montes, 1997; González-Elizondo *et al.*, 2015; Villaseñor-Ríos, 2016; Ávila-González *et al.*, 2019; Vega-Aviña *et al.*, 2021). La identidad de las muestras botánicas corresponde a *D. speciosus* subsp. *speciosus* la cual constituye un nuevo registro de género y especie para la flora de la entidad. La planta se reconoce por su hábito rupícola, muchas veces péndula (Korotkova *et al.*, 2017), sin hojas, tallos de tres costillas, verde oscuros y a veces con tintes violáceos, areolas con un anillo de pelillos blancos en la base, numerosas espinas radiales amarillentas a café y las más viejas de color negro, flores rojas, grandes y polipétalas, con numerosos estambres y el estigma grande, sobresaliente y de color amarillo claro, frutos esférico-ovoides verde-violáceos cuando tiernos, al madurar desprenden las espinas en areolas, se abren y muestran una pulpa roja, carnosa, muy dulce y con abundantes semillas negras, lustrosas y muy pequeñas (Arias-Montes, 2019) (Figura 2). La especie se localizó en tres sitios diferentes en el margen oeste de la carretera, en sitios protegidas de la luz solar por el dosel de formas leñosas de un bosque mixto de *Pinus* y *Quercus* con *Clethra rosei* Britton, *Arbutus xalapensis* Kunth, *Ilex dugesii* Fernald, *Quercus rugosa* Née, *Q. urbani* Trel., *Pinus lumholtzii* B. L. Rob. & Fernald, *P. oocarpa* Schiede ex Schtdl., *Rubus palmeri* Rydb., *Arctostaphylos pungens* Kunth, *Comarostaphylis glaucescens* (Kunth) Zucc. & Klotsch., algunas formas herbáceas como *Asplenium monanthes* L., *Pleopeltis polypodioides* (L.) E. G. Andrews & Windham, *Pteridium aquilinum* (L.) Kunth, *Selaginella pallescens* (C. Presl.) Spring, la epífita *Tillandsia bourgaei* Baker y la hemiparásita *Psittacanthus calyculatus* (DC.) G. Don.

Los individuos observados presentan flor desde mediados de mayo y los frutos se desarrollan y maduran a principios de junio.

La especie es muy rara en el área explorada ya que solo se observó en cuatro ocasiones estando asociada a otras cactáceas como *Opuntia* y *Echinocereus* además, utiliza como base a musgos y helechos desarrollando un robusto sistema rizoidal que se extiende ampliamente y la afianza en la superficie de las rocas.

Ejemplares examinados: MÉXICO. Nayarit, municipio La Yesca, Cabañas de Guadalupe Ocotán: 21°45'38.62" N - 104°24'14.38" O (2100 msnm), 18.V.2022, José Saturnino Díaz 628 (HUAN); a 1.34 km de las Cabañas de Guadalupe Ocotán 21°45'4.00" N - 104°24'26.00" O (2060 msnm) 18.V.2022, José Saturnino Díaz 629 (HUAN), y 8.96 km, al sur de las Cabañas de Guadalupe Ocotán 21°41'31.00" N - 104°24'57.00" O (2000 msnm) 19.V.2022, José Saturnino Díaz 630 (HUAN).



Figura 2. A).- *Disocactus speciosus* (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* habito péndulo y rupícola en su entorno natural. B).- Botón floral. C).- Flor en antesis. D).- Voucher.

Conclusiones

Disocactus speciosus (Cav.) Barthlott subsp. *speciosus* se desarrolla, principalmente, en las regiones montañosas donde confluyen las provincias florísticas Sierra Madre Occidental y Costa del Pacífico teniendo su distribución más septentrional en Sinaloa, además de estar presente en Durango y Jalisco, vecinos a Nayarit, así como en Michoacán y otros estados más al sur hasta internarse en los territorios de Honduras y Guatemala (Guzmán *et al.*, 2003; Véliz-Pérez, 2008; Vega-Aviña *et al.*, 2021). Se desarrolla en ambientes de bosques de coníferas y bosque mesófilo de montaña. Sus frutos son dispersados por fauna silvestre como zorras, jabalíes, mapaches y coatíes permitiendo así la dispersión de las semillas lejos de la planta madre hacia sitios en los que la probabilidad de germinación puede ser mayor

(Cares *et al.*, 2018). Los pobladores de la región llaman a la planta “pitayita” y mencionan un uso ornamental por la belleza de sus flores, además de que sus frutos son comestibles.

