Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S1-S9, 2014
DOI: 10.7550/rmb.43248

El estudio de la biodiversidad en México: ¿una ruta con dirección?

The study of the biodiversity in Mexico: a route with a course?

Enrique Martínez-Meyer[1], Javier Enrique Sosa-Escalante[2] y Fernando Álvarez[3]✉

[1]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Centro para la Gestión de la Sustentabilidad, Calle 78, número 578, entre 13-1 y 128 (Mérida 2000), 97217 Mérida, Yucatán, México.*
[3]*Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
✉ *falvarez@unam.mx*

Resumen. México es un país con una riqueza natural extraordinaria; sin embargo, a pesar de 2 siglos de trabajo en sistemática, se conoce solamente una fracción del total de las especies que existen en el país. Un problema de suma importancia es que esta gran diversidad biológica se está perdiendo con un aumento en la tasa de extinción de especies que es órdenes de magnitud mayor que la tasa natural. El presente suplemento se editó considerando que el seguimiento continuo del estudio de la biodiversidad de México puede ser un elemento útil para evaluar el balance entre lo que se conoce y lo que se desconoce en términos de riqueza de especies, y que éste análisis permanente puede orientar los esfuerzos futuros. Lejos de incluir todos los taxa posibles, presenta un análisis de 56 grupos biológicos en los que da cuenta de 94 412 especies en México, que representan el 8.59% del total mundial de los grupos examinados, con un endemismo promedio de 39.7%. Se deriva también, de los datos aquí publicados, que en promedio la biota de México puede ser 3.3 veces más grande que lo que ahora se conoce.

Palabras clave: país megadiverso, neotrópico, neártico, número de especies, endemismo.

Abstract. Mexico is a country with an extraordinary natural wealth; however, after 2 centuries of taxonomic work only a fraction of the total number of species that occur in the country is known. A major problem is that we are loosing this enormous biological wealth with increasing extinction rates that are now orders of magnitude larger than the natural rates. This supplement was edited considering that the continuous monitoring of Mexican biodiversity can be a useful tool to evaluate the balance between what we know and what we ignore about the number of species, and that the ongoing analysis could help directing future studies. Far from including all possible taxa, an analysis is presented of 56 biological groups that account for 94 412 species in Mexico which represent 8.59% of the world's total for those groups, with an average endemism of 39.7%. It is estimated from the data here published that Mexico's biota could be, on average, 3.3 times larger than what is now known.

Key words: megadiverse country, Neotropics, Neartic, number of especies, endemism.

Introducción

La conciencia de que la diversidad biológica existe y de que es algo que se debe registrar, caracterizar, comprender y preservar, se desarrolla recientemente. Hace tan sólo 32 años, en 1982, existía en México el Programa Nacional de Desmonte (Pronade), auspiciado por la Secretaría de Agricultura y Ganadería, cuyo objetivo fue el desmonte de tierras ociosas, en su mayoría selva alta perennifolia y selva mediana perennifolia y caducifolia, para su aprovechamiento en la agricultura y ganadería (Bravo-Peña et al., 2010). Este programa había comenzado en 1972 y a su término, 10 años después, era responsable del desmonte de más de 400 000 ha en Jalisco, Veracruz, Campeche, Yucatán, Quintana Roo, Sinaloa, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Tamaulipas y Chiapas (Secretaría de la Presidencia, 1976). Sin embargo y afortunadamente para este país, las proyecciones de la época que llamaban al desmonte total de unos 24 millones de ha, lo que corresponde al 12% del territorio nacional, nunca se alcanzaron. Los resultados de la conversión de las "tierras ociosas" fueron que los habitantes de las regiones en donde ocurrió el desmonte perdieron el sustento que les daban los bosques y las selvas, y años después terminaron más pobres y con menores posibilidades de obtener productos y beneficios de su entorno natural.

Otro ejemplo de cómo ha cambiado la escala de valores sobre el entorno natural, es que en la década de 1950

Recibido: 05 noviembre 2013; aceptado: 12 noviembre 2013

se estableció una campaña desde el gobierno mexicano dirigida a erradicar a los depredadores del ganado en el norte de México, específicamente a los lobos, osos, pumas y coyotes, siguiendo políticas implementadas en los Estados Unidos desde finales del siglo XIX. Después de más de una década, el programa logró parcialmente su objetivo, pues en 1964 se cazó al último oso pardo (*Ursus arctos nelsoni*) de que se tenga registro en territorio nacional y hacia la década de 1980 al lobo mexicano (*Canis lupus bailey*) se le declaró extinto en estado silvestre (Ceballos y Oliva, 2005).

En 1985, el término "biodiversidad" fue utilizado por primera vez por Walter Rosen del Nacional Research Council de los Estados Unidos como una contracción de diversidad biológica (Krishnamurthy, 2003). El término tuvo un éxito inmediato en cuanto a su uso generalizado, puesto que identificaba de manera precisa un concepto que empezaba a cobrar importancia y vigencia globalmente. Ahora que el término se ha situado de una manera preponderante en nuestro vocabulario y en nuestra percepción, sabemos que la biodiversidad puede tener varias dimensiones.

La "biodiversidad" se refiere a todas las formas en que la vida se manifiesta en la Tierra. En su sentido más amplio, la biodiversidad no se limita al número de especies que han existido en la historia de la vida, sino que también incluye desde la variación genética en individuos y poblaciones, hasta la diversidad de ecosistemas y biomas (Wilson, 1988). Por ejemplo, las diferentes variedades de una misma especie, como el maíz (*Zea mays*), que han sido desarrolladas por la cuidadosa selección de campesinos por miles de años, así como la variedad de bosques de coníferas o selvas húmedas del mundo, todo ello está contenido en el concepto de biodiversidad.

A pesar de los más de 300 años de trabajo sistemático desarrollado por miles de científicos para conocer la variedad de la vida en el planeta, seguimos lejos de alcanzar una idea precisa de su dimensión. En la actualidad, se han descrito alrededor de 1 millón 740 mil especies en el mundo (WCU, 2010); sin embargo, las estimaciones de la riqueza total de especies, descubiertas y por descubrir, van desde los 7 hasta los 100 millones, lo que muestra nuestro profundo desconocimiento sobre la riqueza natural (Chapman, 2009). Una serie de estudios que dan idea de la dimensión del problema son los datos de Reaka-Kudla (1997, 2001) que calculó el número de especies que existen en los arrecifes de coral del mundo. Basándose en proyecciones que toman en cuenta lo que ahora se conoce y el error en el cálculo del área que cubren los arrecifes, probablemente subestimado, se tiene que se conocerían unas 90 000 especies, que representarían entre el 2 y el 10% de la diversidad real. Estos datos sugieren entonces que podría haber entre 1 y 5 millones de especies conocidas y desconocidas en los arrecifes del mundo. En el escenario más conservador, si ya se ha perdido irreversiblemente el 5% de los arrecifes del mundo, usando la relación del número de especies/área, se habrían perdido ya entre 10 000 y 13 000 especies (Reaka-Kudla, 2001). Otra muestra de ello, es la expedición oceánica del Sorcerer II, que en 2006 realizó muestreos en la superficie de los océanos en Canadá, Sudamérica, Australia, África y el Atlántico, obteniendo más de 200 litros de agua para inventariar microorganismos. Como resultado de los análisis, sólo en una muestra del mar de los Sargazos, en el Atlántico norte, los investigadores encontraron unos 1.2 millones de genes, que infieren la presencia de unas 1 800 especies de bacterias (Gross, 2007).

Para México, la situación del conocimiento de su biodiversidad no es muy diferente. Siendo uno de los 17 países megadiversos, es decir, que en conjunto reúne entre el 65 y 70% de la riqueza mundial de especies (Mittermeier et al., 1997); inicialmente, se estimó que México poseía entre el 10 y el 12% de la diversidad del mundo (Sarukhán et al., 2009). Estos cálculos se irán ajustando conforme avanza el conocimiento de la biota del país. En los 56 artículos que se presentan en este suplemento, que aunque por supuesto no agotan todos los grupos biológicos existentes, se da cuenta de 94 412 especies registradas en México (Cuadro 1) y se estima que esta cifra representa el 8.59% del total mundial para los grupos examinados. En un estudio previo, Llorente-Bousquets y Oceguera (2008) estimaron que habría unas 109 000 especies de todos los grupos taxonómicos en el país, lo que ahora contrasta con los resultados obtenidos en este suplemento.

Con respecto a otros niveles de organización biológica, México también es un país particularmente rico en términos de sus ecosistemas terrestres, costeros y marinos. Para los ecosistemas terrestres existen diversos sistemas de clasificación que varían según la especificidad con que describen los componentes bióticos y la estructura fisonómica de las comunidades vegetales (Miranda y Hernández, 1963; Rzedowski, 1978; Inegi, 2005). Challenger y Soberón (2008) los engloban en 7clases: bosques tropicales perennifolios, bosques tropicales caducifolios, bosques mesófilos de montaña, bosques templados de coníferas y latifoliadas, matorrales xerófilos, pastizales y humedales. Bajo esta clasificación, los matorrales xerófilos son las comunidades vegetales de mayor extensión del territorio y los bosques mesófilos y los humedales los de distribución más restringida y con mayor vulnerabilidad (Cuadro 2).

Con respecto a la biodiversidad oceánica, en la zona económica exclusiva de México existen 6 provincias marinas, que incluyen 24 ecorregiones en su clasificación más desagregada: Baja California Pacífico, Golfo de

Cuadro 1. Número de especies descritas de diferentes grupos taxonómicos para México y el mundo (referencias de este suplemento), porcentaje de especies que se distribuyen en México del total mundial, endemismo presentado como porcentaje y estimación del número de especies que faltarían por describir de México y el porcentaje que representa del total ahora conocido

	México	*Mundo*	*Porcentaje en México del total mundial*	*Endemismo*	*Núm. de especies por describir en México*
Protistas amébidos	315	64 878	10[1]		5 700
Protistas flagelados heterótrofos	146				
Protistas ciliados	959	8 000	11.9		
Algas planctónicas marinas	1 488	3 365-4 024	33-42		
Fitoplancton continental	1 025	15 000[1]	6.8	bajo	
Algas (Rhodomelaceae)	180	3 420	19	5.5	
Algas (Gracilariaceae)	38	608	16		
Hongos	6 500		6[1]		193 500
Líquenes	2 833		20[1]	3.9	2 300
Musgos (Bryophyta)	984	503	7.6	8	
Antocerotes y hepáticas	601	12, 4.5[2]		17	
Helechos (Pteridophyta)	1 014	10 000[1]	10[1]	18	86
Cícadas (Zamiaceae)	54	331	16	88.9	0
Coníferas (Pinophyta)	94	546-615	16	45.7	
Plantas con flores (Magnoliophyta)	21 841	250 000[1]	8.7	50	7 000
Esponjas (Porifera, Demospongiae)	517			33.6	
Medusas (Medusozoa)	289	3 702	7.3		15[1]
Gusanos parásitos (Platyhelminthes)	1 015		7.4		3 000
Gusanos parásitos (Nematoda)	402	8 359	4.8		5 137
Gusanos parásitos (Acanthocephala)	60		5		
Sanguijuelas (Annelida)	31	680	4.5	64.5	
Poliquetos (Annelida)	1 500	20 000[1]	7.5[1]		3 000-3 400
Lombrices de tierra (Annelida)	102	5 900	1.7		40
Crustáceos (Decapoda)	1 775	14 756	11.9	20-90[3]	
Colémbolos (Collembolla)	700[1]	8 200	8.5		2 900
Proturos (Protura)	17	804	2		83
Dipluros (Diplura)	57	1 000[1]	5.7		13
Libélulas (Odonata)	355	5 827	6.1	13.8	
Psocópteros (Psocoptera)	766	5 720	13.3	71.9	
Megalópteros (Megaloptera)	13	328	3.9	15.3	
Rafidiópteros (Raphidioptera)	14	240	5.8	64.2	
Neurópteros (Neuroptera)	349	5 750	6	17.5	2
Escarabajos (Chrysomelidae)	2 174	33 000[1]	6.6		1358
Escarabajos cantaroides	631	11 961	5	3.22	993-1 105[6]
Escarabajos (Cerambycidae)	1 621	35 000[1]	4.6	49	
Escarabajos (Melolonthidae)	1 179	19 650[1]	6	47.6	250
Escarabajos (Elateridae)	463	12 500[1]	3.7	44	460
Escarabajos (Curculionidae)	3 594	62 000	5.7	40	8 800
Escarabajos (Tenebrionidae)	1 248	20 000	6.24	56.6	

Cuadro 1. Continúa

	México	*Mundo*	*Porcentaje en México del total mundial*	*Endemismo*	*Núm. de especies por describir en México*
Escarabajos (Staphylinidae)	1 656			48	
Moscas escorpión (Mecoptera)	47	600	7.8	91	23
Pulgas (Siphonaptera)	172	2 575	6.6		170
Mariposas (Lepidoptera)	14 507	155 000[1]	10	5.2-40[4]	9 235
Avispas (Braconidae)	704	19 434[1]	3.6	40	
Avispas (Aphelinidae)	184	1 350	13.6		
Avispas (Ichneumonidae)	1 291	24 360[1]	5.3	45	1 924-3 253[7]
Hormigas (Formicidae)	973	12 160[1]	8		980[8]
Ácaros (Acari)	2 625	54 617	4.8		
Arañas (Arachnida)	3 127	50 607	6.2		9 000
Moluscos marinos	4 643	153 000	3.03	15.5	1 500
Moluscos terrestres	1 184		3.4		
Equinodermos	643	6 500[1]	10[1]		
Peces	2 763	27 977	9.8	57[5]	
Anfibios	376	6 600	5.7	50	
Reptiles	864	9 930[1]	8.7	57.1-87.7[9]	13[1]
Aves	1 150	10 488	11	18-20[10]	17[11]
Mamíferos	564	4 338	13	28	36[11]
Total*/ Promedio**	94 412*		8.59**	39.74**	

[1] Denota un valor aproximado.
[2] Valores para Anthocerotophyta y Marchantiophyta.
[3] Se estima 20% de endemismo para especies marinas y 90% para especies dulceacuícolas.
[4] El porcentaje de endemismo es variable dependiendo del grupo específico de mariposas del que se trate.
[5] Nivel de endemismo de los peces de agua dulce únicamente.
[6] Estimaciones basadas en los modelos exponencial y de Clench.
[7] Estimaciones basadas, en parte, en material no descrito ya depositado en colecciones científicas.
[8] Estimación basada en curvas de rarefacción utilizando el índice de Jacknife.
[9] Estimaciones que varían según el grupo de reptiles del que se trate, se observan valores más altos en largatijas y los más bajos en tortugas.
[10] Estimaciones que varían dependiendo de la definición de endemismo utilizada.
[11] Sarukhán et al. (200).

California, Región Panámica del Océano Pacífico, Suroeste del Golfo de México, Banco de Campeche y Caribe Mexicano. A pesar de ser el duodécimo país a nivel mundial con mayor superficie marina y una enorme riqueza ecosistémica y específica, el conocimiento que se tiene sobre su biodiversidad es, en general, bastante pobre; con excepción de las especies de interés comercial (Hendrickx, 1995). La biodiversidad costera es mejor conocida que la oceánica o de plataforma continental. Se han hecho grandes recopilaciones para un gran número de grupos biológicos tanto para la costa del golfo de México y Caribe, como para la del Pacífico (Salazar-Vallejo y González, 1993; Hendrickx et al., 2005; Laguarda-Figueras et al., 2009; Felder y Camp, 2009), pero aún así, cada nuevo estudio revela la presencia de nuevas especies o de especies que nunca habían sido registradas antes en aguas mexicanas (Hendrickx et al., 2007; Bastida-Zavala et al., 2013; Merino-Virgilio et al., 2013; Vassallo et al., en prensa).

Tendencia actual de la pérdida de la biodiversidad

La época actual está marcada por una profunda crisis ambiental que se caracteriza, entre otros aspectos, por una erosión y pérdida de la biodiversidad mundial a una tasa sin precedentes. La magnitud del problema es tal, que se ha considerado que estamos transitando por la sexta extinción

Cuadro 2. Extensión original de los diferentes ecosistemas en México, superficie actual en condición primaria (inalterada), secundaria (alterada) y porcentaje de superficie perdida (Challenger y Soberón, 2008)

			Superficie actual		
Vegetación	*Cobertura original (millones de ha)*	*%*	*Condición Primaria*	*Condición Secundaria*	*% pérdida*
Bosques tropicales perennifolios	17.82	9.4	3.16	6.31	46.9
Bosques tropicales caducifolios	33.51	17.6	7.93	14.19	34.0
Bosques mesófilos de montaña	3.09	1.6	0.87	0.95	41.1
Bosques templados de coníferas y latifoliadas	43.96	23.2	21.19	11.13	26.5
Matorrales xerófilos	70.49	37.1	53.1	5.36	17.1
Pastizales	18.68	9.8	8.42	4.12	32.9
Humedales	2.34	1.2	1.22	0.07	44.9

masiva; es decir, un proceso en el que la tasa de extinción de especies es varios órdenes de magnitud más acelerada que en un periodo "normal". La última extinción masiva ocurrió hace 65 millones de años, cuando desaparecieron los dinosaurios (Wake y Vradenburg, 2008).

De acuerdo con Ceballos et al. (2010), la tasa de extinción "natural" es de 1 especie que se extingue entre 10 000 especies cada 100 años, mientras que la tasa de extinción actual estimada a partir de las especies extintas desde que se tiene registro histórico extraído de las listas de la IUCN es unas 6 500 veces más acelerada. En la región neotropical, la tasa de extinción de vertebrados es unas 280 veces más acelerada que la tasa natural (Ceballos y Ortega-Baes, 2011). Para ponerlo en perspectiva, hace aproximadamente 12 mil años se extinguieron más del 85% de los mamíferos del mundo mayores a 45 kg, la llamada "megafauna" (Gill et al., 2009), posiblemente por un efecto combinado de un calentamiento global que marcó el final de la última era del hielo y la expansión del hombre por el mundo. La ola de extinción actual es varios órdenes de magnitud más alta que la que acabó con la megafauna y además involucra a todos los grupos taxonómicos del planeta.

Las tasas de extinción más altas, sin embargo, se registran en la biota dulceacuícola, debido a que el agua dulce es un recurso limitado con una demanda creciente. El 2.5% de toda el agua del planeta es agua dulce, de este total el 68.7% se encuentra capturado como hielo y el 29.9% se encuentra en el subsuelo; de manera que solamente el 0.26% se encuentra en lagos, ríos y otros cuerpos de agua en donde se encuentra la mayor parte de la biota dulceacuícola (Carpenter et al., 2011). Se estima que entre un tercio y la mitad de las especies dulceacuícolas de peces y anfibios han desaparecido o están casi extintas en muchas regiones del mundo (Jelks et al., 2008; Sodhi et al., 2008). Para los cangrejos de agua dulce, que con 1 280 especies representan una quinta parte de todos los cangrejos, se estima que una sexta parte (283 especies) tiene un riesgo de extinción muy alto (Cumberlidge et al., 2009).

Se sabe que en México se han extinguido por lo menos 135 especies, incluyendo 26 plantas, 15 mamíferos, 19 aves, 43 peces, 29 anfibios y 3 crustáceos; más de la mitad de éstas eran endémicas, lo que significa que su pérdida es definitiva (Baena y Halffter, 2008; IUCN, 2013). Varias de estas especies presentaban distribuciones geográficas naturales muy pequeñas o restringidas a cuevas o islas; una condición que las hizo particularmente vulnerables. Sin embargo, el número real de especies endémicas de México que se han extinguido podría ser mucho mayor, simplemente porque un gran número de localidades o ecosistemas en donde se presentaban ciertas especies han sido totalmente transformadas o han desaparecido.

Amenazas a la biodiversidad

Los factores que se han identificado como amenazas para la biodiversidad y causales directos de la extinción de especies varían según el grupo taxonómico, pero entre ellos se cuentan: la destrucción de sus hábitats, la contaminación, la sobreexplotación, la introducción de especies exóticas y más recientemente, el cambio climático. En especies terrestres (i.e., plantas, anfibios, reptiles, aves y mamíferos), una causa generalizada es la pérdida de sus hábitats por cambios en la cobertura del terreno. Las especies que son de distribución restringida y especialistas a ciertos tipos de ambientes, como algunas especies de plantas que están asociadas a manantiales, o anfibios estrictos a algún bosque mesófilo, por ejemplo, son los que se ven más severamente afectados, porque cambios relativamente pequeños en esos sitios pueden tener impactos muy importantes en las poblaciones de esas especies. El cambio en la cobertura del terreno provoca cambios en la temperatura del suelo, disponibilidad de alimento, refugios, sitios para la reproducción, entre

otros, además de causar la fragmentación y reducción del área habitable, lo que ha llevado a la extinción local de algunas poblaciones, como los grandes carnívoros (e.g., lobo, jaguar, puma) en la región central del país o incluso de algunas especies, como se piensa que es el caso para el carpintero imperial (*Campephilus imperialis*) en los bosques de la sierra Madre Occidental (Baena y Halffter, 2008).

En México, la pérdida de áreas naturales es un problema central en la conservación de la biodiversidad. De acuerdo con los números de Challenger y Soberón (2008), alrededor del 50% del territorio ya ha perdido su cobertura vegetal original; de estas zonas perturbadas, el 22% presenta cobertura de vegetación secundaria. Es decir, cerca del 27% del territorio ya ha sido profundamente transformado a zonas agrícolas, de pastizales para el ganado o zonas urbanas. Los tipos de vegetación más afectados por la deforestación son los bosques tropicales perennifolios, los humedales y los bosques mesófilos de montaña, con más del 40% de su superficie ya totalmente transformada; mientras que los matorrales xerófilos son los menos impactados (Cuadro 2).

La tasa de deforestación, es decir, la velocidad a la que se desmontan las áreas naturales, ha sido muy problemático poder estimarla, principalmente porque la cartografía desarrollada históricamente para hacer los cálculos de cobertura de terreno ha seguido metodologías diferentes que impiden una comparación directa (Semarnat, 2006). A pesar de ello, diversos esfuerzos para estimar la tasa de deforestación en el país arrojan cifras que van de 75 mil a cerca de 2 millones de ha/año, en distintos periodos. Uno de los estudios más recientes en el que se trató de hacer una homogeneización de las fuentes muestra que la tasa de deforestación de 1976 a 1993 fue de 175 mil ha/año y de 1993 a 2000 fue de 319 mil ha/año (Velázquez et al., 2002). De acuerdo con la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), la tasa de deforestación para México de 1990 a 2000 fue de 348 mil ha/año y de 2000 a 2005 fue de 260 mil ha/año (FAO, 2006), aunque estas estimaciones deben tomarse e interpretarse con cautela (Hoare, 2005).

La extracción por coleccionistas de ciertos grupos de plantas, como cactáceas, orquídeas y cícadas, ha diezmado poblaciones de varias especies; mientras que la explotación excesiva de especies de importancia comercial, como algunos peces de agua dulce, los ha llevado a números poblacionales tan bajos que están en alguna categoría de riesgo, como es el caso del pescado blanco de Chapala (*Chirostoma promelas*) (Rojas y Sasso, 2005).

El tráfico ilegal de vida silvestre es otro factor que ha afectado negativamente a las poblaciones de especies nativas. Algunas fuentes mencionan que el tráfico de vida silvestre se ubica entre las 3 primeras causas de extinción de especies a nivel mundial, junto con la pérdida de hábitat y los efectos causados por especies invasoras (IFAW, 2008; Conabio, 2010). En el mundo, existen 4 956 especies de animales reguladas contra la explotación excesiva debido al comercio internacional –incluye 602 (12%) reptiles, 1 420 (29%) aves y 572 (12%) mamíferos–, de las cuales 602 (12%) se encuentran en territorio nacional (CITES, 2013; Conabio, 2013). Por supuesto que otros grupos muy numerosos, principalmente de plantas e invertebrados, no han sido evaluados.

La contaminación y la reducción de los cuerpos de agua dulce en México han impactado negativamente a un número desconocido de especies. Un caso particularmente grave es el del lago de Xochimilco, que por encontrarse en el valle de México ha sufrido una enorme presión desde hace varios siglos y actualmente se mantiene como un conjunto de canales y lagos que representan apenas un 5% del sistema lacustre original y ha perdido una alta proporción de sus especies nativas (Zambrano et al., 2007; Contreras et al., 2009). Muchos cuerpos de agua dulceacuícolas del país de menor importancia histórica y paisajística que Xochimilco, se han perdido sin que siquiera se hayan estudiado.

En especies marinas, la sobreexplotación comercial, la contaminación de los mares y la profunda degradación de decenas de lagunas costeras –que son sitios de reproducción de un gran número de especies marinas– son las causas principales de la pérdida de diversidad biológica (Naranjo y Dirzo, 2009). Ahora se tienen enfermedades nuevas del coral que son producto de bacterias del tracto digestivo humano (Futch et al., 2010), pasando de 2 enfermedades comunes antes conocidas a 9.

Por otro lado, la introducción de especies exóticas ha sido particularmente nociva para la biodiversidad de sistemas cerrados, como islas o lagos (Aguirre-Muñoz et al., 2009). Por ejemplo, los gatos ferales en la isla Guadalupe han llevado a 2 especies endémicas de aves a la extinción y han mermado las poblaciones de otras más (Luna-Mendoza et al., 2009). La introducción de especies en sistemas dulceacuícolas como la langosta australiana, el acocil rojo, el pez diablo y en sistemas costeros como el pez león (Bortolini et al., 2007; Aguilar-Perera y Tuz-Sulub, 2010; Wakida-Kusunoki y Amador-del Angel, 2011; Torres y Álvarez, 2012) va a tener efectos desastrosos sobre la diversidad natural de muchas regiones de México, que ya empiezan a percibirse.

Últimamente, el cambio climático se ha identificado como uno de los factores causales de la extinción de poblaciones y especies, con posibles impactos profundos en las próximas décadas (Parry et al., 2007). Recientemente, se ha documentado la extinción de poblaciones de

varias especies de lagartijas del género *Sceloporus* en las últimas 3 décadas en diferentes partes del país como consecuencia directa del calentamiento global (Sinervo et al., 2010). Las proyecciones hacia el futuro en ese estudio y otros, sugieren que una proporción importante de la biodiversidad mexicana podría verse seriamente afectada por los cambios en el clima (Peterson et al., 2002), como los bosques mesófilos de montaña (Ponce et al., 2012) y los arrecifes de coral (Hoegh-Guldberg et al., 2007).

Tareas pendientes

De acuerdo con los datos más recientes sobre el inventario nacional de especies, en el país se han descrito alrededor de 100 000 especies de todos los grupos taxonómicos en más de 200 años de colecta sistemática y se estima que ésto corresponde a entre el 30 y 50% de las especies que pueden existir en el país (Cuadro 1; artículos en este suplemento); sin embargo, estas estimaciones son conservadoras pues existen grupos taxonómicos prácticamente desconocidos en México, como virus y otros microorganismos, e incluso algunas familias de insectos y otros invertebrados o familias de plantas que han sido raramente colectadas (Llorente-Bousquets y Oceguera, 2008). Dentro del grupo de invertebrados, por ejemplo, existen por los menos 10 phyla de los que se sabe muy poco o nada acerca de su presencia en México: Nemertea, Gastrotricha, Kinorhyncha, Nematomorpha, Entoprocta, Gnathostomulida, Priapula, Loricifera, Cycliophora y Echiura. Aunque dentro de grupos relativamente bien conocidos como moluscos y crustáceos, también hay órdenes y familias enteras que no se han estudiado en México.

¿Cuantas especies faltan por catalogarse en México? Ésta sigue siendo una pregunta para la que no tenemos una respuesta precisa. En todo caso, hasta ahora había existido un consenso entre los taxónomos especialistas de muchos grupos biológicos sobre el hecho de que apenas se han descrito alrededor de la mitad de las especies de nuestro país. Los datos que se desprenden de los artículos de este suplemento sugieren que faltarían por reconocerse hasta 3.3 veces más especies de las que ahora conocemos. Destacan en estas estimaciones los números de especies de protistas amébidos, hongos, nemátodos parásitos y colémbolos, en los que faltaría reconocer desde 4.1 hasta 29 veces más especies que las actuales (Cuadro 1). Si no se consideran estos grupos en el cálculo, para el resto de los grupos examinados en este suplemento, efectivamente faltarían por describir 1.09 veces más especies de las conocidas, es decir, otro tanto. Con estos datos, uno de los grandes retos de investigación en México es completar su inventario nacional de especies, que se calcula empíricamente que estaría entre las 200 000 y 330 000 especies (Cuadro 1).

Wheeler et al. (2004) correctamente interpretaron que la nuestra es la primera generación que entiende realmente la amenaza a la biodiversidad y quizá la última que tenga oportunidad de hacer algo para frenar el deterioro ambiental y preservarla. El "impedimento taxonómico", término acuñado para describir el problema que reside en: tener probablemente 1.8 millones de especies por describir, un grupo de taxónomos cada vez más pequeño a nivel global y una crisis ambiental que amenaza con la desaparición de miles de especies antes de que puedan ser estudiadas, descritas y catalogadas, debe de ser confrontado con nuevas ideas y nuevos esfuerzos (Wheeler, 2007).

Agradecimientos

F. Álvarez agradece a todos los autores de los artículos incluidos en este suplemento su participación para este proyecto editorial de la Revista Mexicana de Biodiversidad y a Ma. Antonieta Arizmendi, cuya ayuda editorial fue determinante para concluirlo.

Literatura citada

Aguilar-Perera, A. y A. Tuz-Sulub. 2010. Non-native, invasive Red lionfish (*Pterois volitans* [Linnaeus, 1758]: Scorpaenidae), is first recorded in the southern Gulf of Mexico, off the northern Yucatan Peninsula, Mexico. Aquatic Invasions 5(S1):S9-S12.

Aguirre-Muñoz, A., R. Mendoza-Alfaro, H. Arredondo, L. Arriaga, E. Campos, S. Contreras, M. E. Gutiérrez, F. J. Espinosa, I. Fernández, L. Galaviz, F. García-de León, D. Lazcano, M. Martínez, M. E. Meave-del Castillo, R. A. Medellín, E. Naranjo, M. T. Olivera, M. Pérez, G. Rodríguez-Almaraz, G. Salgado, A. Samaniego, E. Suárez-Morales, H. Vibrans y J. A. Zertuche. 2009. Especies exóticas invasoras: impactos sobre las poblaciones de flora y fauna, losprocesos ecológicos y la economía. *In* Capital natural de México. Vol. II: estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México D. F. p. 277-318.

Bastida-Zavala, J. R., M. S. García-Madrigal, E. F. Rosas-Alquicira, R. A. López-Pérez, F. Benítez-Villalobos, J. F. Meraz-Hernando, A. M. Torres-Huerta, A. Montoya-Márquez y N. A. Barrientos-Luján. 2013. Marine and coastal biodiversity of Oaxaca, Mexico. Check List 9:329-390.

Bortolini, J. L., F. Álvarez y G. A. Rodríguez-Almaraz. 2007. On the presence of the Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in Mexico. Biological Invasions 9:615-620.

Bravo-Peña, L. C., O. S. D. Matsumoto, A. E. Castellanos-Villegas e I. Espejel-Carbajal. 2010. Políticas rurales y pérdida de corbertura vegetal. Elementos para reformular instrumentos de fomento agropecuario relacionados con la apertura de prederas ganaderas en el noroeste de México. Región y Sociedad 22:3-35.

Carpenter, S. R., E. H. Stanley y M. J. Vander-Zanden. 2011. State of the world's freshwater ecosystems: physical, chemical, and biological changes. Annual Review of Environment and Resources 36:75-99.

Ceballos, G. y G. Oliva. 2005. Los mamíferos silvestres de México. Conabio-Fondo

de Cultura Económica, México, D. F. 988 p.

Ceballos, G., A. García y P. H. Ehrlich. 2010. The sixth extinction crisis: loss of animal populations and species. Journal of Cosmology 8:1821-1831.

Ceballos, G. y P. Ortega-Baes. 2011. La sexta extinción: la pérdida de especies y poblaciones en el Neotrópico. *In* Conservación biológica: perspectivas de Latinoamérica, J. Simonetti y R. Dirzo (eds.). Editorial Universitaria. Chile. p. 95-108.

Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistenas terrestres. *In* Capital natural de México. Vol. I: Conocimiento actual de la bioiversidad. Conabio, México. p. 87-108.

Chapman, A. D. 2009. Numbers of living species in Australia and the World. 2nd edition. Australian Government, Department of the Environment, Water, Heritage and the Arts. Canberra. 80 p.

CITES. 2013. Especies de la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. Disponible en: http://www.cites.org/esp/disc/species.php; última consulta: 01.III.2913.

Conabio. 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México: prevención, control y erradicación. Comité Asesor Nacional sobre Especies Invasoras. Conabio, Conanp, Semarnat. México, D. F. 110 p.

Conabio. 2013. Especies CITES. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/institucion/cooperacion_internacional/doctos/especies_cites.html; última consulta: 01.III.2013.

Contreras, V., E. Martínez-Meyer, E. Valiente y L. Zambrano. 2009. Recent decline and potential distribution in the last remnant area of the microendemic Mexican axolotl (*Ambystoma mexicanum*). Biological Conservation 142:2881-2885.

Cumberlidge, N., P. K. L. Ng, D. C. J. Yeo, C. Magalhaes, M. R. Campos, F. Álvarez, T. Naruse, S. R. Daniels, L. J. Esser, F. Y. K. Attipoe, F. L. C. Ba, W. Darwall, A. McIvor, J. E. M. Baillie, B. Collen y M. Ram. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: importance, threats, status, and conservation challenges. Biological Conservation 142:1665-1673.

FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura). 2006. Evaluación de los recursos forestales mundiales 2005. Hacia la ordenación forestal sostenible. Estudio FAO: Montes 147. 320 p.

Felder, D. L. y D. K. Camp (eds.). 2009. Gulf of Mexico: origin, waters, and biota. Texas A&M University Press, College Station. 1393 p.

Futch, J. C., D. W. Griffin y E. K. Lipp. 2010. Human enteric viruses in groundwater indicate offshore transport of human sewage to coral reefs of the Upper Florida Keys. Environmental Microbiology 12:964-974.

Gill, J. L., J. W. Williams, S. T. Jackson, K. B. Lininger y G. S. Robinson. 2009. Pleistocene megafaunalcollapse, novel plant communities, and enhanced fire regimes in North America. Science 326:1100-1103.

Gross, L. 2007. Untapped bounty: Sampling the seas to survey microbial biodiversity. PLoSBiol 5:e85. doi:10.1371/journal.pbio.0050085.

Hendrickx, M. E. 1995. Camarones. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. 1. Plantas e invertebrados, W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. H. Niem (eds.). FAO, Roma. p. 417-537.

Hendrickx, M. E., R. C. Brusca y L. T. Findley. 2005. Listado y distribución de la macrofauna del Golfo de California, México. Parte 1. Invertebrados. Arizona-Sonora Desert Museum, Tucson. 429 p.

Hendrickx, M. E., R. C. Brusca, M. Cordero y G. Ramírez. 2007. Marine and brackish-water molluscan biodiversity in the Gulf of California, Mexico. Scientia Marina 71:637-647.

Hoare, A. 2005. Irrational numbers: why the FAO´s forest assessments are misleading. Reporte de The Rainforest Foundation UK, Norway and US. 23 p.

Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi y M. E. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. Science 318:1737-1742.

IFAW. 2008. Primera reunión latinoamericana sobre tráfico de vida silvestre. Fondo Internacional para la Protección de los Animales y su Hábitat (IFAW por sus siglas en inglés). Disponible en: http://www.ifaw.org/ifaw_latin_america/media_center/press_releases/10_29_2008_49799.php; última consulta: 03.V.2013.

Inegi (Instituto Nacional de Geografía, Geografía e Informática). 2005. Guía para la interpretación de la cartografía: uso de suelo y vegetación. Aguascalientes, México.

IUCN. 2013. The IUCN Red list of threatened species. http://www.iucnredlist.org/; última consulta: 10.VII.2013.

Jelks, H. I., S. J. Walsh, N. M. Burkhead, S. Contreras-Balderas, S. Díaz-Pardo, E. D. A. Hendrickson, J. Lyons, N. E. Mandrak, F. McCormick, J. S. Nelson, S. P. Platania, B. A. Porter, C. B. Renaud, J. J. Schmitter-Soto, E. B. Taylor y M. L. Warren. 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. Fisheries 33:372-407.

Krishnamurthy, K. V. 2003. Textbook of biodiversity. Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire. 242 p.

Laguarda-Figueras, A., L. A. Hernández-Herrejón, F. A. Solís-Marín y A. Durán-González. 2009. Ofiuroideos del Caribe mexicano y Golfo de México. ICMyL-UNAM, Conabio, México, D. F. 249 p.

Llorente-Bousquets, J. y S. Oceguera. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In* Capital natural de México. Vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México, D. F. 290 p.

Luna-Mendoza, L., A. Aguirre-Muñoz, A. Samaniego-Herrera y M. Rodríguez-Malagón. 2009. Recuadro: La fauna exótica

en las islas del noroeste. *In* Capital natural de México. Vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, D. F. p. 277-318.

Merino-Virgilio, F. C., Y. B. Okolodkov, A. C. Aguilar-Trujillo y J. A. Herrea-Silveira. 2013. Phytoplankton of the northern coastal and shelf waters of the Yucatan Peninsula, southeastern Gulf of Mexico. CheckList 9:771-779.

Miranda, F. y F. Hernández. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28:29-179.

Mittermeier, R. A., C. Goettsch-Mittermeier y P. Robles-Gil. 1997. Megadiversidad: los países biológicamente más ricos del mundo. Cemex-Agrupación Sierra Madre, México, D. F.

Naranjo, E. J. y R. Dirzo. 2009. Impacto de los factores antropogénicos de afectación directa a las poblaciones silvestres de flora y fauna. *In* Capital natural de México. Vol. II. Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, D. F. p. 247-276.

Parry, M. L., O. F. Canziani, J. P. Palutikof, P. J. van der Linden y C. E. Hanson (eds.). 2007. Contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge University Press, Cambridge, and New York. 976 p.

Peterson, A. T., M. A. Ortega-Huerta, J. Bartley, V. Sánchez-Cordero, J. Soberón, R. H. Buddemeier y D. R. B. Stockwell. 2002. Future projections for Mexican faunas under global climate change scenarios. Nature 416:626-629.

Ponce, R., V. H. Reynoso, J. E. Watson, J. Van der Wal, R. A. Fuller, R. L. Pressey y H. P. Possingham. 2012. Vulnerability of cloud forest reserves in Mexico to climate change. Nature Climate Change. doi:10.1038/nclimate1453.

Reaka-Kudla, M. L. 1997. The global biodiversity of coral reefs: a comparison with rain forests. *In* Biodiversity II: understanding and protecting our biological resources, M. L. Reaka-Kudla, D. E. Wilson y E. O. Wilson (eds.). Joseph Henry Press. p. 83-108.

Reaka-Kudla, M. L. 2001. Arrecifes de coral: biodiversidad y conservación. *In* Enfoques contemporáneos para el estudio de la biodiversidad, H. M. Hernández, A. N. García-Aldrete, F. Álvarez y M. Ulloa (comps.). Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 221-244.

Rojas, P. M. y L. F. Sasso. 2005. El pescado blanco. Revista Digital Universitaria 6:1.18-17.18.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México. 432 p.

Salazar-Vallejo, S. I. y N. E. González (eds.). 1993. Biodiversidad marina y costera de México. Conabio-CIQROO, Chetumal. 865 p.

Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Masa. 2009. Capital natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Conabio, México, D. F. 100 p.

Secretaría de la Presidencia. 1976. Sexto informe de gobierno. Compendio de informes presidenciales 1970-1976. México: Dirección General de Documentación e Informe Presidencial, México D. F.

Semarnat. 2006. Informe de la situación del medio ambiente en México. Compendio de estadísticas ambientales 2005. Dirección General de Estadística e Información Ambiental, Semarnat, México D. F. 384 p.

Sinervo, B., F. Méndez-de la Cruz, D. B. Miles, B. Heulin, E. Bastiaans, M. Villagrán-Santa Cruz, R. Lara-Reséndiz, N. Martínez-Méndez, M. L. Calderón, R. N. Meza, H. Gadsden, L. J. Ávila, M. Morando, I. J. de la Riva, P. V. Sepúlveda, C. F. Duarte, N. Ibarguengoytia, C. Aguilar, M. Massot, V. Lepetz, T. A. Oksanen, D. G. Chapple, A. M. Bauer, W. R. Branch, J. Clobert y J. Sites. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. Science 328:894-899.

Sodhi, N. S., D. Bickford, A. C.Diesmos, L. Tien-Ming, P. K. Lian, B. W. Brook, C. H. Sekercioglu y C. J. A. Bradshaw. 2008. Measuring the melt down: drivers of global amphibian extinction and decline. PLos ONE 3:e1636.

Torres, E. y F. Álvarez. 2012. Genetic variation in native and introduced populations of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Mexico and Costa Rica. Aquatic Invasions 7:235-241.

Vassallo, A., Y. Dávila, N. Luviano, S. D. Amozurrutia, X. G. Vital, C. A. Conejeros, L. Vázquez y F. Álvarez. En prensa. Inventario total de invertebrados de la zona rocosa intermareal de Montepío, Veracruz. Revista Mexicana de Biodiversidad.

Velázquez, A., J. Mas, J. R. Díaz-Gallegos, R. Mayorga, C. Alcántara, R. Castro, T. Fernández, G. Bocco, E. Ezcurra y J. L. Palacio. 2002. Patrones y tasas de cambio de uso del suelo en México. Gaceta 62, Instituto Nacional de Ecología, Semarnat, México D. F. p. 21-37.

Wake, D. B. y V. T. Vredenburg. 2008. Are we in the midst of sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 105:11.466-11.473.

Wakida-Kusunoki, A. T. y L. E. Amador-del Ángel. 2011. Aspectos biológicos del pleco invasor *Pterygoplichthys pardalis* (Teleostei: Loricariidae) en el río Palizada, Campeche, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:870-878.

Wheeler, Q. D. 2007. Invertebrate systematics or spineless taxonomy? Zootaxa 1668:11-18.