Con este nuevo registro en Nayarit se complementa su distribución a la de los estados mencionados hacia la vertiente del Océano Pacífico.

A través del tiempo la especie ha sido llamada con diversos nombres desde *Cactus speciosus* Willd., *Cereus amecamensis* Heese, *Heliocereus elegantissimus* Britton & Rose, *H. schrankii* (Zucc. ex Seitz) Britton & Rose, *Disocactus schrankii* (Zucc. ex Seitz) Barthlott, entre otros, dando lugar a un alto grado de confusión en cuanto a su identidad.

La especie es de amplia distribución y su estatus de conservación es de LC (Least Concern) en la Lista Roja de Especies Amenazadas (IUCN, 2024). Este registro sugiere la necesidad de continuar con los estudios de flora en la Sierra de Álica, ya que es un área con una amplia variedad de tipos de vegetación, poco estudiada debido a la dificultad que significaba acceder a la región. Hoy, con la apertura de la carretera asfaltada se presenta una oportunidad para ampliar el conocimiento del acervo florístico del estado de Nayarit. Por otro lado, se están realizando diversos estudios de tipo molecular como los realizados previamente por Cruz *et al.* (2016) y Korotkova *et al.* (2017) que permitirán precisar de manera más fundamentada la identidad de las diferentes especies que forman parte del género *Disocactus*.

Contribución de los autores/Authors contribution

Conceptualización del trabajo: JSD, GMS, BSM; desarrollo de la metodología: JSD, GMS, BSM; manejo de software: EAGD; validación experimental JSD, GMS, BSM; análisis de resultados: JSD, GMS, BSM; manejo de datos: JSD, GMS, BSM; escritura y preparación del manuscrito: JSD, GMS, BSM; redacción, revisión y edición: JSD, GMS, BSM; administrador de proyectos: JSD; adquisición de fondos: JSD, GMS, BSM.

“Todos los autores de este manuscrito han leído y aceptado la versión publicada del mismo.”

Financiamiento/Financing

"Esta investigación fue financiada con fondos propios".

Declaración de consentimiento informado/Declaration of informed consent

"Se obtuvo el consentimiento informado de todos los sujetos involucrados en el estudio."

Agradecimientos

Agradecemos a las autoridades de la Facultad de Biología de la Universidad Autónoma de Sinaloa, así como al Biól. José del Carmen Espericueta Viera por el apoyo durante los muestreos de flora y fauna en el sitio. Los autores estamos especialmente agradecidos con el Ing. Roberto Rojas Lobato jefe de obra para la

construcción de la Carretera Santa María Ocotán, al señor Enrique Sánchez, miembro de la etnia huichol, por sus contribuciones como guía a lo largo del tramo de carretera a construir en la Sierra de Álica. Agradecemos también a la Dra. Ana María Hanan Alipi encargada del herbario HUAN, así como a los revisores por su tiempo y dedicación a este manuscrito.

Conflicto de interés

“Los autores declaran no tener conflicto de interés”.

Referencias

- Arias-Montes, S., & Aquino, D. (2019). Familia Cactaceae I. *Flora del Bajío y de Regiones Adyacentes*, 209, 1-290. <https://doi.org/10.21829/fb.39.2019.209>
- Arias-Montes, S., Gama-López, S., & Guzmán-Cruz, U. (1997) Cactaceae. 1a ed. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 14, 1-142.
- Ávila-González, H., González-Gallegos, J. G., López-Enríquez, I. L., Ruacho-González, L., Rubio-Cardoza, J., & Castro-Castro, A. (2019). Inventario de las plantas vasculares y tipos de vegetación del Santuario El Palmito, Sinaloa, México. *Botanical Sciences*, 97 (4), 789-820. <https://doi.org/10.17129/botsci.2356>
- Bauer, R. (2003). A synopsis of the tribe Hylocereeae F. Buxb. *Cactaceae Systematics Initiatives*, 17, 3-63.
- Bravo-Bolaños, O., López-García, J., & Sánchez-González, A. (2020). Structure and floristic composition of the *Quercus* forests of Sanganguey Volcano, Nayarit, Mexico. *Botanical Sciences*, 98(3), 441-452. <https://doi.org/10.17129/botsci.2490>
- Bravo-Hollis, H., & Sánchez-Mejorada, H. (1978). Las Cactáceas de México Vol. 1. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 743 pp.
- Comisión Nacional Forestal [CONAFOR]. (2014). Inventario Nacional Forestal y de Suelos. Procedimientos de muestreo. Guadalajara, Jal., México:
- Cruz M, Á., Arias, S., & Terrazas, T. (2016). Molecular phylogeny and taxonomy of the genus *Disocactus* (Cactaceae), based on the DNA sequences of six chloroplast markers. –*Willdenowia*, 46(1), 145 – 164. <https://dx.doi.org/10.3372/wi.46.46112>
- Instituto Nacional de Estadística y Geografía [INEGI]. (2017). Mapa digital de México. <https://www.inegi.org.mx/geo/contenidos/mapadigital/>
- Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza [IUCN]. (2024). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2023-1. <https://www.iucnredlist.org> .
- Kimnach, M. (1993). The genus *Disocactus*. *Haseltonia*, 1, 95-139.
- Korotkova, N., Borsch, T., & Arias, S. (2017). A phylogenetic framework for the Hylocereeae (Cactaceae) and implications for the circumscription of the genera. *Phytotaxa*, 327(1), 1-46. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.327.1.1>
- Cares, R. A., Sáez-Cordovez, C., Valiente-Banuet, A., Medel, R., & Bozzo-Mahan, C. (2018). Frugivory and seed dispersal in the endemic cactus *Eulychnia acida*: extending the anachronism hypothesis to the Chilean Mediterranean ecosystem. *Revista Chilena de Historia Natural*, 91, 9. <http://dx.doi.org/10.1186/s40693-018-0079-4>.