Wheeler, Q. D., P. H. Raven y E. O. Wilson. 2004. Taxonomy: impediment or expedient? Science 303:285.

Wilson, E. O. 1988. Biodiversity. National Academy Press, Washington, D. C. 521 p.

World Conservation Union. 2010. IUCN Red list of threatened species. Summary Statistics for Globally Threatened Species.

Zambrano, L., E. Vega, L. G. Herrera, E. Prado y V. H. Reynoso. 2007. A population matrix model and population viability analysis to predict the fate of endangered species in highly managed water systems. Animal Conservation 10:297-303.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S10-S25, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33691

Biodiversidad de protistas amébidos de vida libre en México

Biodiversity of free living amoebid protists in Mexico

Elvia Manuela Gallegos-Neyra[1]✉, Alfonso Lugo-Vázquez[1], Arturo Calderón-Vega[1], María del Rosario Sánchez-Rodríguez[1] y Rosaura Mayén-Estrada[2]

[1]*Unidad de Investigación Interdisciplinaria para las Ciencias de la Salud y Educación, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios, No. 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.*
[2]*Laboratorio de Protozoología, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 México, D. F., México.*
✉ *elvia.gallegos1@gmail.com*

Resumen. Se realizó una revisión de la información taxonómica y ecológica de los protistas amébidos de México de más de 142 publicaciones del período de 1841-2012. En el recuento se registraron 315 especies diferentes de amibas. Los grupos dominantes fueron Amebozoa, Rhizaria y Excavata, con una importante contribución de las amibas testadas y de los gimnamebidos del tipo acantamebidos. La mayoría de los trabajos se han realizado en los estados del centro de la República Mexicana, especialmente en el Distrito Federal, correspondiendo con la ubicación de los principales grupos de investigación. Nueve estados no tienen ningún estudio de amibas de vida libre incluyendo algunas de las regiones más biodiversas de México como Chiapas, Tabasco y Yucatán. El primer registro de amibas en nuestro país fue en 1841. El mayor número de registros se presenta a partir de los años sesenta del siglo pasado y ha mantenido una tendencia de constante crecimiento, la perspectiva es que existen todavía elevados números de especies amibianas por descubrir, muchas de ellas fundamentales para el funcionamiento de gran número de ecosistemas. Esta es la primera revisión del estatus en que se encuentran las investigaciones en México enfocada exclusivamente al grupo de las amibas de vida libre.

Palabras clave: Protozoa, gimnamebas, amibas de vida libre, anfizóicas, amibas testadas.

Abstract. A taxonomical and ecological review of the available information about amoebae (gymnamoebae and testate) of Mexico was made considering 142 publications in the 1841-2012 period. The total number of amoebae species found was 315. The dominant groups were Amebozoa, Rhizaria and Excavata with a significant contribution of the testate amoebae group besides gymnamoebae and acanthamoebid organisms. Most studies were performed in the states of the central area of Mexico, especially in Mexico City and its environs, corresponding to the location of the main research groups. Nine states have no studies on free-living amobae, including some of the regions with the higher biodiversity in Mexico as Chiapas, Tabasco and Yucatan. The first record of amoebae in our country was in 1841. The largest number of records comes from the decade of 1960 of the last century and the number of records has maintained a trend of steady increase and the perspective is that there are still large numbers of undiscovered species, many of them essential to the functioning of many ecosystems. This is the first review focused exclusively on the status of free-living amoebae species in Mexico.

Key words: Protozoa, gymnamoebae, free-living amoebae, amphizoic, testate amoebae.

Introducción

Durante muchos años la clasificación de los protozoos, organismos unicelulares microscópicos, se basó exclusivamente en caracteres morfológicos. Con este criterio, Butschlii creó el grupo de los sarcomastigóforos, en donde reunió a los organismos cuyo movimiento dependía de la presencia de seudópodos o de flagelos. Dentro de los sarcodinos se incluyeron los organismos con seudópodos tradicionales (lobópodos, filópodos, etc.) y otros con prolongaciones que se consideraron como seudópodos modificados (axópodos). Los estudios taxonómicos modernos han mostrado que se trata de un grupo polifilético, y que la aparición de la forma ameboide es un evento que ha ocurrido en diversas ocasiones a lo largo de la evolución de los protistas (Barker, 1948; Lee, 1985; Patterson, 1999; Patterson y Kumar, 2002).

Por lo anterior, actualmente no resulta fácil definir a las amibas ya que se incluyen organismos de los supergrupos

Recibido: 28 septiembre 2012; aceptado: 30 marzo 2013

Amebozoa, Rhizaria, Opisthokonta, Chromalveolata y Excavata, más algunos otros cuya ubicación todavía es incierta (Adl et al., 2005). En el presente trabajo se consideraron las especies de "amibas" de acuerdo con el criterio antiguo, aunque bajo la perspectiva de la taxonomía más reciente. No se tomaron en cuenta las especies endozoicas, parásitas o comensales, excepto cuando fueron aisladas de muestras ambientales. Las "amibas" exclusivas de ambientes marinos, así como aquellas de registro fósil actualmente extintas tampoco se consideraron.

El supergrupo Amebozoa presenta generalmente seudópodos no eruptivos llamados lobópodos, que pueden ser ramificados. Aquí se agrupan las gimnamebas o amibas desnudas y un número importante de las amibas testadas (amibas con caparazón), cuyo citoplasma se encuentra encerrado dentro de una testa (proteinácea, aglutinada, silícea o calcárea), de la cual emergen los seudópodos (Page, 1974, 1976a; Ogden y Hedley, 1980; Lee et al., 1985; Visvesvara y Stehr-Green, 1990; Charman, 1999; Smirnov y Goodkov, 1999). Las amibas del supergrupo Rhizaria se caracterizan por tener seudópodos muy finos que pueden ser simples, ramificados, anastomosantes o con un soporte de microtúbulos (axópodos). En este grupo también se encuentran algunas amibas tecadas que forman su cubierta con placas silíceas. Los foraminíferos, importante conjunto de organismos ameboideos marinos, se ubican dentro de este supergrupo. El supergrupo Opisthokonta agrupa una gran diversidad de organismos, incluidos los metazoarios, que se consideran descendientes de algunos protistas de este supergrupo. Las amibas consideradas aquí son organismos relacionados filogenéticamente con los "mohos del cieno" y algunos hongos que incluyen en alguna fase de su ciclo de vida una forma amibiana. En el supergrupo Chromalveolata también se agrupan protistas muy diversos. Las amibas de este grupo pueden tener, como en el caso de *Labyrinthula,* una red ectoplasmática sin paredes constituida por filamentos ramificados y anastomosantes que es producida por un orgánulo especializado: el botriosoma. Otro grupo de amébidos de este supergrupo (actinófridos) presentan axópodos que tienen una estructura microtubular que los soporta.

En el supergrupo Excavata se encuentra un conjunto de amibas que en muchos casos pueden tener una fase flagelada dentro de su ciclo de vida. En estos organismos predominan los seudópodos eruptivos, aunque son diferentes de los que presentan los amebozoos (Simpson y Roger, 2004).

Las gimnamebas presentan formas de vida libre (*Amoeba proteus*), formas anfizóicas (gr. *amphi*, que significa de ambos lados) que pueden vivir en el ambiente pero que también pueden ser parásitas facultativas (e. g. *Naegleria fowleri*) y parásitas oportunistas (e. g. *Acanthamoeba* spp.) (Cerva, 1969; Page, 1988; Kilvington, 1991; John, 1993; De Jonckheere, 2002). Las amibas testadas son todas de vida libre y tienen numerosos representantes fósiles (Ogden y Headley, 1980; Patterson y Kumar, 2002).

El estudio de las amibas de vida libre ha demostrado que son un grupo de protozoos de gran importancia ecológica y médica. Del total de especies conocidas sólo un grupo muy restringido provoca infecciones humanas incluyendo a los géneros *Naegleria*, *Acanthamoeba*, *Balamuthia*, *Sappinia* y *Hartmannella* (Martínez, 1985; De Jonckheere, 1987; Kilvington et al., 1991a; John, 1993; Visvesvara et al., 1993; Centeno et al., 1996; Martínez y Visvesvara, 1997; Khan, 2001; Schuster y Visvesvara, 2004; Lorenzo-Morales, 2010). Estos organismos son capaces de provocar infecciones en el sistema nervioso central (SNC) como la meningoencefalitis amibiana primaria (MEAP) que ocasiona la muerte en el lapso de 3 a 7 días causada sólo por *Naegleria fowleri*, o encefalitis granulomatosa amibiana crónica (EAG) que pueden ocasionar la muerte en períodos mayores. Las acantamebas también pueden provocar infecciones muy severas en otros órganos como son pulmón, piel, ojos y oídos (Martínez, 1985; Kilvington et al., 1991b; Marciano-Cabral et al., 2000). Los casos registrados en todos los continentes evidencian la amplia distribución y se sospecha que muchos casos pasan inadvertidos al diagnóstico clínico y de laboratorio (Rondanelli, 1987; Gallegos-Neyra y Calderón, 2012). Además de su potencial patógeno sobre humanos, las amibas de vida libre (AVL) son capaces de parasitar a organismos de casi todos los grupos zoológicos y de tener asociaciones endosimbióticas con bacterias patógenas para el humano (John, 1993; Greub y Raoult, 2004).

Tamaño. El tamaño de las amibas varía en gran medida pero su naturaleza unicelular limita la talla que llegan a alcanzar. La mayoría de las especies de gimnamebas en su fase trófica tienen tamaños en el intervalo de 6 a 30 µm y en su fase quística de 6 a 20 µm, aproximadamente. Sin embargo, existen las llamadas amibas "gigantes" como *Amoeba proteus* y *Pelomyxa palustris* que pueden llegar a medir hasta cerca de 1 mm de longitud e incluso ser visibles a simple vista. Se han observado algunas variaciones en la talla de una misma especie entre aquellas amibas que se encuentran en un cultivo por algún tiempo con respecto a las que se encuentran en el hábitat natural, por lo que se piensa que la presencia de alimento, y ciertas condiciones ambientales, favorecen un aumento en la talla (Page, 1974,1976a,1988).

Las amibas tecadas son organismos microscópicos con cubierta (20-200 µm) (Lüftenegger et al., 1988; Lüftenegger y Foissner, 1991; Charman et al., 2000) y forman quistes de resistencia como protección a cambios ambientales adversos, formando una membrana quística en

la apertura de la testa (boca o pseudostoma) cuyo diámetro depende de la especie (Patterson y Hedley, 1992; Finlay y Esteban, 1998).

Hábitats. A las amibas se les encuentra en toda la biosfera y en todo tipo de ambiente incluyendo los glaciares del Continente Antártico, el suelo, el agua y la atmósfera (De Jonckheere, 1991; Gallegos-Neyra, 1992, 1997; Rivera et al., 1992; Gallegos-Neyra et al., 1999, 2005, 2006, 2008, 2012). Viven principalmente donde hay agua, desde dulce hasta hipersalina, pudiéndoseles encontrar en las interfases: agua-suelo, agua-plantas, agua-aire, agua-animal (Coleman et al., 1977; Foissner, 1987). Se postula que las amibas llamadas del "suelo", son especies acuáticas que han invadido hábitats terrestres (Smirnov y Goodkov, 1999; Smirnov y Brown, 2004). Page (1988) mencionó que no hay diferencias entre las amibas terrestres y las acuáticas. En diversas investigaciones se les ha encontrado como habitantes de: estanques, ríos, arroyos, lagos, lagos hipersalinos, piscinas, sistemas de tratamiento de agua residual, cuevas, musgo, rizósfera, corrientes subterráneas, sistemas de ventilación, composta, estuarios, pantanos, musgos e incluso en agua entubada y embotellada. También han sido aisladas de la atmósfera, aunque seguramente en este caso se trató de aislamientos realizados a partir de quistes (Heal, 1962; Golemansky, 1967; Rico-Ferrat y López-Ochoterena, 1976; Wellings et al., 1977; Rivera et al., 1979, 1981, 1983, 1986, 1987, 1988, 1989, 1993, 1994; Rico-Ferrat, 1990; Lugo et al., 1991, 1998; Rodríguez-Zaragoza, 1994; Sadaka et al., 1994; Mitchell, 1999; Lares-Villa et al., 2001; Anderson, 2003; Rodríguez Zaragoza et al., 2005; Guzmán et al., 2008; Sigala-Regalado y Mayén-Estrada, 2008; Lares-Jiménez y Lares-Villa, 2009; Tomasini et al., 2009; Ramírez et al., 2010; Sigala-Regalado et al., 2011).

Las amibas tienen gran importancia ecológica. Ocupan un lugar esencial en el circuito microbiano de las comunidades naturales acuáticas, alimentándose y asociándose con bacterias, cianobacterias, diatomeas, otros protozoos y hongos (Seki, 1971; Laycock, 1974; Anderson, 1977; Sawyer, 1980; Williams, 1981; Yoko y Kenji, 1984; Porter et al., 1985). Son protozoos heterótrofos y tienen la capacidad de alimentarse tanto de forma osmótrofa (consumen materia orgánica disuelta), como holozóica (ingieren bacterias, materia particulada y otros organismos) por fagocitosis, de esta forma controlan a las poblaciones de bacterias; son reconocidas como las más importantes depredadoras de bacterias ya que llegan a consumir casi un 50% de la biomasa bacteriana y de la materia orgánica particulada en suspensión (Marciano-Cabral, 1988; Bitton, 1999).

Puesto que las AVL son habitantes comunes del suelo, juegan un papel dentro del ciclo de los nutrientes, porque estimulan el incremento en la tasa de transformación bacteriana del fósforo y del nitrógeno a formas aprovechables para las plantas, lo que produce una mayor producción de biomasa vegetal (Fenchel, 1987; Tyndall et al., 1989).

Es interesante hacer notar que entre amibas y bacterias no sólo existe la relación depredador-presa; recientes publicaciones han documentado la interacción huésped-hospedero en la que diversas bacterias (incluyendo varias especies patógenas para el humano como *Legionella pneumophila*) son endosimbiontes naturales o parásitos obligados de gimnamebas, llamándose a estas bacterias "resistentes a la depredación amibiana" (Greub y Raoult, 2004; Marciano-Cabral et al., 2010).

Ciclo de vida. Existe una amplísima variación en la complejidad de los ciclos de vida de las amibas. Básicamente en la naturaleza comprende 2 estadios de viabilidad biológica: una forma activa que se alimenta y reproduce, llamada "trofozoíto" y una forma inactiva de resistencia, llamada "quiste". Para muchas especies no se conocen los quistes, por lo que sería el trofozoíto la única forma del ciclo de vida. En el ciclo más sencillo, el trofozoíto se reproduce asexualmente por fisión binaria, dando lugar a 2 células hijas (Fig. 1). Hasta donde se

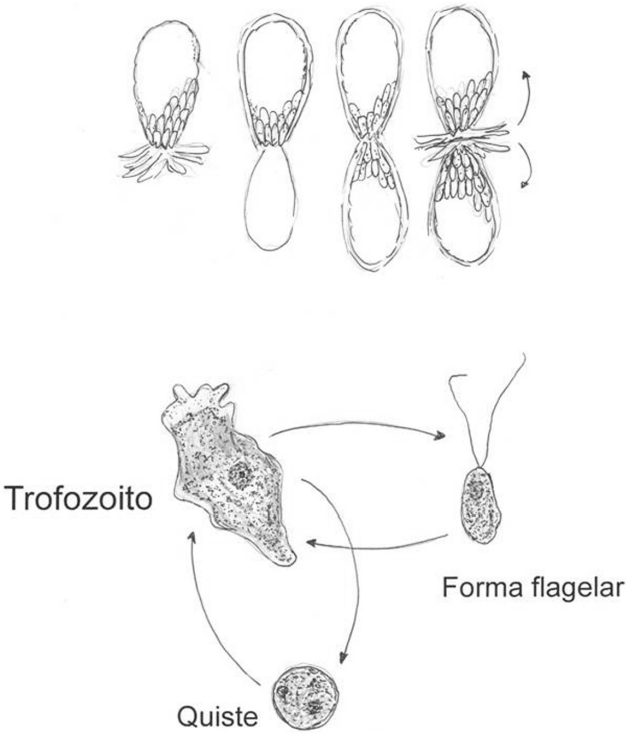


Figura 1. División asexual de una amiba testada *Euglypha* sp. y ciclo de vida de una amiba desnuda patógena *Naegleria* sp.

conoce, numerosas amibas desnudas y tecadas presentan un ciclo de vida de este tipo. En el caso de algunos vahlkamfidos donde se incluye a *Naegleria* se presenta un estadio "ameboflagelar" temporal en el que el organismo no se alimenta ni se reproduce, sólo le sirve para desplazarse a un mejor microambiente.

Las amibas en cualquiera de estas fases en que se encuentren se pueden revertir de una a otra forma dependiendo de los cambios ambientales a los que estén sometidas (Marciano, 1988; John, 1993; Marciano et al., 2000). Tras un periodo de crecimiento, la amiba se reproduce por fisión binaria asexual (mitosis) dando lugar a 2 células hijas idénticas (clones) o por fragmentación del plasmodio, característico en el orden Leptomixida. En las amibas testadas durante la reproducción (fisión binaria) el tamaño de la testa hija es determinado por el volumen del citoplasma y la cantidad de alimento disponible (Medioli y Scott, 1988; John, 1993; Charman et al., 2000; Golemansky y Todorov, 2000; Smirnov, 2004; Reinhard et al., 2009).

Antecedentes en México. El primer trabajo sobre diversos microorganismos de nuestro país lo realizó C. G. Ehrenberg en el siglo XIX, a partir de un conjunto de muestras que fueron colectadas en México y que estudió en Alemania. En los años de 1841 y 1854 publicó la descripción de 25 especies de amibas, varias de ellas nuevas especies (López-Ochoterena y Madrazo-Garibay, 1979). Pasaron más de 80 años para que se publicara un nuevo trabajo sobre amibas de México. Sokoloff y Sámano (1931) fueron los primeros científicos mexicanos que observaron amibas en muestras de agua de México. Sokoloff (1931 y 1933) realizó la primera descripción de una nueva variedad de *Amoeba villosa* var. *actinocauda*, y en 1936 efectuó un estudio hidrobiológico de protozoos donde incluyó a los rhizopoda del manantial de la "Mora" de Actopan, Hidalgo. Osorio-Tafall (1943), realizó hallazgos de amibas tecadas acuáticas en las cuevas de la región de Ciudad Valles en San Luis Potosí.

Posteriormente, se realizaron trabajos importantes pero aislados. Desde 1964 y hasta el año de 2005, el Dr. López-Ochoterena fundador del Laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias y posteriormente investigador del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la UNAM, publicó junto con varios colaboradores más de 120 artículos sobre Protozoología, los que se referían principalmente a la descripción de nuevas especies para la ciencia y sobre su ecología, incluyendo algunos sobre amibas (López-Ochoterena, 1964, 1984; López-Ochoterena y Roure-Cane, 1970; Madrazo-Garibay y López-Ochoterena, 1982; Madrazo-Garibay et al., 1988). A partir de 1978 el Dr. Fermín Rivera-Agüero, discípulo de López-Ochoterena, inició una importante secuencia de trabajos, casi todos ellos enfocados en las amibas, especialmente en aquellas de vida libre con potencial patógeno. A lo largo de 20 años el Dr. Rivera conjuntó los aspectos ambientales y médicos de las amibas, realizando la mayor parte de su trabajo en la entonces Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala de la UNAM. Esto explica el incremento notable de especies que se observa durante estos años y el amplio dominio del número de especies registradas para el D. F. y otros estados del centro del país, especialmente estudiados por este autor y sus colaboradores como parte del inventario sobre amebas de vida libre de México (Rivera et al., 1978a, 1978b, 1979, 1981, 1983, 1984a, 1984b, 1986, 1987, 1988, 1989, 1990, 1992, 1993, 1994; Lugo et al., 1991, 1998; Gallegos-Neyra, 1992, 1997; Rodríguez-Zaragoza, 1994; Omaña, 1997; Bonilla et al., 1999; Gallegos-Neyra et al., 1999, 2005, 2006, 2008, 2012; Rodríguez Zaragoza et al., 2005; Ramírez et al., 2009, 2010) (Figs. 2, 3), otros estudios sobre el tema se realizan en el Instituto Tecnológico de Sonora (Lares-Villa et al., 1993, 2001; Lares-Jiménez y Lares-Villa, 2009) y en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN (Rojas, 2007). En el laboratorio de Protozoología de la Facultad de Ciencias, UNAM, se efectúan algunos trabajos sobre amibas en diversos ambientes naturales (Aladro et al., 2007; Sigala-Regalado y Mayén-Estrada, 2008; Sigala-Regalado et al., 2011).

No existen en México estudios de revisión taxonómica exclusivos de este grupo. Los 2 trabajos que podemos mencionar como más importantes son las listas taxonómicas comentadas de protozoos elaboradas por López-Ochoterena y Roure-Cané (1970) y por Madrazo-Garibay y López-Ochoterena (1982). Estas 2 listas son recopilaciones de las especies de protozoos encontradas en México hasta esos tiempos, en donde se incluyen las especies de amibas y fueron el punto de partida para la elaboración de la base de datos del presente trabajo.

Diversidad

Ubicación taxonómica y riqueza específica de las amibas de vida libre en México. El número exacto de especies de amibas de vida libre conocidas para México permanece siendo una incógnita; sin embargo, con el recuento de especies del periodo de revisión efectuado correspondiente a 171 años (1841-2012) con 144 contribuciones arroja 315 especies, entre ellas algunas descritas por primera vez. El grupo más reportado correspondió a Amebozoa, Tubulinea, Testacealobosia (Arcellinida) con 17 géneros y 82 especies, seguido de Tubulinea, Tubulinida con 8 géneros y 37 especies. En segundo lugar estuvo el supergrupo Excavata, Heterolobosea, Vahlkampfidae, con 8 géneros y 44 especies. En tercer lugar fue Rhizaria, Cercozoa, Silicofilosea (Euglyphida) con 11 géneros y 28

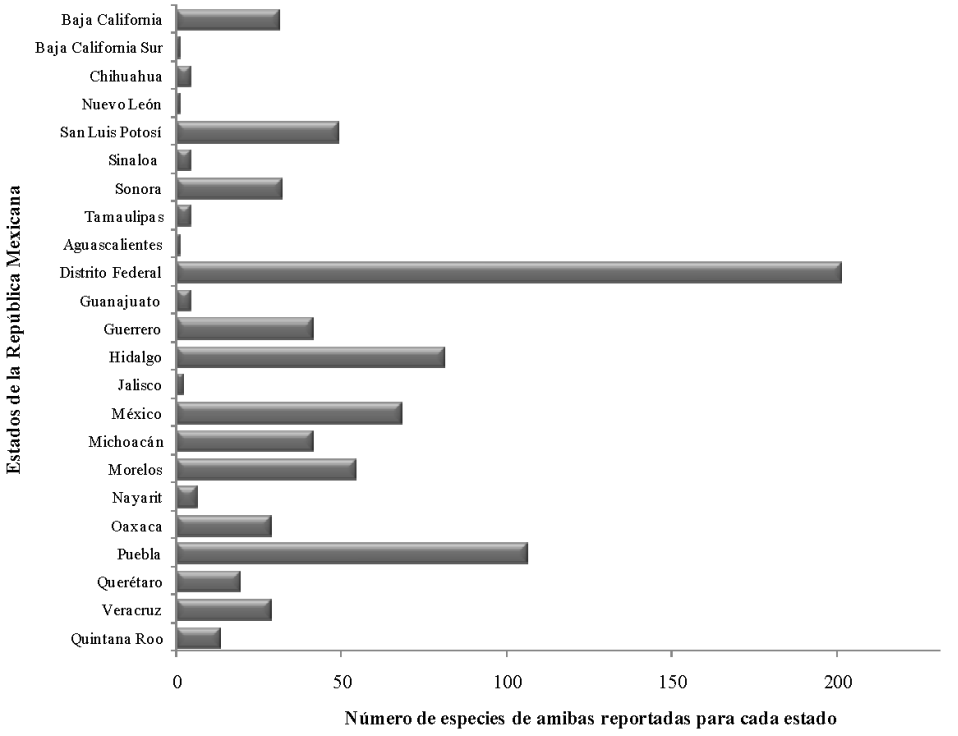


Figura 2. Estimación del número de especies de amibas reportadas para cada estado de la República Mexicana (1841-2012).

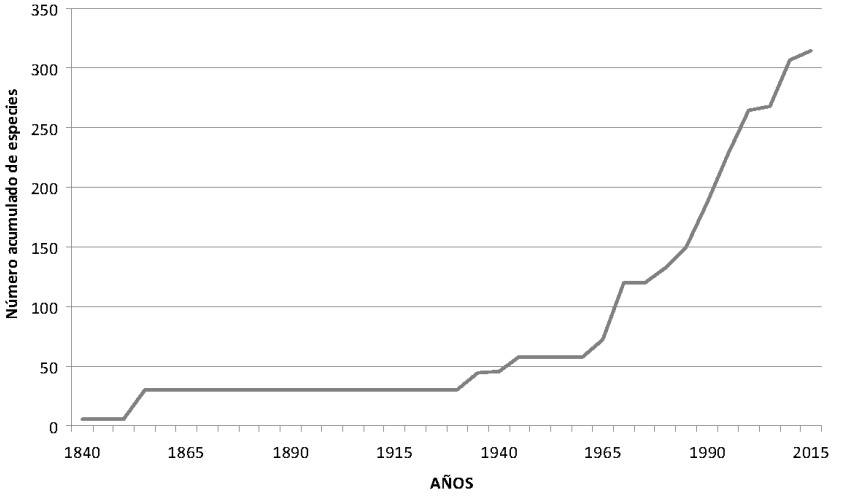


Figura 3. Curva acumulativa de especies de amibas descritas por cada 5 años en México (1841-2012).

especies. El cuarto lugar Amebozoa, Acanthamoebidae con 2 géneros y 23 especies, seguido por los grupos del segundo rango Dactilopodida (3 géneros y 19 especies) y Thecamoebida (4 géneros y 12 especies). El resto de los grupos muestran escasa representación específica y aparecen en situaciones más o menos puntuales (Cuadro 1; Fig. 4).

Entre los géneros de amibas desnudas y tecadas con mayor número de especies y que ocupan los primeros 10 lugares en el registro se encuentran (Cuadro 1): *Difflugia* (26), *Arcella* (25), *Acanthamoeba* (21), *Vahlkampfia* (17), *Amoeba* (16), *Naegleria* (14), *Mayorella* (13), *Euglypha* (11), *Centropyxis* (10) y *Hartmannella* (5). Predominando las amibas testadas y las acantamebas tal vez debido a la

Cuadro 1. Ubicación taxonómica y riqueza específica de amébidos en México (Adl et al., 2005)

Super-grupos	*Primera categoría*	*Segunda categoría*	*Tercera categoría*	*Cuarta categoría*	*Géneros*	*Especies*
Amebozoa Lühe.1913, emend. Cavalier-Smith, 1998	Acanthamoebidae Sawyer y Griffin, 1975				2	23
	Entamoebida Cavalier–Smith, 1993				3	9
	Eumycetozoa Zopf, 1884 emend. Olive, 1975	Myxogastria Macbride, 1899			1	1
	Flabellinea Smirnov et al., 2005	Cochliopodium Hertwing y Lesser, 1874			1	4
		Dactylopodida Smirnov et al., 2005			3	19
		Thecamoebida Schaeffer, 1926, emend. Smirnov y Goodkov, 1933			4	12
		Vanellida Bovee, 1979			3	9
		Incertae sedis Flabellinea			3	3
	Mastigamoebidae Goldschmidt, 1907				4	6
	Pelomyxa Greef, 1874; Pelobiontida Page, 1976				1	2
	Stereomyxida Greell, 1966				1	1
	Tubulinea Smirnov et al., 2005	Leptomixida Pussard y Pons, 1976 emend. Page 1987			3	7
		Testacealobosia de Saedeleer, 1934	Arcellinida Kent, 1880		17	82
		Tubulinida Smirnov et al., 2005			8	37
		Incertae sedis Tubulinea			1	3
	Incertae sedis Amebozoa Page, 1967				1	2
Chromalveolata Adl et al., 2005	Stramenopiles Patterson, 1989, emend. Adl, et al., 2005	Actinophryidae Claus,1874, emend. Hartmann, 1926			2	6

Cuadro 1. Continúa

		Actinopodea Adl et al, 2005			1	4
Excavata Cavalier-Smith 2002, emend. Simpson, 2003	Heterolobosea Page y Blanton, 1985	Acrasidae Poche, 1913			3	4
		Vahlkampfiidae Jollos, 1917			8	44
		Incertae sedis Heterolobosea			1	2
Rhizaria Cavalier-Smith, 2002	Cercozoa Cavalier-Smith, 1998, emend. Adl et al., 2005	Nucleohelea Cavalier-Smith, 1993	Clathrulinidae Claus, 1874 [Desmothoracida Hertwig y Lesser, 1874]		2	2
		Silicofilosea Adl et al., 2005	Euglyphida Copeland, 1956, emend. Cavalier-Smith, 1997	Euglyphidae Wallich, 1864 Cyphoderiidae de Saedeleer, 1934 Paulinellidae de Saedeller, 1934 Trinematidae Hooogenraad y de Groot, 1940 *Incertae sedis* Euglyphida	11	28
Opisthokonta Cavalier-Smith, 1987, emend. Cavalier-Smith y Chao, 1995, emend. Adl et al., 2005	Mesomycetozoa Mendoza et al., 2002, emend. Adl et al., 2005 [Choanozoa Cavalier-Smith, 1981]	Nucleariida Cavalier-Smith, 1993			1	2
Eukaryota Cavalier-Smith, 2002, emend. Simpson, 2003	*Incertae sedis* Eukaryota Centrohelida Kühn, 1926	Acanthocystidae Claus, 1874 Heterophrydae Poche, 1913 Raphidiophrydae Mikrjukov, 1996			3	3
Total 6 clados	**15**	**21**	**8**	**5**	**88 géneros**	**315 especies**

Nota: se utilizó el sistema de clasificación propuesto por Adl et al. (2005), para los grupos taxonómicos superiores, donde se establecen 6 clusters (o supergrupos) basados en los caracteres morfológicos modernos, rutas de síntesis bioquímicas y filogenia molecular.

resistencia que tienen a los factores ambientales adversos que les confieren las tecas y el quiste de celulosa de *Acanthamoeba* (Armstrong, 2000).

En el presente trabajo se obtiene una cifra de 315 especies de amibas en México, basándose en las publicaciones formales (artículos, libros) e informales (tesis) encontradas. Este dato es aproximado, pues existen numerosos registros en donde la identificación únicamente alcanzó el nivel de género, lo cual impide saber si se trató de especies diferentes a otras ya reportadas. Es altamente probable que varios de estos registros incompletos puedan tratarse de nuevas especies.

Distribución en México y endemismo. México ocupa uno de los 5 primeros lugares en riqueza de especies por

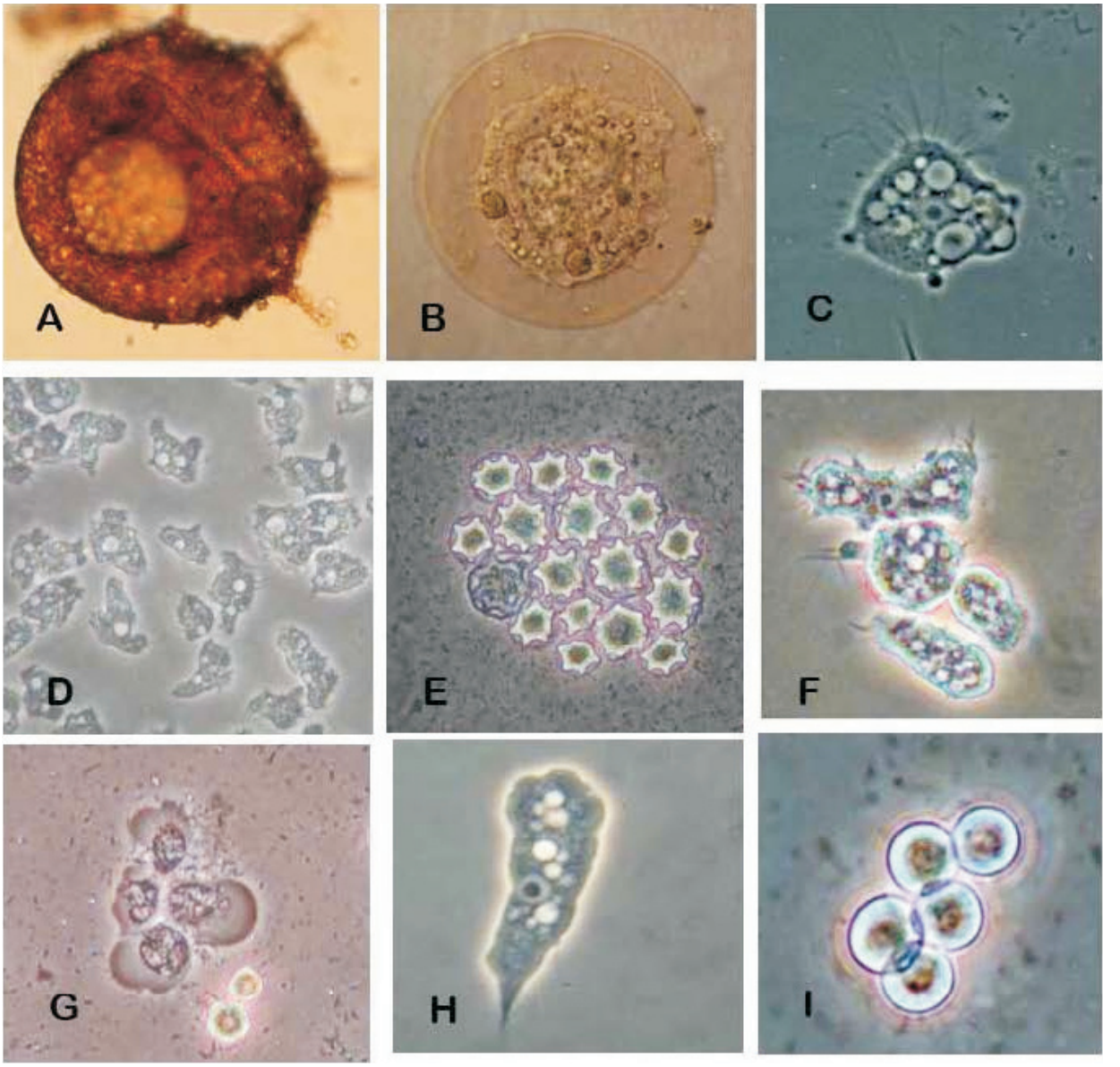


Figura 4. Protistas amébidos de México. A, amibas tecadas *Centropyxis discoides*; B, *Arcella vulgaris*, (A y B aisladas de la reserva ecológica: "La Cantera Oriente", Pedregal de San Ángel de Ciudad Universitaria, D. F. *Nuclearia* sp. del "Lago Mayor" de Chapultepec, México, D. F.; C, amibas desnudas patógenas aisladas de balnearios termales de la región de Tecozautla, Hgo.: *Acanthamoeba castellanii* trofozoítos múltiples en medio de cultivo axénico; D, quistes estrellados de *Acanthamoeba astronyxis*; E, trofozoítos de *Acanthamoeba polyphaga*; F, amiba no patógena, trofozoítos de *Vannella* sp.; G, amiba patógena aislada de los canales de riego del valle de Mexicali, B. C., trofozoíto de *Naegleria fowleri*; H, quistes esféricos y lisos de *N. fowleri*; I, microfotografías fotónicas por contraste de fases 40x (Fotos de Gallegos, Reyes y Lugo).

su número de endemismos y se considera que alberga aproximadamente el 10% de las especies del mundo. Se calcula que el número total de especies de los grupos conocidos en México es de 64 878 aproximadamente (Portales-Betancourt et al., 2008), esto se ve favorecido por su posición geográfica en el cinturón intertropical entre dos provincias biogeográficas (Rzedowski, 1978). Con base en lo anterior el estudio de los protistas amébidos en México resulta prometedor, debido a que podrían aportar elementos para debatir las dos teorías acerca de la distribución de los protozoos en el mundo. Por lo anterior resulta importante incrementar estudios taxonómicos y

ecológicos de los protistas amébidos en nuestro país, ya que esto permitiría aclarar si sus especies son cosmopolitas o endémicas y si presentan afinidades con otras especies encontradas en otras partes del mundo (De Jonckheere, 1975; Gallegos-Neyra et al., 2008)

La escasez de investigaciones en el campo de los protistas de vida libre en nuestro país dificulta la presentación adecuada de la distribución de las amibas. En la figura 2 se muestra la distribución de especies de amibas en el Distrito Federal y 22 estados de la República Mexicana. En donde se observa que el mayor número de estudios y por ende el mayor registro de especies se da en la zona centro de la República en el Distrito Federal (201) y los siguientes estados: Puebla (106), Hidalgo (81), México (68), Morelos (54), San Luis Potosí (49), Guerrero (41), Michoacán (41), Oaxaca (28), Veracruz (28), Querétaro (19), Guanajuato (4), Jalisco (2) y Aguascalientes (1). Siguiendo los estados del norte como Sonora (32), Baja California (31), Chihuahua (4), Nayarit (6), Sinaloa (4), Tamaulipas (4), Nuevo León (1), Baja California Sur (1) y finalmente un estado del sur Quintana Roo (13). Del total de los estados que conforman la República Mexicana sólo el 73% cuenta con registros de especies amibianas y 9 estados permanecen sin estudios sobre amibas (Campeche, Coahuila, Colima, Chiapas, Durango, Tabasco, Tlaxcala, Yucatán y Zacatecas). Una parte importante de las especies en la lista la aportan las amibas testadas, las cuales han sido estudiadas únicamente en 20 sitios.

Con base en el banco de datos elaborado para este trabajo se observa que los ambientes con el mayor número de especies de amibas son: acuíferos, agua potable (cisternas, tinacos, baños, lavabos), agua residual, atmósfera, canales de riego, cueva/gruta (agua, biopelículas, guano y musgo), lagos, musgo, piscinas de agua termal, no termal y contaminadas térmicamente, sistema de tratamiento de agua residual y suelo (Lugo et al., 1991, 1998; Gallegos-Neyra, 1992, 1997; Rodríguez-Zaragoza, 1994; Bonilla et al., 1999; Gallegos-Neyra et al., 1999, 2005, 2006, 2008, 2012; Lares-Villa et al., 2001; Aladro et al., 2007; Rodríguez-Zaragoza et al., 2007; Sigala-Regalado y Mayén-Estrada, 2008; Lares-Jiménez y Lares-Villa, 2009; Ramírez et al., 2009, 2010; Sigala-Regalado et al., 2011) (Fig. 5).

Existen 2 posturas en el ámbito del patrón de distribución de los protozoos. Por un lado Finlay (2002) y Finlay y Fenchel (1996) sostienen que todos los protozoos son cosmopolitas en contraste con Foissner (1998, 1999) quien argumenta la presencia de endemicidad en los protozoos y que poseen una distribución histórica con afinidad godwánica o laurásica. Caron (2009) siguiere que ambas teorías son válidas mientras no se cuente con una mayor evidencia que demuestre lo contrario (Durán, 2010).

La visión predominante sobre muchas especies de protistas, incluyendo a las amibas, es que tienen una distribución cosmopolita. Este punto de vista se basa en el concepto morfológico de especie, bajo el cual organismos morfológicamente similares observados en diferentes regiones del mundo son considerados como pertenecientes a la misma especie. Sin embargo, el desarrollo y aplicación cada vez más extendida de los estudios de biología molecular sobre este grupo de organismos ha mostrado que en muchos casos especies únicas, y aparentemente cosmopolitas, están en realidad formadas por complejos de especies morfológicamente parecidas pero genéticamente diferentes (Page, 1976b; Byers, 1990; Kilvington, 1991b, 1995; De Jonckheere, 2004, 2011; Humphrey et al., 2008). El estudio con sondas de ADN en algunos ambientes acuáticos ha mostrado que la diversidad genética de los microorganismos es muchísimo mayor que la diversidad basada en especies morfológicas (Moreira y López-García, 2002). Para el caso de las amibas es notable el trabajo realizado recientemente por De Jonckheere et al. (2008) en el cual se describen varias nuevas especies de *Naegleria* en México con base en estudios de biología molecular.

De esta manera, de existir la endemicidad en los protozoos, sería interesante la posibilidad de descubrir constantemente bajo el microscopio especies nuevas con distribuciones geográficas restringidas con requerimientos fisiológicos y ecológicos únicos, si los protozoos son cosmopolitas y su diversidad limitada, no causaría asombro hallar la mayoría de las especies terrestres en una porción de suelo tomada al azar (Patterson et al., 2002; Smirnov y Thar, 2003; Fenchel y Finlay, 2004).

Aunque en otros países el estudio de las amibas ha sido más completo, podemos decir que el panorama general es similar al de nuestro país. No hay estimaciones certeras del número de especies de este grupo en el mundo y se desconoce su grado de endemismo. Existen especies que han sido descritas en condiciones muy particulares (e. g. Sokoloff y Ancona, 1937; De Jonckheere y Rivera, 1984; De Jonckheere et al., 2011) y que parecieran ser endémicas de nuestro país, pero no hay información fiable. Las especies de amibas que tienen una distribución y hábitat restringido son consideradas como endémicas pero es difícil hablar de endemismo al referirnos a las especies de amibas debido al desconocimiento en el patrón de distribución verdadero ya sea por falta de estudios en determinadas regiones del país, debido a que grandes barreras geográficas pueden aislar poblaciones endémicas sobre todo de microorganismos, o por la falta de experiencia al identificarlas y ubicarlas taxonómicamente. Es aventurado decir que existen especies realmente endémicas del país, aunque algunas especies han sido reportadas como exclusivas de nuestro país (Whitaker et al., 2003).