- González-Elizondo, M. S., González-Elizondo, M., Tena-Flores, J. A., Ruacho-González, L., & López-Enríquez, L. (2012). Vegetación de la Sierra Madre Occidental, México: Una Síntesis. *Acta Botánica Mexicana*, 100, 351-403. <https://doi.org/10.21829/abm100.2012.40>
- González-Elizondo, M., González-Elizondo, M. S., Retana-Rentería, F. I., Ruacho-González, L. I., López-Enríquez, L. & Tena-Flores, J. A. (2015). Florística de las Cactáceas de Durango. Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Investigación para el Desarrollo Integral Regional-Unidad Durango. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. JF032. México, D. F.
- Guzmán, U., Arias, S. & Dávila, P. (2003). Catálogo de Cactáceas Mexicanas. Universidad Nacional Autónoma de México-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (UNAM-CONABIO). México, D.F., México. 315 pp.
- Magurran, A. E. (2004). *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. Victoria, Australia. 256 pp.
- McVaugh, R. (1972). Botanical exploration in Nueva Galicia, Mexico from 1790 to the present time. *Contributions from the University of Michigan Herbarium*, 9(3-7), 205-357.
- Rzedowski, J. (2006). Vegetación de México. 1ra. ed. digital. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F., México. 504 pp.
- Rzedowski, J., Rzedowski, G. de & Butanda, A. (2009). Los principales colectores de plantas activos en México entre 1700 y 1930. Instituto de Ecología, A.C. y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. 144 pp.
- Rzedowski, J. (2010). Semblanza Rogers MCvaugh (1909-2009). *Acta Botánica Mexicana*. 91, 1-7. <https://doi.org/10.21829/abm91.2010.285>
- Sánchez-Mejorada, H. (1986). Suculentas. In Lot, A. & F. Chiang. Administración y manejo de colecciones, técnicas de recolección y preparación de ejemplares botánicos. (pp 103-111). Ed. Consejo Nacional de la Flora de México.
- Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales [SEMARNAT]. (2013). Informe de la situación del medio ambiente. Compendio de estadísticas ambientales. Indicadores clave y de desempeño ambiental. México, D.F. SEMARNAT.
- Téllez-Valdez, O. (1995). Flora, Vegetación y Fitogeografía de Nayarit, México. Tesis de Maestría en Ciencias. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Téllez V, O. G., Flores, F. A., Martínez, R. R. E., González, F. G., Segura, H. R.I., Ramírez, R. A., Domínguez, M., & Calzada, I. (1995). Flora de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan, Nayarit, México. Listados Florísticos de México XII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF. 50 pp.
- Vega-Aviña, R., Vega-López, I. F., & Delgado-Vargas, F. (2021). Flora Nativa y Naturalizada del Estado de Sinaloa. Universidad Autónoma de Sinaloa. Culiacán, México. 243 pp.
- Véliz-Pérez, M. E. (2008). Las Cactáceas de Guatemala. Unidad de Investigación Herbario BIGU Universidad de San Carlos de Guatemala. San Cristóbal II, Guatemala. 129 pp.
- Villaseñor-Ríos, J. L. (2016). Catálogo de las Plantas Vasculares Nativas de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 87(3), 559-902. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.06.017>