Figura 5. Diferentes ambientes donde se han aislado amibas en distintas zonas geográficas de la República Mexicana. A, gruta de "Karmidas", poza profunda en el municipio de Zapotitlán de Méndez, Puebla. B, Puente de Dios, Tamasopo en la región de la Huasteca Potosina, San Luis Potosí. C, cascadas en las Pozas del municipio de Xilitla en la región de la Huasteca Potosina, San Luis Potosí. D, canales de riego con gente nadando en el valle de Mexicali, Baja California. E, sistema hidrotermal del municipio de Chignahuapan, Puebla. F, géiser en el balneario termal "El Géiser" en el municipio de Tecozautla, Hidalgo (Fotos de Calderón, Sigala-Regalado y Rodríguez).

Las siguientes amibas han sido reportadas como nuevas especies o variedades descritas en México y por primera vez para la ciencia: *Amoeba radiosa* (Ehrenberg, 1838), *Amoeba verrucosa* (Ehrenberg, 1838), *Amoeba villosa* var. *actinocauda* (Sokoloff, 1933), *Arcella discoides* (Ehrenberg, 1843), *A. vulgaris* var. *marginata* (Sokoloff, 1931), *Arcella vulgaris* var. *undulata* (Sokoloff, 1931), *Fumarolamoeba ceborucoi* (De Jonckheere, 2011) y *Naegleria lovaniensis tarasca* (Rivera et al., 1990). Se esperaría encontrar un elevado número de nuevas especies en nuestro país, puesto que todavía quedan amplias regiones y numerosos hábitats que no han sido investigados.

En México, la Conabio, desde su creación en 1992, consideró en sus temas de desarrollo inventariar la diversidad microbiana, ninguna de las especies del grupo de los protozoos incluyendo a los amébidos figura en la Nom-059-Semarnat-2010. Lo anterior no implica que no existan especies de amibas en situación de riesgo de extinción o ya extintas y no descritas y las repercusiones que tendría su extinción en la actividad del resto de la diversidad biológica. Lo que significa es el poco conocimiento que se tiene de este grupo. Se deben definir estrategias para promover el conocimiento, conservación, manejo y aplicación de los recursos microbianos en México, además de generar investigaciones que ayuden a su entendimiento en diferentes aspectos como son: distribución, tipos de hábitats, asociaciones con otros organismos, potencial patógeno generándose la información necesaria para conocer su vulnerabilidad biológica y el impacto de la actividad humana sobre el grupo y de esta manera proponer las acciones de conservación que son muy semejantes para otras especies de mayor tamaño como es la protección de la vegetación, cuerpos de agua y de los suelos dentro de diferentes áreas del país protegidas o no protegidas. Cabe destacar que el estudio de la diversidad de los protozoos no puede llevarse a cabo sin establecer colecciones de cepas tipo aisladas en México y que se consideren de importancia en una amplia gama de actividades biológicas.

Las principales amenazas para los protozoos amébidos son: el incremento de la radiación ultravioleta en el planeta y las alteraciones climáticas a nivel local y mundial, el impacto de las actividades antropogénicas, así como la contaminación, la alteración y pérdida de hábitats por deforestación para usos agrícolas, ganaderos (pecuarios) y para desarrollo habitacional (urbanización). La contaminación industrial y doméstica de los cuerpos de agua naturales como son: ríos, lagos, lagunas, manantiales, acuíferos siendo uno de los principales efectos el descenso de los niveles freáticos por el entubamiento de manantiales y ríos que ocasiona la desaparición de estos.

En la figura 3, se presenta el número de especies descritas acumuladas en el período de 1841 a 2012. Se observa que después de un período inicial productivo, se presentó un lapso de 80 años donde las amibas no fueron estudiadas en nuestro país. En el siglo XX nuevamente se retoman los estudios y es a partir de los años sesenta que se presenta un incremento continuo y acelerado en el registro de especies de amibas, situación que prevalece hasta el presente. En el futuro cercano esta tendencia puede decaer debido a la escasez de protozoologos en México y a la falta de formación de los nuevos futuros expertos.

Después de analizar alrededor de 144 referencias bibliográficas, número a que llegan las contribuciones científicas acerca de los protistas amébidos de vida libre en nuestro país, podemos considerar que los estudios realizados están centrados alrededor de unos cuantos temas de investigación. Hasta la fecha han transcurrido 171 años desde que se publicó por Ehrenberg (1841) en México la primera nota sobre el grupo de amébidos de vida libre y que a pesar de ello, este campo de investigación en nuestro país puede considerarse casi inexplorado y aún con grandes posibilidades de realizar investigaciones importantes.

La importancia en determinar las especies de amibas de vida libre presentes en México estriba en aportar una base y dar la pauta para la realización de posteriores estudios ecológicos y/o epidemiológicos que complementen la presente investigación que ayuden a instrumentar pautas de prevención sobre todo en aquellos cuerpos de agua con fines recreativos y que constituyen un hábitat ideal para las amibas de vida libre con potencial patógeno como la amiba termófila *Naegleria fowleri* a quien el calentamiento global favorecerá en la colonización de nuevos hábitats (De Jonckheere, 1975; Kyle y Noblet, 1986). Tomando en cuenta las diversas funciones que estos organismos juegan en los primeros niveles de las redes tróficas acuáticas, del suelo y de otros ambientes resulta fundamental el conocer qué especies están presentes y bajo qué condiciones.

Agradecimientos

Los autores agradecemos a la Biól. Margarita Reyes, de la Facultad de Ciencias, UNAM, por la donación de las fotografías de las tecamebas (*Centropyxis discoides* y *Arcella vulgaris*).

Literatura citada

Adl, S. M., A. G. Simpson, M. A. Farmer, R. A. Andersen, O. R. Anderson, J. R. Barta, S. S. Bowser, G. Brugerolle, R. A. Fensome, S. Fredericq, T. Y. James, S. Karpov, P. Kugrens, J. Krug, C. E. Lane, L. A. Lewis, J. Lodge, D. H. Lynn, D. G. Mann, R. M. Mccourt, L. Mendoza, O. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, T. A. Nerad, C. A. Shearer, A.V. Smirnov, F. W. Spiegel y M. F. Taylor. 2005. The new higher level classification of Eukaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. Journal of Eukaryotic Microbiology 52:399-451.

Aladro-Lubel, M. A., M. Reyes-Santos, F. Olvera-Bautista y M. N. Robles-Briones. 2007. Ciliados y otros protozoos. *In* Guía ilustrada de la Cantera Oriente: Caracterización Ambiental e Inventario Biológico, A. Lot (Coord.). Coordinación de la Investigación Científica, Secretaría Ejecutiva de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel de la Ciudad Universitaria, UNAM. México, D. F. p. 97-122.

Anderson, O. R. 1977. Fine structure of a marine ameba associated with a blue-green alga in the Sargasso Sea. Journal of Protozoology 24:370-376.

Anderson, O. R., A. T. Nerad y C. J. Cole. 2003. *Platyamoeba nucleolilateralis* n. sp. from the Chesapeake Bay region. Journal of Eukaryotic Microbiology 50:57-60.

Armstrong, M. 2000. The pathogenesis of human *Acanthamoeba* infection. Infectious Disease Review 2:65-73.

Barker, R. J. 1948. The status of the Protozoa. Nature 161:548-551.

Bitton, G. 1999. Wastewater Microbiology, 2a edición. Wiley. Canada. 26 p.

Bonilla, L., E. Ramírez, R. Ortiz, A. Calderón, E. Gallegos y D. Hernández. 1999. Occurrence of pathogenic and free-living amoeba in aquatic systems of the Huasteca Potosina, México. *In* Aquatic Ecosystems of Mexico: Status and Scope, M. Munawar, S. Lawrence y D. Malley (eds.). Ecovision World Monograph Series. Backhuys Publishers, Holanda. p. 37-44.

Byers, T., E. R. Hugo y V. J. Stewart.1990. Genes of *Acanthamoeba*: DNA, RNA and protein sequences (A review). Journal of Protozoology 37:17S-25S.

Caron, D. 2009. Past president´s address: protistan biogeography: Why all the fuss? Journal of Eukaryotic Microbiology 56:105-112.

Centeno, M., F. Rivera, L. Cerva, V. Tsutsumi, E. Gallegos, A. Calderón, R. Ortíz, P. Bonilla, E. Ramírez y G. Suárez. 1996. *Hartmannella vermiformis* isolated from the cerebrospinal fluid of a young male patient with meningoencephalitis and bronchopneumonia. Archives of Medical Research 27:579-586.

Cerva, L. 1969. Amoebic meningoencephalitis: axenic culture of *Naegleria.* Science 163:576.

Coleman, D. C., C. V. Cole, R. V. Anderson, M. Blaha, M. R. Campion, M. Clarholm, E. T. Elliot, H. W. Hunt, B. Scaefer y J. Sinclair. 1977. Soil organisms as component of ecosystems. Ecology Bulletin 23:299-309.

Charman, D. J. 1999. Testate amoebae and the fossil record: issues in biodiversity. Journal of Biogeography 26:89-96.

Charman, D. J., D. Hendon y W.A. Woodland. 2000. The Identification of Testate Amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in Peats. QRA Technical Guide No. 9, Quaternary Research Association, London. 147 p.

De Jonckheere, J. F. 1987. Epidemiology. *In* Amphizoic amebae: human pathology, E. G. Rondanelli (ed.). Piccin Nuova Libraria. Padua. p. 127-147.

De Jonckheere, J. F. 1991. Ecology of *Acanthamoeba.* Infectious Disease Review 13:385-387.

De Jonckheere, J. F. 2002. A century of research on the amoeboflagellate genus *Naegleria.* Acta Protozoologica 41:309-342.

De Jonckheere, J. F. 2004. Molecular definition and the ubiquity of species in the genus *Naegleria.* Journal of Protistology 155:89-103.

De Jonckheere, J. F. 2011. Origin and evolution of the worldwide distributed pathogenic amoeboflagellate *Naegleria fowleri*. Infection, Genetic and Evolution 11:1520-1528.

De Jonckheere, J. F., E. Guzmán-Fierros y F. Lares-Villa. 2008. Molecular identification of free-living amoebae of the Vahlkampfiidae isolated in Mexico. Journal of Protistology 5:142-145.

De Jonckheere, J. F. y F. Rivera. 1984. Thermophilic *Naegleria* in a recreation centre in the vicinity of Mexico city. Journal of Protozoology 31:68-69.

De Jonckheere, J. F., H. Van Dijck y L. Van de Voorde. 1975. The effect of thermal pollution on the distribution of *Naegleria fowleri*. Journal of Hygiene 75:7-13.

De Jonckheere, J. F., J. Murase y J. Opperdoes. 2011. A new thermophilic heterolobosean amoeba, *Fumarolamoeba ceborucoi*, gen. nov., sp. nov., isolated near a fumarole at a volcano in Mexico. Acta Protozoologica 50:41-48.

Durán, R. C. 2010. Microorganismos Asociados a *Tillandsia hetrophylla* E. Morren. (Bromeliacea) en tres ambientes contrastantes del centro de Veracruz, México. Tesis, Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM, México. 162 p.

Ehrenberg, C. G. 1838. Die infusionsthierchen las vollkommene organismen. Leipzig. 288 p.

Ehrenberg, C. G. 1841. Distribución e influencia de los organismos microscópicos vivos en Sur y Norte América. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften Berlin. p. 241-445.

Ehrenberg, C. G. 1843. Verbreitung und einfluss des mikroskopischen lebens in Süd-und-Nord-Amerika. Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Berlin. p. 291-445

Ehrenberg, C. G. 1854. Visión general comparativa de los organismos pequeños actuales de agua dulce formadores de tierra en México. *In* Zur Mikrogeologie, Von Leopold Vos. (ed.). Verlag, Leipizig. p. 336-372.

Fenchel, T. 1987. Ecology of Protozoa: The biology of free-living phagotrophic protists. Springer Verlag, Wisconsin. 197 p.

Fenchel, T. y B. J. Finlay. 2004. The ubiquity of small species: patterns of local and global diversity. BioScience 54:777-784.

Finlay, B. J. 2002. Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. Science 296:1061-1063.

Finlay, B. J. y L. Esteban. 1998. Freshwater protozoa: biodiversity and ecological function. Biodiversity and Conservation 7:1163-1186.

Finlay, B. J. y T. Fenchel. 1996. Ecology: role of Ciliates in the natural environment. *In* Ciliates, Cells as Organisms, K. Hausmann y P. C. Bradbury (eds.). Gustav Fischer, Stuttgart. p. 417-440.

Foissner, W. 1987. Soil protozoa: fundamental problems, ecological significance, adaptations, indicators of environmental quality, guide to the literature. Progress in Protistology 2:69-212.

Foissner, W. 1998. An updated compilation of world soil ciliates (Protozoa, Ciliophora), with ecological notes, new records, and descriptions of new species (review). European Journal of Protistology 34:195-235.

Foissner, W. 1999. Protist diversity: estimates of the near-imponderable. Journal of Protistology 150:363.

Gallegos-Neyra, E. 1992. Caracterización biológica de una amiba de vida-libre patógena aislada de un paciente con meningoencefalitis amibiana primaria en el estado de Puebla, México. Tesis, Maestría en Ciencias (Biología), Facultad de Ciencias, UNAM. 115 p.

Gallegos-Neyra, E. 1997. Amebas de vida libre potencialmente patógenas en cuerpos de agua de uso recreativo en el estado de San Luis Potosí. Tesis de Doctorado, FES Iztacala, UNAM, México. 132 p.

Gallegos-Neyra, E. y A. Calderón-Vega. 2012. Diagnóstico clínico de amibas de vida libre patógenas. *In* Infecciones por patógenos emergentes. Ed. Hospital General "La Raza", Centro Médico del IMSS. p. 1-35.

Gallegos-Neyra, E., A. Calderón Vega y D. García Morales. 2005. Uso de la PCR para detectar e identificar *Naegleria fowleri* patógena en cuerpos de agua termal en México. Revista Latinoamericana de Microbiología 44:158-160.

Gallegos-Neyra, E., A. Calderón Vega y A. Garduño. 2012. Amibas de vida libre patógenas en playas de Veracruz, México. Revista Latinoamericana de Microbiología 65:148-150.

Gallegos-Neyra, E., A. Warren, E. Robles, E. Campoy, A. Calderón, M. G. Sainz, P. Bonilla y O. Escolero. 1999. The effects of wastewater irrigation on groundwater quality in Mexico. Water Science and Technology 40:45-52.

Gallegos-Neyra, E., C. Urbina, K. Rangel y V. Calderón. 2006. Distribución de *Naegleria fowleri* patógena en un balneario de aguas termales en el corredor acuático del Estado de Hidalgo. Revista de la Sociedad de Medicina Tropical 12:82-85.

Gallegos-Neyra, E., M. R. Sánchez-Rodríguez, A. Calderón-Vega y A. Lugo-Vázquez. 2008. Diversidad de protozoos. *In* La diversidad biológica del Estado de México, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, J. M. Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Secretaría del medio ambiente del gobierno del Estado de México, Conabio y la Biblioteca Mexiquense del Bicentenario. 530 p.

Golemansky, V. 1967. Tecamebianos muscícolas (Rhizopoda, Testacea) de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 18:73-77.

Golemansky, V. y M. T. Todorov. 2000. Testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Thailand. Acta Protozoologica 39:337-344.

Greub, G. y D. Raoult. 2004. Microorganisms resistant to free-living amoebae. Clinical of Microbiology Review 17:413-433.

Heal, O. W. 1962. The abundance and micro-distribution of testate amoebae (Rhizopoda: Testacea) in *Sphagnum.* Oikos 13:35-47.

Humphrey, G. S., A. Bobrov y E. Lara. 2008. Diversity and biogeography of testate amoebae. Biodiversity and Conservation 17:329-343.

John, D. T. 1993. Oportunistically pathogenic free-living amoebae. *In* Parasitic Protozoa, J. P. Kreier y J. R. Baker (eds.). Academic Press, Nueva York. p. 140-246.

Khan, N. A. 2001. Pathogenicity, morphology, and differentiation of *Acanthamoeba*. Current Microbiology 43:391-395.

Kilvington, S. 1995. Identification and epidemiological typing of *Naegleria fowleri* with DNA probes. Applied Environmental Microbiology 61:2071-2078.

Kilvington, S., P. G. Mann y D. C. Warhurst. 1991a. Pathogenic *Naegleria* amoebae in the waters of Bath, a fatality and its consequences. *In* Hot Springs of Bath, G. A. Kellaway (ed.). Bath City Council, Reino Unido. p. 89-96.

Kilvington, S., J. R. Beeching y G. D. White. 1991b. Differentiation of *Acanthamoeba* strains from infected corneas and the environment by using restriction endonuclease digestion of whole cell DNA. Journal of Clinical Microbiology 29:310-314.

Kyle, D. E. y G. P. Noblet. 1986. Seasonal distribution of thermotolerant free-living amoebae. Journal of Protozoology 33:422-434.

Lares-Jiménez, L. F. y F. Lares-Villa. 2009. Aislamiento de amebas de vida libre en aguas superficiales del Valle del Mayo, Sonora. Revista Latinoamericana de Recursos Naturales 5:159-165.

Lares-Villa, F., I. Ayala-Montenegro y E. Verdugo-Escoboza. 2001. Amibas de vida libre aisladas de jacuzzis y piscinas de uso recreativo en Hermosillo, Sonora. Publicación del Instituto Tecnológico de Sonora y Dirección de Investigación y Estudios de Posgrado 3:39-47.

Lares-Villa, F., J. F. De Jonckheere, H. Moura, I. A. Rechi, G. E. Ferreira, Q. G. Fernández, M. C. Ruíz y G. S. Visvesvara. 1993. Five cases of primary amebic meningoencephalitis in Mexicali, Mexico: study of the isolates. Journal of Clinical Microbiology 31:685-688.

Laycock, R. A. 1974. The detrital food chain based on seaweeds: I. Bacteria associated with the surface of *Laminaria* fronds. Marine Biology 25:223-231.

Lee, J. J., S. H. Hutner y E. C. Bovee. 1985. An Illustrated Guide to the Protozoa. Society of Protozoology. Allen Press, Kansas. 622 p.

López-Ochoterena, E. 1964. Some microscopic techniques an their proper use in the study of free-living protozoa in Mexico. Transactions of the American Microscopical Society 83:428-433.

López-Ochoterena, E. 1994. Presencia de *Corallomyxa mutabilis* Grell (Sarcomastigophora, Stereomyxidae) en aguas mexicanas del Mar Caribe. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 45:163-166.

López-Ochoterena, E. y E. Rouré-Cane. 1970. Lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:23-68.

López-Ochoterena, E. y M. Madrazo-Garibay. 1979. La contribución de C. G. Ehrenberg al conocimiento de los protozoarios de vida libre de México. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 50:739-742.

Lorenzo-Morales, J., F. Marciano-Cabral, J. F. Lindo, G. S. Visvesvara y S. K. MacIver. 2010. Pathogenicity of amoebae. Experimental Parasitology 126:2-3.

Lüftenegger, G. y W. Foissner. 1991. Morphology and biometry of twelve soil testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) from Australia, Africa and Austria. Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology 57:1-16.

Lüftenegger, G., W. Petz, H. Berger, W. Foissner y H. Adam. 1988. Morphologic and biometric characterization of twenty-four soil testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda). Archiv fur Protistenkunde 136:153-189.

Lugo, A., L. Bravo-Inclán, J. Alcocer, M. Gaytán, M. G. Oliva, M. R. Sánchez, M. Chávez y G. Vilaclara. 1998. Effect on the planktonic community of the chemical program used to control water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in Guadalupe dam, Mexico. Journal of Aquatic Ecosystems Health and Management 1:333-343.

Lugo, A., S. Martínez, F. Rivera y M. R. Sánchez. 1991. Protozoan indicator communities in waste stabilization pond systems. *In* Biological approach to sewage treatment process, P. Madoni (ed.). Current Status and Perspectives, Perugia. p. 115-118.

Madrazo-Garibay, M. y E. López-Ochoterena. 1982. Segunda lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista Latinoamericana de Microbiología 24:281-295.

Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1988. Especies del Phylum Sarcomastigophora asociadas a animales domésticos, estudiadas en México. IV. Relación taxonómica y bibliográfica. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 58:843-852.

Marciano-Cabral, F. 1988. Biology of *Naegleria* spp. Microbiological Review 52:114-133.

Marciano-Cabral, F. 2009. Free-living amoebae as agents of human infection. Journal of Infectious Disease 199:1104-1106.

Marciano-Cabral, F. y M. Cline. 1987. Chemotaxis by *Naegleria fowleri* for bacteria. Journal of Protozoology 34:127-131.

Marciano-Cabral, F., M. Jamerson y E. S. Kaneshiro. 2010. Free-living amoebae, *Legionella* and *Mycobacterium* in tap water supplied by a municipal drinking water utility in the USA. Journal of Water Health 8:71-82.

Marciano-Cabral, F., R. Puffenbarger y G. A. Cabral. 2000. The increasing importance of *Acanthamoeba* infections. Journal

of Eukaryotic Microbiology 47:29-36.

Martínez, A. J. 1985. Free-living amebas: natural history prevention, diagnosis, pathology and treatment of disease. CRC Press, Boca Ratón. 156 p.

Martínez, A. J. y G. S. Visvesvara. 1997. Free-living, amphizoic and opportunistic amebas. Brain Pathology 7:583-598.

Medioli, F. S. y D. B. Scott. 1988. Lacustrine thecamoebians (mainly Arcellaceans) as potential tools for paleolimnological interpretations. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 62:361-386.

Mitchell, D. 1999. Ecology of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in *Sphagnum* peatlands in the Jura mountains, Switzerland and France. Écoscience 6:565-576.

Moreira, D. y P. López-García. 2002. The molecular ecology of microbial eukaryotes unveils a hidden world. Trends in Microbiology 10:31-38.

Ogden, C. G. y H. Hedley. 1980. An atlas of freshwater testate amoebae. Oxford University Press, Hampshire. 222 p.

Omaña, M. M. 1997. Estudio comparativo de tres cepas del género *Acanthamoeba* responsables de los primeros casos detectados de queratitis en México. Tesis, Maestría en Ciencias (Microbiología), FES-Cuautitlán, UNAM, México. 163 p.

Osorio-Tafall, B. F. 1943. Observaciones sobre la fauna acuática de las cuevas de la región de Valles, San Luis Potosí (México). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 4:43-71.

Page, F. C. 1974. A further study of taxonomic criteria for limax amoebae with descriptions of new species and a key to genera. Archiv fur Protistenkunde 116:149-184.

Page, F. C. 1976a. An Illustrated Key to Freshwater and Soil Amoebae with Notes on Cultivation and Ecology. Freshwater Biological Association Scientific Publication, Londres. 180 p.

Page, F. C. 1976b. Some comparative notes on the occurrence of Gimnamoebia (Protozoa: Sarcodina) in British and American habitats. Transactions of the American Microscopical Society 95:385-394.

Page, F. C. 1988. A new key to freshwater and soil Gymnamoebae with instructions for culture. Culture Collection of Algae and Protozoa. Freshwater Biological Association Scientific Publication, Londres. 122 p.

Patterson, J. D. 1999. The diversity of Eukaryotes. American Naturalist 154:S96-S124.

Patterson, J. D. y S. Hedley. 1992. Free-Living freshwater Protozoa (a colour guide). BPCC Hazell Books LTD. Aylesbury, England. 203 p.

Patterson, R. T. y A. Kumar. 2002. A review of current testate rhizopod (thecamoebian) research in Canada. Palaegeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 180:225-251.

Patterson, R. T., A. Dalby, A. Kumar, L. A. Henderson y R. E. A. Boudreau. 2002. Arcellaceans (thecamoebians) as indicators of land-use change: settlement history of the Swan Lake area, Ontario as a case study. Journal of Paleolimnology 28:297-316.

Portales-Betancourt, G., E. J. San Román, B. H. Díaz, C. A. Angón y F. R. Borja. 2008. La biodiversidad en el mundo y en México. *In* La Diversidad biológica del Estado de México, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, J. M. Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Secretaría del medio ambiente del gobierno del estado de México, Conabio y la Biblioteca Mexiquense del Bicentenario (eds.). 530 p.

Porter, K. G., E. B. Sherr, B. F. Sherr, M. Pace y R. W Sanders. 1985. Protozoa in planktonic food webs. Journal of Protozoology 32:409-415.

Ramírez, E., E. Robles y B. Martínez. 2010. Free-living amoebae isolated from water-hyacinth root (*Eichhornia crassipes*). Experimental Parasitology 126:42-44.

Ramírez, E., E. Robles, G. Sainz, R. Ayala y E. Campoy. 2009. Calidad microbiológica del acuífero de Zacatepec, Morelos, México. Revista Internacional de Contaminación Ambiental 25:247-255.

Read, L. K., L. Margulis, J. Stolz, L. Obar y T. K. Sawyer. 1983. A new strain of *Paratetramitus jugosus* from Laguna Figueroa, Baja California, Mexico. The Biological Bulletin 165:241-264.

Reinhardt, E. G., P. A. Beddows, H. P. Schwarcz y J. J. Gabriel. 2009. Foraminifera and testate amoebae (thecamoebians) in an anchialine cave: surface distributions from Aktun Ha (Carwash) cave system, Mexico. Limnology and Oceanography 54:391-396.

Rico-Ferrat, G. 1990. Identificación de los protozoarios que habitan en la hojarasca de un bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 41:33-36.

Rico-Ferrat, G. y E. López-Ochoterena. 1976. Aspectos biológicos de los protozoarios de las aguas negras de la zona metropolitana de la Ciudad de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 37:221-227.

Rivera, F., E. Paz y E. López-Ochoterena. 1978a. Transformación ameboflagelar espontánea e inducida en especies del género *Naegleria*, Alexeieff (1912), emend Calkins (1913), recolectadas en piscinas, grifos y reservorios naturales de agua dulce de la Ciudad de México. Archivos Mexicanos de Anatomía 15:9-19.

Rivera, F., E. Paz y E. López-Ochoterena. 1978b. Estudio biológico de las amebas del grupo limax, géneros *Naegleria y Acanthamoeba*. Archivos Mexicanos de Anatomía 15:54-59.

Rivera, F., A. Ortega., E. López-Ochoterena y E. Paz. 1979. A quantitative morphological and ecological study of protozoa polluting tap water in Mexico. Transactions of the American Microscopy Society 98:465-469.

Rivera, F., M. Galván, E. Robles, P. Leal, L. González y A. M. Lacy. 1981. Bottled mineral waters polluted by protozoa in Mexico. Journal of Protozoology 28:54-56.

Rivera, F., P. Ramírez, G. Vilaclara, E. Robles y F. Medina. 1983. A survey of pathogenic and free-living amoebae inhabiting swimming-pool waters in Mexico City. Journal of Environmental Research 32:205-211.

Rivera, F., F. Medina, P. Ramírez, J. Alcocer, G. Vilaclara y E.

Robles. 1984a. Pathogenic and free-living protozoa isolated by culture from the nasopharyngeal and oral regions of odontological patients. Journal of Environmental Research 33:428-440.

Rivera, F., R. Romero y F. Medina. 1984b. Meningoencefalitis amibiana primaria producida por *Naegleria fowleri*. Revista de la Facultad de Medicina México 27:113-122.

Rivera, F., G. García, A. Lugo, E. Zierold, J. Islas, E. Ramírez y P. Bonilla. 1986. Amoebae in a waste stabilization pond system in Mexico. Water, Air and Soil Pollution Journal 28:185-198.

Rivera, F., G. Roy-Ocotla, I. Rosas, E. Ramírez, P. Bonilla y F. Lares. 1987. Amoebae isolated from the atmosphere of Mexico City and environs. Journal of Environmental Research 42:149-154.

Rivera, F., F. Lares, P. Bonilla, E. Ramírez, P. Ramírez y A. Paulín. 1988. Pathogenic Amoebae isolated from the atmosphere of Mexico City and environs. *In* Hazardous waste: detection, control, treatment, R. Abbou (ed.). Elsevier Science, Amsterdam. p.1175-1179.

Rivera, F., F. Lares, E. Gallegos, E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, J. Martínez, S. Rodríguez y J. Alcocer. 1989. Pathogenic amoebae in natural thermal waters of three resorts of Hidalgo, Mexico. Journal of Environmental Research 50:289-295.

Rivera, F., L. Cerva, J. Martínez, G. Keleti, F. Lares, E. Ramírez, P. Bonilla, S. R. Graner, A. K. Saha y R. H. Glew. 1990. *Naegleria lovaniensis tarasca* new subspecies, and the Purepecha strain, a morphological variant of *Naegleria lovaniensis* isolated from natural thermal waters in Mexico. Journal of Protozoology 37:301-310.

Rivera, F., A. Lugo, E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, S. Rodríguez, R. Ortíz, E. Gallegos, A. Labastida y M. Chávez. 1992. Seasonal distribution of air-borne protozoa in Mexico City and its suburbs. Water, Air and Soil Pollution Journal 61:17-33.

Rivera, F., E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, E. Gallegos, S. Rodríguez, R. Ortíz, B. Saldivar, P. Ramírez y A. Durán. 1993. Pathogenic and free-living amoebae from swimming pools and physiotherapy tubs in Mexico. Journal of Environmental Research 62:43-52.

Rivera, F., P. Bonilla., E. Ramírez., A. Calderón., S. Rodríguez., R. Ortiz., D. Hernández y V. Rivera. 1994. Seasonal distribution of air-borne pathogenic and free-living amoebae in Mexico City and its suburbs. Water, Air and Soil Pollution Journal 74:65-87.

Rodriguez-Zaragoza, S. 1994. Ecology of free-living amoebae. Critical Review in Microbiology 20:225-241.

Rodríguez-Zaragoza, S., G. L. Gaviria y A. V. Rivera. 2005. Riqueza de especies de amebas desnudas en la rizósfera de *Neobuxbaumia tetetzo* y *Prosopis laevigata* en el desierto del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 11:54-64.

Rojas, H., M. Rodríguez, F. Moreno, L. Jarillo, Y. Carrasco, G. Miliar y R. Campos. 2007. Nitric oxide production and nitric oxide synthase immunoreactivity in *Naegleria fowleri*. Journal of Parasitology Research 101:269-274.

Rondanelli, E. G. 1987. Infectious Diseases. 1. Amphizoic Amoebae Human Pathology. Piccin Nuova Libraria, Padua, Italia. 279 p.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.

Sadaka, H. A., S. F. El-Nassery, L. M. Samra y H. N. Awadalla. 1994. Isolation and identification of free-living amoeba from some water source in Alexandria. Journal of the Egyptian Society of Parasitology 24:247-257.

Sawyer, T. K. 1980. Marine amoebae from clean and stressed bottom sediments of the Atlantic Ocean and Gulf of México. Journal of Protozoology 27:13-32.

Schuster, F. L. y G. Visvesvara. 2004. Free-living amoebae as opportunistic and no-opportunistic pathogens of human and animals. International Journal of Parasitology 34:1-27.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Seki, H. 1971. Microbial clumps in seawater in the euphotic zone of Saanich Intlet (British Columbia). Marine Biology 9:4-8.

Sigala-Regalado, I. y R. Mayén-Estrada. 2008. Diversidad y aspectos ecológicos de protozoos en el Sistema Xalltégoxtli I, Puebla, México. Mundos Subterráneos 18-19:1-7.

Sigala-Regalado, I., R. Mayén-Estrada y J. Morales-Malacara. 2011. Spatial and temporal distribution of protozoa at Cueva de los Riscos, Querétaro, México. Journal of Cave and Carst Studies 73:55-62.

Simpson, A. G. B. y A. Roger. 2004. Excavata and the origin of the amitochondriate eukaryotes. *In* Organelles, genomes and eukaryotic phylogeny, P. H. Hirt y D. S. Horner. CRC Press, Boca Raton. p. 27-53.

Smirnov, A. y A. Goodkov. 1999. An illustrate list of basic morphotypes of Gymnamoeba (Rhizopoda, Lobosea). Journal of Protistology 1:20-29.

Sminorv, A. y R. Thar. 2003. Spatial distribution of Gymnamoebae (Rhizopoda, Lobosea) in brackish-water sediments at the scale of centimeters and milimeters. Journal of Protistology 154:359-369.

Smirnov, A. y S. Brown. 2004. Guide to the methods of study and identification of soil gymnamoebae. Journal of Protistology 3:148-190.

Sokoloff, D. 1931. Experiencia de transmisión de microorganismos por el aire y los insectos. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 2:167-168.

Sokoloff, D. 1933. Una nueva forma de *Amoeba villosa actinocauda* forma nova. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 4:27-28.

Sokoloff, D. 1936. Análisis hidrobiológico del manantial de la "Mora" de Actopan, Hidalgo. Ciliata, Flagelata y Rhizopoda. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional

Autónoma de México, Serie Zoología 7:287-303.

Sokoloff, D. y B. A. Sámano. 1931. La flora y fauna de aguas dulces del Valle de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 1:1-49.

Sokoloff, D y I. Ancona. 1937. Análisis hidrobiológico de las aguas potables del Valle del Mezquital, incluyendo la descripción de tres nuevas formas de protozoarios. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 81:157-179.

Tomasini, A. C., G. E. Ortíz, M. Moeller-Chávez, Y. Garzón-Zuñiga y G. Hornelas-Orozco. 2009. The testate lobose amoeba in the wastewater treatment. *In* Current research topics in applied microbiology and microbial biotechnology, M. A. Vilas (eds.). World Scientific Publishing, London. 765 p.

Tyndall, R. L., K. S. Ironside, P. L. Metler, E. L. Tan, T. C. Hazen y C. B. Fliermans. 1989. Effect of thermal additions on the density and distribution of thermophilic amoebae and pathogenic *Naegleria fowleri* in a newly created cooling lake. Applied and Environmental Microbiology 55:722-732.

Visvesvara, G. S., F. L. Schuster y J. Martinez. 1993. *Balamuthia mandrillaris*, n. g., n. sp., agent of amebic meningoencephalitis in humans and other animals. Journal of Eukaryotic Microbiology 40:504-514.

Visvesvara, G. S. y J. K. Stehr-Green. 1990. Epidemiology of free-living ameba infections. Journal of Protozoology 37:25S-33S.

Wellings, F. M., S. L. Amuso y A. L. Lewis. 1977. Isolation and identification of pathogenic *Naegleria* from Florida lakes. Applied Environmental Microbiology 34:661-667.

Whitaker, R., D. Grogan y J. Taylor. 2003. Geographic barriers isolate endemic populations of hyperthermophilic archaea. Science 24:976-978.

Williams, P. J. L. 1981. Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. Kiel Meeresforsch 5:11-28.

Yoko, Y. y S. Kenji. 1984. Light and electron microscope observations and prey specificities of an algophorous amoeba from Japanese freshwater. Journal of Genetic Applied Microbiology 30:411-417.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S26-S33, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32922

Biodiversidad de protistas (flagelados heterótrofos) en México

Biodiversity of protists (heterotrophic flagellates) in Mexico

Rosaura Mayén-Estrada✉, Margarita Reyes-Santos y Maricela Elena Vicencio-Aguilar

Laboratorio de Protozoología, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Universidad Nacional Autónoma de México, 04510, México D. F. México.
✉ *romaraf@gmail.com*

Resumen. Actualmente en México se han registrado 146 especies de protistas flagelados heterótrofos incluidas en los taxones Rhizaria, Stramenopiles y Excavata. Los grupos con la mayor riqueza de especies corresponden a parabasálidos, opalínidos, tripanosomátidos y bodónidos. Los géneros con el mayor número de especies son *Trypanosoma*, *Trichomonas*, *Metadevescovina* y *Bodo* y las especies de éste último han sido registradas en una diversidad de hábitats. *Trypanosoma* se ha documentado en 20 estados, correspondiendo al género con mayor distribución geográfica en la República Mexicana. Se concluye que el estudio de los flagelados heterótrofos es parcial, y es posible la descripción de nuevas especies, registro de hábitats y localidades geográficas.

Palabras clave: protistas, parabasálidos, tripanosomátidos, opalínidos, bodónidos.

Abstract. In Mexico, 146 species of heterotrophic flagellates, included in Rhizaria, Stramenopiles and Excavata, have been reported. Parabasalids, opalines, trypanosomatids and bodonids have the higher specific richness. The genera *Trypanosoma*, *Trichomonas*, *Metadevescovina* and *Bodo,* contain the greatest number of species, and *Bodo* has been reported from a variety of habitats. *Trypanosoma* is the genus with the widest geographic distribution due to its presence in 20 Mexican states. We conclude that the study of heterotrophic flagellates is only partial and new species, new habitats and new geographic records are possible.

Key words: protists, parabasalids, trypanosomatids, opalines, bodonids.

Introducción

*Aspectos citológicos, biológicos y hábitat***.** Los protistas flagelados heterótrofos, son eucariontes unicelulares, antiguamente conocidos como zoomastigóforos y que en la actualidad se encuentran distribuidos en varios taxa de acuerdo a la propuesta de Adl et al. (2012). Algunos representantes de este grupo se presentan en las figuras 2-4.

Los cercomonádidos se incluyen en el taxón Rhizaria (Adl et al., 2012) y se caracterizan por poseer 2 flagelos heterodinámicos sin mastigonemas; el flagelo dirigido anteriormente es flexible y el posterior se adhiere a un surco en la superficie ventral de la célula; el movimiento puede ser por deslizamiento o nado. Algunos presentan un ciclo de vida complejo con un estadio plasmodial multiflagelar y multinuclear. Habitan en el suelo, agua dulce o marina. La mayoría de las especies son bacteriófagas y utilizan pseudópodos para la alimentación (Sleigh, 1989; Patterson y Zölffel, 1991).

Recibido: 28 agosto 2012; aceptado: 28 marzo 2013

Los estramenópilos incluyen a los Opalinata y Bicosoecida, protistas biflagelados heterokontos (Adl et al., 2012). Los opalínidos habitan en el tracto digestivo de anfibios y peces, poseen hileras longitudinales oblicuas de cilios y numerosos núcleos monomórficos. El ciclo de vida incluye una fisión binaria longitudinal (asexual), formación de gametos multiflagelados uninucleados (sexual, inducido por las hormonas de los hospederos) y una fase de quiste. Se conocen alrededor de 400 especies (Sleigh, 1989). Los bicosoécidos, con tallas de 5 µm, son fagótrofos que poseen un citostoma y un núcleo. Frecuentemente se adhieren al substrato o al interior de una loriga quitinosa, cuando está presente, mediante el flagelo posterior que corre en un surco en la célula; el flagelo anterior con mastigonemas es libre y más largo que el posterior; son solitarios o coloniales. Se conocen alrededor de 40 especies en ambientes marinos o dulceacuícolas (Hausmann et al., 2003).

Se incluyen en Excavata los protistas que poseen un citostoma en forma de hendidura, utilizado para una alimentación por filtración, pero algunos grupos carecen de él debido a una pérdida secundaria; carecen de mitocondrias y en algunos se presentan hidrogenosomas. Los diplomonádidos, retortamonádidos y parabasálidos

(tricomonádidos, cristamonádidos, espirotriconínfidos y triconínfidos), oximonádidos y kinetoplástidos, son algunos de los grupos heterótrofos (Adl et al., 2012). Una célula de diplomonádido, con o sin citostoma, posee 2 sistemas cariomastigontes y de 4 a 8 flagelos (6 libres y 2 dentro del surco del citostoma). Se conocen alrededor de 100 especies que habitan como formas de vida libre en ambientes anóxicos (bacteriófagos), o como osmótrofos parásitos en invertebrados y vertebrados (Hausmann et al., 2003).

Los retortamonádidos de tallas de 5 a 20 µm, generalmente poseen un flagelo recurrente, el cual se origina en la base del citostoma y corre en un surco alargado, y que se utiliza para la alimentación bacterívora, y 1 a 3 flagelos anteriores utilizados para la locomoción. En el ciclo de vida hay una fase trofozoítica y una quística (Hausmann et al., 2003).

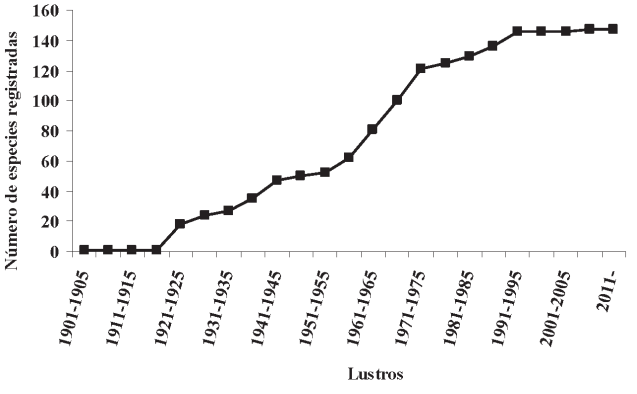


Figura 1. Curva acumulativa de especies de flagelados heterótrofos registradas en México en periodos de 5 años.

Figura 2. *Opalina* sp. Técnica de hematoxilina de Harris.

Los parabasálidos, que incluyen alrededor de 300 especies, deben su nombre a la presencia de un aparato parabasal. Además, poseen un axostilo, carecen de mitocondrias (algunos poseen hidrogenosomas), no tienen citostoma por lo que son osmótrofos o fagótrofos y almacenan glicógeno. El número de flagelos es variable, desde 4 hasta cientos en una célula (Adl et al., 2012; Sleigh, 1989). Los tricomonádidos, con dimensiones de 5-25 µm tienen de 4 a 6 flagelos, pero hay especies con 2 flagelos o bien pueden estar ausentes, asociados a un núcleo y usualmente uno es recurrente y asociado a una membrana ondulante. El axostilo es alargado y su extremo posterior, en forma de gancho, sirve para sujeción; la pelta también es común (Brugerolle, 1991; Mylnikov, 1991). Los cristamonádidos presentan una cresta que consiste de 4 flagelos "privilegiados" y sus cinetosomas que persisten durante la división, y de cientos a miles de flagelos distribuidos en la célula; poseen un axostilo. Son uninucleados o multinucleados y usualmente tienen múltiples sistemas cariomastigontes (Adl et al., 2012).

Los espirotriconínfidos y triconínfidos, agrupados anteriormente como hipermastiginos, se diferencian principalmente por el acomodo de los múltiples flagelos en la célula: los espirotriconinfos tienen 2 o más hileras espiraladas y los triconínfidos los presentan acomodados en una superficie anterior conocida como rostro, formada de 2 áreas simétricas denominadas hemirostros, que durante la división se reparten en las células hijas y cada una completa el número de flagelos de la especie. Ambos grupos presentan axostilo, poseen múltiples aparatos parabasales y un núcleo y habitan en el intestino de insectos que se alimentan de madera (Hausmann et al., 2003; Adl et al., 2012).

En los oximonádidos se presentan 4 flagelos, un axostilo, una pelta, un núcleo y generalmente un sistema cariomastigonte; carecen de citostoma y de mitocondrias o hidrogenosomas. Habitan en el intestino de algunos vertebrados e insectos, p. ej. termitas y cucarachas como simbiontes anaerobios obligados (de Puytorac et al., 1987; Hausmann et al., 2003).

Los kinetoplástidos (neobodónidos, eudobodónidos y tripanosomátidos), poseen una mitocondria con un segmento denominado cinetoplasto, ubicado cerca de la base del flagelo, donde se localiza un alto contenido de kDNA (Hausmann et al., 2003; Adl et al., 2012). Las células poseen un núcleo, 2 flagelos heterokontos y heterodinámicos, aunque uno de ellos puede estar reducido, se originan de un saco flagelar y forman una membrana ondulante. Comprenden alrededor de 800 especies de vida libre (bodónidos) en ambientes ricos en materia orgánica y parásitos (tripanosomátidos) de vertebrados, invertebrados, otros protistas y plantas. Los tripanosomátidos presentan un

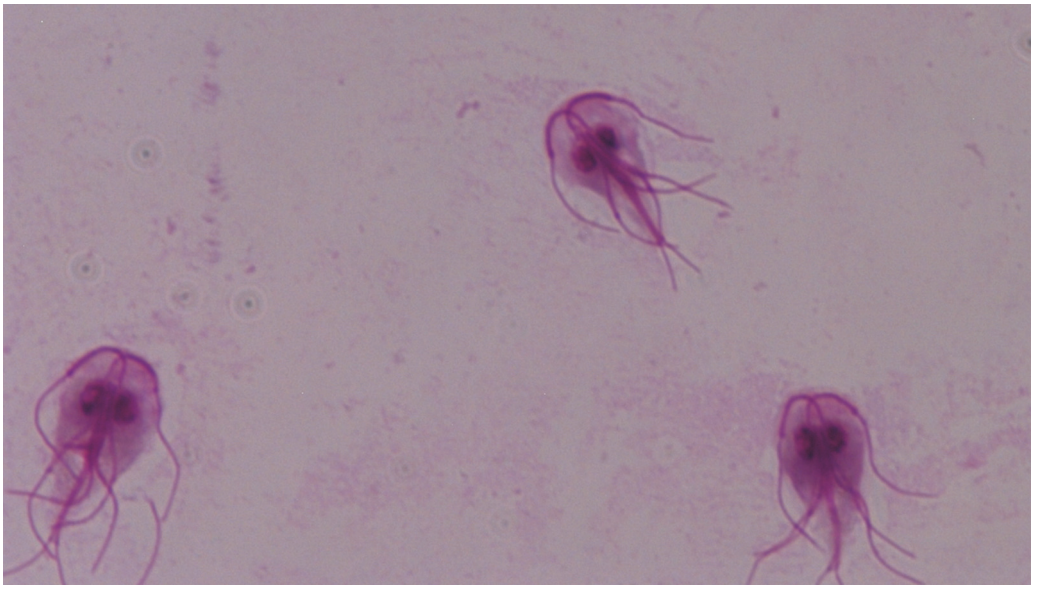


Figura 3. *Giardia* sp. Técnica de hematoxilina de Harris.

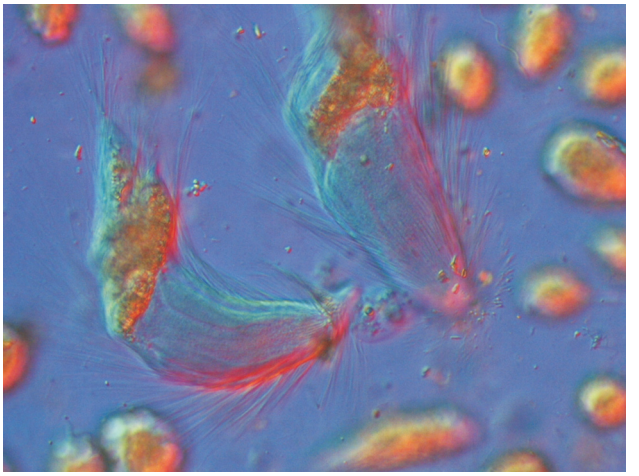


Figura 4. Triconínfido *in vivo*.

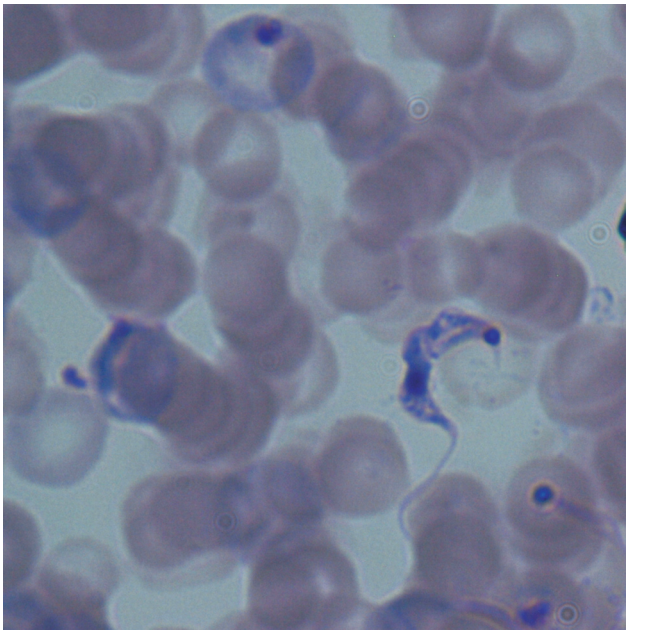


Figura 5. *Trypanosoma* sp. Técnica de hematoxilina de Harris.

ciclo de vida con varios estadios y pueden ser monoxénicos o heteroxénicos (Hausmann et al., 2003).

Otros flagelados heterótrofos incluyen las especies de género *Stephanopogon* que fueron clasificadas anteriormente como ciliados, pero los estudios ultraestructurales mostraron que poseen varias hileras de flagelos cortos y un citostoma anterior (Sleigh, 1989; Lipscomb y Corliss, 1982).

Aspectos históricos de registros. El estudio de los zoomastigóforos en México se inició por Bravo en (1927) y continuó por Pérez-Reyes en 1963 (López-Ochoterena, 1970) y en el caso de la enfermedad de Chagas causada por *Trypanosoma cruzi* Chagas se atribuye a Mazzotti en el año de 1940 (Tay et al., 1980; Velasco-Castrejón y Rivas-Sánchez, 2008) el descubrimiento de los 2 primeros casos.

Los listados taxonómicos como los de López-Ochoterena y Rouré-Cané (1970), Madrazo-Garibay y López-Ochoterena (1982), Madrazo-Garibay et al. (1986,

1988) y López-Ochoterena, (1999) incluyeron las especies de flagelados heterótrofos registrados en México para esas fechas. Para el Distrito Federal, se documentaron 84 especies (Mayén-Estrada et al., en prensa). Algunos de los trabajos de revisión corresponden a los de Tay et al. (1980), Velasco-Castrejón y Rivas-Sánchez (2008) y Beltrán et al. (2011).

Los aspectos abordados en los diferentes grupos incluyen, entre otros, el taxonómico, p. ej. de flagelados de anfibios y reptiles (Bravo, 1927), de termites (Pérez-Reyes y López-Ochoterena, 1965), del lago de Chapultepec (Madrazo-Garibay y López-Ochoterena, 1971), en la Cantera Oriente, D. F. (Aladro-Lubel et al., 2007), como patógenos (Rivera et al., 1984), en lagunas salobres (López-Ochoterena et al., 1988) y habitando en hojarasca de un bosque mesófilo (Rico-Ferrat, 1990). El aspecto taxonómico-ecológico ha sido abordado por varios autores entre ellos Rivera et al. (1986, 1992) y Lugo et al. (1998). Castro (1985), Moreno (1985) y Rivera et al. (1988) registraron las especies de sistemas de tratamiento de aguas y Lugo et al. (1991) refirieron las comunidades de protozoos indicadores de éste tipo de sistemas. Zumaquero-Ríos et al. (2011) contribuyeron con datos de diversidad de varios taxa de protistas en el estado de Puebla.

Concerniente a las especies parásitas, la literatura disponible es amplia e incluye aspectos del ámbito médico (Velasco-Castrejón et al., 1997, 2009; Becerril et al., 2010), inmunológico (Espinoza et al., 2011), serológicos (Goldsmith et al., 1979; Becerril-Flores y Valle-De la Cruz, 2003; Salazar et al., 2007; Galavíz-Silva et al., 2009), endemismo (Ramos-Ligonio et al., 2010), prevalencia (Sánchez-Vega et al., 2000) y aspectos moleculares (Pérez-Mutul et al., 1994; Ochoa-Díaz et al., 2012). Con un enfoque particular hacia los kinetoplástidos, Bautista-López (1993), de Haro (1997) y Salazar-Schettino et al. (2011) abordaron estudios de la enfermedad de Chagas, y considerando los vectores Bautista-López (1993), Jiménez y Palacios (1999), Sandoval-Ruiz et al. (2004), Licón-Trillo et al. (2010), Salazar-Schettino et al. (2010) y Espinoza et al. (2013) han realizado investigaciones en diferentes entidades.

Cuadro 1. Número de especies de flagelados heterótrofos registrados en México

Super grupo	*Taxón*	*Número de especies*
Rhizaria	Cercomonadidae	6
	Glissomonadida	2
Stramenopiles	Opalinata	21
	Bicosoecida	1
Excavata	Diplomonadida	15
	Retortamonadida	7
	Parabasalia	57
	Kinetoplastea	29
Incertae sedis		8

Diversidad

Actualmente se conocen 146 especies incluidas en los taxones Rhizaria, Stramenopiles y Excavata (Cuadro 1), cifra obtenida a través de la revisión de los registros publicados de especies. La riqueza específica en los 26 estados donde se han obtenido datos de especies se muestra en el Cuadro 2; se cuenta además con el registro

Cuadro 2. Número de especies de flagelados heterótrofos por estado en la República Mexicana

Estado	*Núm. especies*
Aguascalientes	1
Baja California	6
Campeche	1
Chiapas	4
Chihuahua	3
Colima	7
Distrito Federal	80
Estado de México	23
Guanajuato	7
Guerrero	7
Hidalgo	4
Jalisco	3
Michoacán	3
Morelos	15
Nayarit	5
Oaxaca	6
Puebla	28
Querétaro	3
Quintana Roo	2
Sinaloa	1
Sonora	2
Tabasco	2
Tamaulipas	3
Veracruz	11
Yucatán	4
Zacatecas	1

de 3 especies en la Isla Socorro y 3 para la República Mexicana. El número de especies descritas o registradas en periodos de 5 años se muestra en la figura 1.

Los géneros con el mayor número de especies corresponden a *Trypanosoma* con 14, *Trichomonas* y *Metadevescovina* con 12 y *Bodo* con 9 especies. De éstas, las especies de *Bodo* han sido registradas en 7 hábitats diferentes (agua dulce, lago salino, suelo, hojarasca, atmósfera, región nasal y bucofaríngea) y *Trypanosoma* se ha documentado en 20 estados.

Los grupos de los parabasálidos con el mayor número de especies registradas en México son los cristamonádidos como son los devescovinos endosimbiontes de insectos (25 especies) y los tricomonádidos, simbiontes del humano y otros animales vertebrados e invertebrados (19 especies). Para los tripanosomátidos, con un registro de 18 especies, dado el impacto médico de las especies de *Trypanosoma* y *Leishmania,* se ha puesto especial énfasis en su estudio a través del conocimiento de la distribución de sus vectores o del estudio clínico en el humano. Los opalínidos, endosimbiontes de anfibios, cuentan con un registro de 21 especies; otros grupos de simbiontes son los oximonádidos con 8 especies y para los triconínfidos se han documentado 4 especies. Para los taxones de flagelados simbiontes no se excluye la posibilidad de encontrar nuevas especies o ampliación de registro geográfico, de hospederos o de hábitats.

El número de especies de vida libre (54) documentadas en diversos ambientes es significativamente menor comparado con el de las especies simbiontes (Cuadro 3), y con excepción de las 9 especies de *Bodo*, las cuales debido a su ubicuidad se ha abordado el estudio de su distribución, la biodiversidad estimada no corresponde con el potencial de hábitats existente en las diversas regiones biogeográficas del país, a la plasticidad citológica y fisiológica, a las estrategias reproductivas y de dispersión de las especies, por lo que se concluye que el conocimiento de los flagelados no autótrofos es parcial.

Cuadro 3. Número de especies de flagelados heterótrofos de acuerdo al hábitat y ambiente

Hábitat y ambiente	*Número de especies*
Vida libre, salobres	3
Vida libre, dulceacuícolas	22
Vida libre, marinos	2
Vida libre, suelo	4
Vida libre, lago salino	9
Vida libre, hojarasca	3
Atmósfera	11
Región nasal y bucofaríngea humano	3
Simbionte, endosimbionte	116

Perspectivas. Las especies de los diversos grupos de flagelados heterótrofos están implicadas en alguno o varios aspectos que denotan importancia ecológica, biogeográfica, evolutiva, médica y socioeconómica. Desde la perspectiva ecológica, juegan un papel preponderante en las cadenas tróficas y son útiles como especies indicadoras; asimismo al establecer diferentes tipos de simbiosis con grupos de animales, constituyen un modelo ideal para realizar diferentes aproximaciones de estudio de comunidades, sin embargo deben circunscribirse a las normas de protección de la fauna que actúa como hospederos y que está en riesgo de extinción.

Se han realizado diversos tipos de estudio encaminados a resaltar y fundamentar la importancia de varias especies como agentes causales de enfermedades pero es necesario continuar con el esfuerzo y promover la prevención de las mismas, así como abundar en los aspectos de tipo inmunológico, bioquímico, genético y molecular. En el aspecto médico-veterinario, la información de los parásitos de especies de importancia económica es escasa y dispersa.

Asimismo se requiere continuar y fortalecer los estudios que puedan ser aplicados a proyectos de conservación conducidos, p. ej. a través de análisis de grados de contaminación. En el aspecto de la biodiversidad es prioritario promover el desarrollo de proyectos que permitan conocer la riqueza de especies en las diferentes áreas biogeográficas y ecosistemas, incluyendo p. ej. cuevas, cenotes, humedales, desierto, manglares, tanques de bromelias que no han sido contemplados para estudiar alguno de los taxones e incidirían asimismo en el aspecto biogeográfico. La escasez de registros de especies radica en las dificultades para la identificación debido entre otros aspectos, a las dimensiones de los organismos, la falta de bibliografía sistemática y los problemas en su ubicación en los sistemas de clasificación.

Los aspectos genéticos y moleculares no han sido, con excepción de lo realizado en algunas especies parásitas de humanos, aplicados en este conjunto de protistas, lo cual es imprescindible para complementar la caracterización morfológica, la explicación de pautas evolutivas y filogenéticas, así como para determinar nuevas especies.

Agradecimientos

A la P. de B. Ana V. Trujillo por su colaboración en el acopio de datos para elaborar la curva acumulativa de especies.

Literatura citada

Adl, S. M., A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukes, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown, F. Burki, M. Dunthorn, V. Hampl, A. Heiss, M. Hoppenrath, E. Lara, L. L. Gall, D. H. Lynn, H. McManus, E. A. D. Mitchell, S. E. Mozley-Stadridge, L. W. Parfrey, J. Pawloski, S. Rueckert, L. Shadwick, C. L. Schoch, A. Smirnov y F. W. Spiegel. 2012. The revised classification of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59:429-493.

Aladro-Lubel, M. A., M. Reyes-Santos, F. Olvera-Bautista y M. N. Robles-Briones. 2007. Ciliados y otros protozoos. *In* Guía ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental e inventario biológico, A. Lot (Coord.) Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 97-122.

Bautista-López, N. M. 1993. Estudio de transmisores de *Trypanosoma cruzi* en el estado de Morelos. Tesis maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 98 p.

Becerril-Flores, M. A. y A. Valle-De La Cruz. 2003. Descripción de la enfermedad de Chagas en el Valle de Iguala, Guerrero, México. Gaceta Médica de México 139:539-544.

Becerril, M. A., V. Angeles-Pérez, J. C. Noguéz-García y J. L. Imbert-Palafox. 2010. Riesgo de transmisión de *Trypanosoma cruzi* en el municipio de Metztitlán, Estado de Hidalgo, México, mediante la caracterización de unidades domiciliares y sus índices entomológicos. Neotropical Entomology 39:810-817.

Beltrán, S. S. L., R. Martínez-Domínguez, M. Enríquez-Gallegos y J. I. Santos-Preciado. 2011. Leishmaniasis visceral: veinte años de experiencia clínica en población pediátrica en un hospital de referencia en Chiapas. Boletín Médico del Hospital Infantil de México 68:91-96.

Bravo, H. 1927. Flagelados encontrados en batracios y reptiles del Valle de México. Memorias de la Sociedad Alzate 48:385-390.

Brugerolle, G. 1991. Cell organization in free-living amitochondriate heterotrophic flagellates. *In* The biology of free-living heterotrophic flagellates, D. J. Patterson y J. Larsen (eds.). Clarendon Press, Oxford. p. 133-148.

Castro, G. F. 1985. Estudio de los protozoos en un sistema de biodiscos en la planta de tratamiento de aguas residuales de Copilco C.U. Tesis, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 98 p.

De Haro, A. I. 1997. Enfermedad de Chagas en una comunidad del Altiplano Mexicano. Tesis de Posgrado, Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 101 p.

De Puytorac, P., J. Grain y J. P. Mignot. 1987. Prècis de protistologie. Société nouvelle des Editions Boubée. Paris. 581 p.

Espinoza, B., N. Solórzano-Domínguez, A. Vizcaino-Castillo, I. Martínez, A. L. Elias-López y J. A. Rodríguez-Martínez. 2011. Gastrointestinal infection with Mexican Tcl *Trypanosoma cruzi* strains: different degrees of colonization and diverse immune responses. International Journal of Biological Sciences 7:1357-1370.

Espinoza, B., J. A. Martínez-Ibarra, G. Villalobos, P. De la Torre, J. P. Laclette y F. Martínez-Hernández. 2013. Genetic variation of North American triatomines (Insecta: Hemiptera: Reduviidae): initial divergence between species and populations of Chagas disease vector. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 88:275-284.

Galavíz-Silva, L., D. P. Molina-Garza, M. A. González-Santos, R. Mercado-Hernández, J. R. González-Galaviz, J. L. Rosales-Encina y Z. J. Molina-Garza. 2009. Update on seroprevalence of anti-*Trypanosoma cruzi* antibodies among blood donors in Northeast Mexico. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 81:404-406.

Goldsmith, R. S., I. G. Kagan, R. Zárate, M. A. Reyes-González y J. Cedeño-Ferreira. 1979. Estudios epidemiológicos de la enfermedad de Chagas en Oaxaca, México. Boletín de la Oficina Sanitaria Panamericana 87:1-19.

Hausmann, K., N. Hülsmann y R. Radek. 2003. Protistology. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Berlin. 379 p.

Jiménez, M. L. y C. Palacios. 1999. Incidencia de la chinche piedrera (*Dipetalogaster maximus*) (Hemiptera: Heteroptera: Reduviidae) vector de *Trypanosoma cruzi* en zonas urbanas de La Paz, Baja California Sur, México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 70:215-221.

Licón-Trillo, A., K. Balsimelli-De La Peña, M. Acosta-Legarda, I. Leal-Berumen, B. Nogueda-Torres y J. A. Martínez-Ibarra. 2010. Infección natural por *Trypanosoma cruzi* en triatominos del Centro y Norte de México. Boletín de Malariología y Salud Ambiental 50:311-313.

Lipscomb, D. L. y J. O. Corliss. 1982. *Stephanopogon*, a phylogenetically important "ciliate" shown by ultrastructural studies to be a flagellate. Science 215:303-304.

López-Ochoterena, E. 1970. Historia de las investigaciones sobre protozoarios de vida libre de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:1-15.

López-Ochoterena, E. 1999. Diversidad protozoológica de México. II. Especies asociadas a moluscos. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 49:105-108.

López-Ochoterena, E. y M. T. Rouré-Cané. 1970. Lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:23-68.

López-Ochoterena, E., M. Madrazo-Garibay y R. Pérez-Reyes. 1988. *Hexamita nelsoni* (Sarcomastigophora, Diplomonadida) y su asociación con diversas especies de moluscos de la laguna de Términos, Campeche y el sistema fluvio-lagunar Atasta-Pom. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología 15:259-264.

Lugo, A., S. Martínez, F. Rivera y R. Sánchez. 1991. Protozoan indicator communities in waste stabilization pond systems. *In* Proceedings of the International Symposium of Biological approach to sewage treatment process: current status and perspectives, P. Madoni (ed.). Perugia, Italia. p. 115-118

Lugo, A., J. Alcocer, M. R. Sánchez y E. Escobar. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes.

Hydrobiologia 381:9-13.

Madrazo-Garibay, M. y E. López-Ochoterena. 1971. Primer registro en México de una especie del orden Bicosoecida (Protozoa, Zoomastigophorea). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 32:165-169.

Madrazo-Garibay, M. y E. López-Ochoterena. 1982. Segunda lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista Latinoamericana de Microbiología 24:281-295.

Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1986. Especies del Phylum Sarcomastigophora asociadas a animales y plantas silvestres, estudiadas en México. I. Relación taxonómica y bibliográfica. Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología 57:399-414.

Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1988. Especies del Phylum Sarcomastigophora asociadas a animales domésticos, estudiadas en México. IV. Relación taxonómica y bibliográfica. Anales del Instituto de Biología, Serie Zoología 58:843-852.

Mayén-Estrada, R., M. Reyes-Santos, M. Vicencio-Aguilar y R. Aguilar-Aguilar. (En prensa). Protozoos. *In* Biodiversidad del Distrito Federal. Estudio de estado, Z. Cano-Santana (ed.). Conabio-GDF.

Moreno, R. G. 1985. Análisis de protozoarios en un sistema de biodiscos empleado en la planta de tratamiento de C.U. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 90 p.

Mylnikov, A. P. 1991. Diversity of flagellates without mitochondria. *In* The biology of free-living heterotrophic flagellates, D. J. Patterson y J. Larsen (eds.). Clarendon Press, Oxford. p. 149-158.

Ochoa-Díaz, Y. O., C. Y. López-Moreno, J. G. Rendón-Maldonado y H. S. López-Moreno. 2012. Molecular diagnosis of *Leishmania mexicana* in a cutaneous leishmaniasis case in Sinaloa, Mexico. Vector-borne and Zoonotic Diseases 12:78-80.

Patterson, D. J. y M. Zölffel. 1991. Heterotrophic flagellates of uncertain taxonomic position. *In* The biology of free-living heterotrophic flagellates, D. J. Patterson y J. Larsen (eds.). Clarendon Press, Oxford. p. 427-475.

Pérez-Mutul, J., L. Balam-Tzeek y S. Canto-Lara. 1994. Identificación de protozoarios del género *Leishmania* con sondas biotinadas de kDNA en la Península de Yucatán, México. Revista Biomédica 5:60-69.

Pérez-Reyes, R. y E. López-Ochoterena. 1965. Flagelados de termes mexicanos. I. Descripción de algunas especies de *Incisitermes marginipennis* (Latreille). Revista de Biología Tropical 13:1-27.

Ramos-Ligonio, A., A. López-Monteon, D. Guzmán-Gómez, J. L. Rosales-Encina, Y. Limón-Flores y E. Dumonteil. 2010. Identification of a hyperendemic area for *Trypanosoma cruzi* infection in central Veracruz, Mexico. American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 83:164-170.

Rico-Ferrat, G. 1990. Identificación de los protozoarios que habitan en la hojarasca de un bosque mesófilo en Gómez Farías, Tamaulipas, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 41:33-36.

Rivera, F., F. Medina, P. Ramírez, J. Alcocer, G. Vilaclara y E. Robles. 1984. Pathogenic and free-living protozoa cultured from the nasopharyngeal and oral regions of dental patients. Environmental Research 33:428-440.

Rivera, F., A. Lugo, J. Ponce, F. Lares y R. Ortiz. 1986. Zooflagellates in an anaerobic waste stabilization pond system in Mexico. Water, Air and Soil Pollution 27:199-214.

Rivera, F., F. Castro, G. Moreno, A. Lugo, E. Gallegos y M. Norouzian. 1988. Protozoa of a rotating biological contactor treatment plant in Mexico. Water, Air and Soil Pollution 42:281-301.

Rivera, F., A. Lugo, E. Ramírez, P. Bonilla, A. Calderón, S. Rodríguez, R. Ortiz, E. Gallegos, A. Labastida y M. Chávez. 1992. Seasonal distribution of air-borne protozoa in Mexico City and its suburbs. Water, Air and Soil Pollution 61:17-36.

Salazar, P. M., G. Rojas, M. Bucio, M. Cabrera, G. García, A. Ruiz, Y. Guevara y R. Tapia. 2007. Seroprevalencia de anticuerpos contra *Trypanosoma cruzi* y su asociación con factores de riesgo en menores de 18 años de Veracruz, México. Revista Panamericana de Salud Pública 22:75-82.

Salazar-Schettino, P. M., G. E. Rojas-Wastavino, M. Cabrera-Bravo, M. I. Bucio-Torres, J. A. Martínez-Ibarra, M. C. Monroy-Escobar, A. Rodas-Retana, Y. Guevara-Gómez, M. O. Vences-Blanco, A. L. Ruiz-Hernández y E. Torres-Gutiérrez. 2010. A revision of thirteen species of Triatominae (Hemiptera: Reduviidae) vectors of Chagas disease in Mexico. Journal of the Selva Andina Research Society 1:57-80.

Salazar-Schettino, P. M., M. Bucio-Torres, M. Cabrera-Bravo y A. L. Ruiz-Hernández. 2011. Presentación de dos casos de enfermedad de Chagas aguda en México. Gaceta Médica de México 147:63-69.

Sánchez-Vega, J. T., J. Tay-Zavala, L. Robert-Guerrero, R. Romero-Cabello, D. Ruiz-Sánchez y C. Rivas-García. 2000. Frecuencia de parasitosis intestinales en asentamientos humanos irregulares. Revista de la Facultad de Medicina, Universidad Nacional Autónoma de México 43:80-83.

Sandoval-Ruiz, C. A., J. L. Zumaquero-Ríos, G. Linares, R. Alejandre, M. L. Cedillo y J. F. López. 2004. Infección natural con *Trypanosoma cruzi* en triatominos (Hemiptera: Reduviidae: Triatominae), vectores de la enfermedad de Chagas en San Antonio Rayón, Jonotla, Puebla, México. Tecnociencia 6:39-47.

Sleigh, M. A. 1989. Protozoa and other protists. Arnold, London. 342 p.

Tay, J., P. M. Salazar-Schettino, M. I. Bucio, R. Zárate y L. Zárate. 1980. La enfermedad de Chagas en la República Mexicana. Salud Pública de México 22:409-450.

Velasco-Castrejón, O., B. C. Walton, B. Rivas-Sánchez, M. F. García, G. J. Lazaro, O. Hobart, S. Roldán, J. Floriani-Verdugo, A. Munguía-Saldana y R. Berzaluce. 1997. Treatment of cutaneous leishmaniasis with localized current field (radio frequency) in Tabasco, Mexico. The American

Journal of Tropical Medicine and Hygiene 57:309-312.

Velasco-Castrejón, O. y B. Rivas-Sánchez. 2008. Apuntes para la historia de la enfermedad de Chagas en México. Boletín Médico del Hospital Infantil de México 65:57-79.

Velasco-Castrejón, O., S. B. Rivas, S. A. Murguía y O. Hobart. 2009. Leishmaniasis cutánea de perros en México. Enfermedades Infecciosas y Microbiología 29:135-140.

Zumaquero-Ríos, L., E. Mangas-Ramírez, D. D. Ramírez-Guarneros y A. Montiel-Martínez. 2011. Diversidad de Protoctistas. *In* Conabio. La biodiversidad en Puebla, Estudio de estado. Conabio-Gob. Edo. Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. p. 110-119.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S34-S43, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31993

Biodiversidad de Ciliophora en México

Biodiversity of Ciliophora in Mexico

Rosaura Mayén-Estrada✉, Margarita Reyes-Santos y Rogelio Aguilar-Aguilar

Laboratorio de Protozoología, Departamento de Biología Comparada, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, 04510 México D. F., México.
✉ *romaraf@gmail.com*

Resumen. Los ciliados conforman un grupo de aproximadamente 8 000 especies. En la actualidad el número de especies registradas en México asciende a 959 que corresponde a un 12% del total de especies descritas a nivel mundial. Se analiza el aspecto histórico de los estudios de ciliados, bajo las perspectivas taxonómica y ecológica. Se presentan datos de algunas categorías taxonómicas del phylum Ciliophora, de la distribución geográfica y de la riqueza de especies en diferentes ambientes y hábitats. Se concluye que en algunas regiones del país no se ha abordado el estudio de estos protistas, aunque existen los microhábitats favorables para el establecimiento de poblaciones, por lo cual la estimación de la riqueza específica que aquí se presenta está probablemente subestimada.

Palabras clave: ciliados, taxonomía, distribución, biogeografía.

Abstract. Protozoan ciliates include about 8 000 species; actually, 959 species have been reported for Mexico or 12% of the world's records. A historical account of taxonomic and ecological studies is presented. We present data of some taxa of Phylum Ciliophora, its geographic distribution and species richness, in diverse habitats and environments. We conclude that many regions in the country for which no data on species of ciliates are available, even when they possess favorable microhabitats for the establishment of populations, make the present diversity figures to be underestimated.

Key words: ciliates, taxonomy, distribution, biogeography.

Introducción

Aspectos citológicos y reproductivos. Los protozoos ciliados conforman un grupo de aproximadamente 8,000 especies (Hausmann y Hulsman, 1996; Lynn, 2008) incluidas en 2 subphyla y 11 clases (Lynn, 2008). Los ciliados se caracterizan por la posesión de cilios o estructuras ciliares compuestas en alguna etapa de su ciclo de vida, variables en número y arreglo, la posesión de 2 tipos de núcleo (macronúcleo y micronúcleo) por lo cual son heterocarióticos, el proceso sexual de conjugación (Lynn, 2008) y la presencia de una corteza o capa cortical con 2 componentes, la película y las cinétidas (Hausmann y Hulsman, 1996). La película incluye a la membrana celular o plasmalema y por debajo de ella se ubican una serie de alveolos, por lo cual se incluyen en el taxón Alveolata (Adl et al., 2012). La ciliatura se dispone como somática y oral; los cilios se originan en cuerpos basales o cinetosomas, que se organizan en cinétidas (monocinétidas y dicinétidas somáticas, policinétidas orales), componentes primordiales de la infraciliatura.

La longitud de las células de los ciliados varían entre 10 µm y 3 000 µm (Jones, 1974). Son organismos unicelulares, generalmente solitarios pero también se manifiestan formas coloniales, son heterótrofos, y en algunas especies como *Laboea strobila, Euplotoides* cf. *daidaleos* y *Stichotricha secunda* se ha documentado la mixotrofía (Stoecker et al., 1988; Macek et al., 2006, 2008). Poseen vacuolas contráctiles y un complejo de vesículas y canales, y los extrusomas son muy comunes (Lynn, 2008) (Figs. 1-4).

La fisión binaria, mecanismo de reproducción asexual, es el método más común en el ciclo de vida de los ciliados, en donde la célula parental se divide en 2 células (clonas) mediante la citocinesis y cariocinesis; la gemación es frecuente en especies sésiles. En el proceso sexual de conjugación, en el cual 2 células se fusionan parcialmente, 1 de los núcleos haploides derivados del micronúcleo por meiosis se intercambia y permite la recombinación génica; posteriormente este núcleo gamético migratorio se fusiona con el núcleo gamético estacionario (cariogamia) y se forma el sincarion que se divide 2 veces para formar macronúcleos y micronúcleos, hasta restablecer la condición nuclear de

Recibido: 01 junio 2012; aceptado: 25 marzo 2013

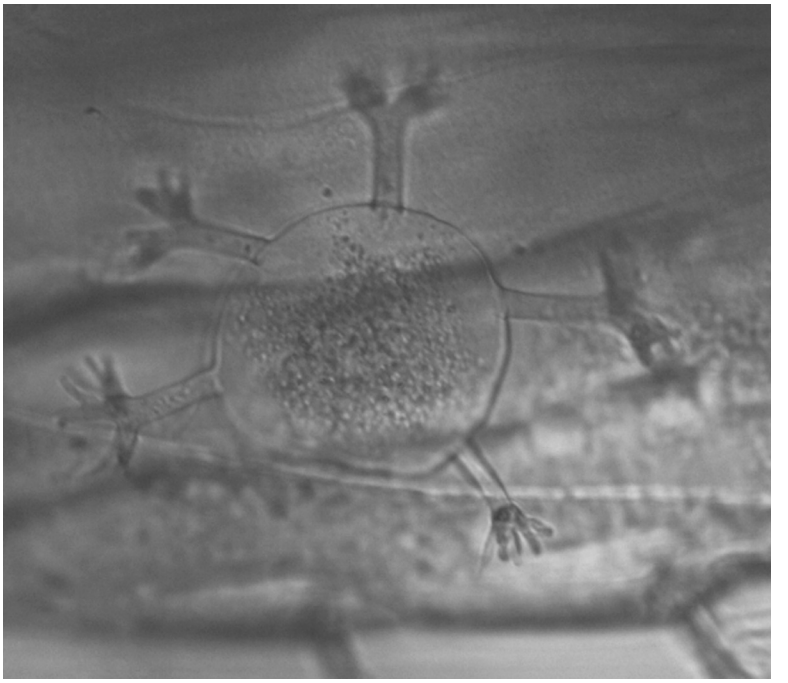


Figura 1. *Dendrocometes* sp. adherido al pereiópodo de *Hyalella* sp. Se muestra un suctor con los tentáculos que irradian desde la célula y que se ramifican dendríticamente.

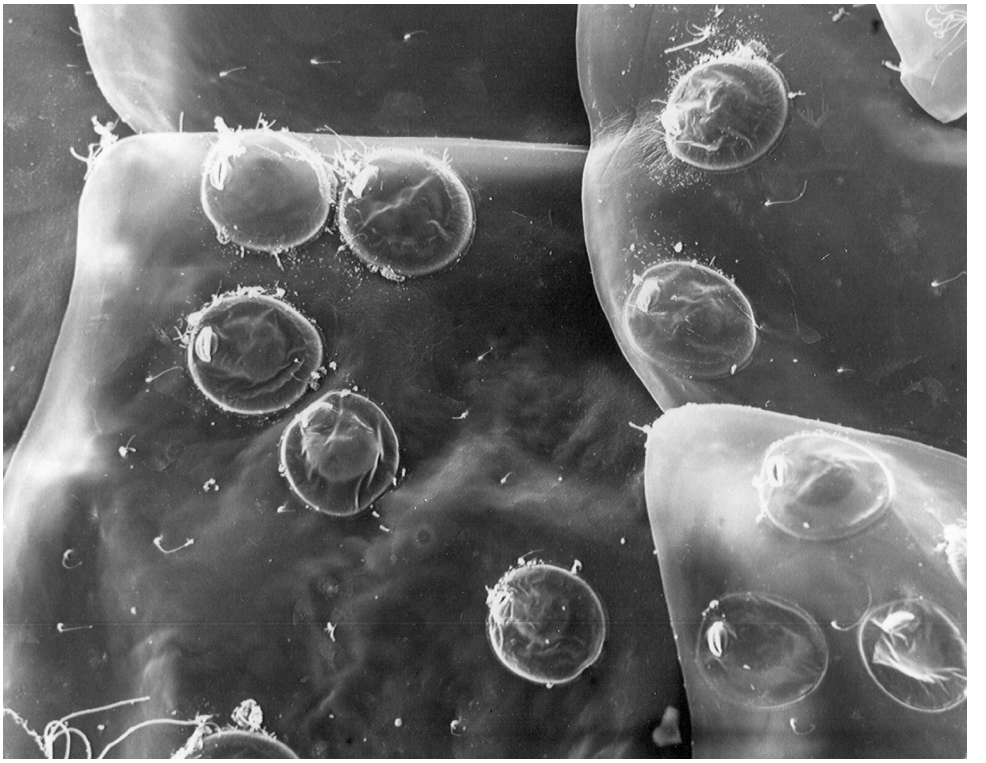


Figura 2. *Lagenophrys* sp. adherido al pereiópodo de *Hyalella* sp. Se observan varios individuos de *Lagenophrys* donde destacan la loriga y la abertura de la misma.

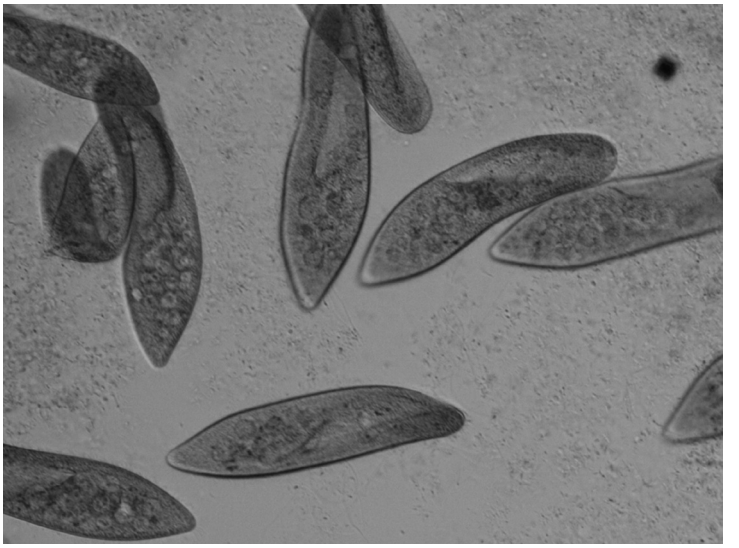


Figura 3. *Paramecium* sp. del lago de Xochimilco, D. F. Varios individuos de este ciliado con numerosas vacuolas y la citofaringe.

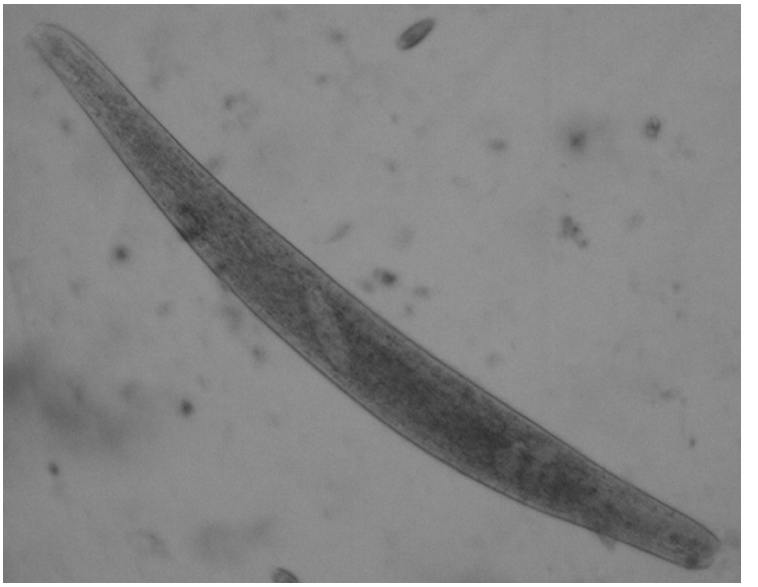


Figura 4. *Spirostomum* sp. del lago de Xochimilco, D. F. En la imagen se observa un individuo donde destacan las cinetias, algunas vacuolas digestivas así como el macronúcleo.

la especie. Este proceso sexual, junto con otro denominado autogamia, se presenta ante diversos estímulos, como la falta de alimento, cambios de temperatura y luz (Lynn, 2008). La formación de quistes es común.

Aspectos ecológicos. Tanto la ciliatura oral como la somática muestran una diversidad de arreglos en los ciliados, lo que repercute en su diversidad e importancia ecológica; exhiben un amplio rango de estrategias de alimentación y ocupan una diversidad de nichos (Lynn, 2008). Los ciliados forman parte de las cadenas tróficas, habitan en ambientes acuáticos dulceacuícolas tanto en sistemas lénticos y lóticos (lagos, estanques, ríos, cascadas), salobres (estuarios, lagunas costeras), lagos salinos (lagos cráter), marinos (playas, mar abierto, glaciares, profundidades oceánicas), terrestres (suelos, musgos, hojas, agua del tanque de las bromelias) y en sistemas de tratamiento de

aguas residuales. Forman parte consistente del bentos y constituyen una fracción importante de la biomasa del plancton. Así mismo, establecen una gama amplia de simbiosis como la foresis, parasitismo, mutualismo y comensalismo (Lynn, 2008); sus hospederos corresponden a animales (invertebrados y vertebrados) y plantas; la única especie parásita del humano es *Balantidium coli*, pero existen numerosas especies parásitas de vertebrados e invertebrados capaces de diezmar las poblaciones y causar diversas afecciones. También se conocen especies de ciliados que son parásitas de otros ciliados, como en el caso del suctor *Sphaerophrya canelli* (Matthes et al., 1998).

Registros ciliatológicos: pasado y presente. En México, para los ciliados, se han realizado diferentes tipos de estudios, con aspectos taxonómicos y morfocitológicos, ecológicos y de importancia en los ecosistemas, ultraestructurales utilizando técnicas de microscopía electrónica de barrido y epifluorescencia, y en menor número, de biología molecular, en diversos hábitats y localidades.

Existen un poco más de 130 contribuciones relacionadas con algún aspecto de estudio de los ciliados, que por razones de espacio no es posible señalarlas todas, por lo cual solo se hará referencia a algunas de ellas, en los ámbitos taxonómico y ecológico principalmente.

Concerniente a algunos aspectos históricos de la protozoología en México, de acuerdo con López-Ochoterena (1970), el estudio de los protozoos de vida libre en México se inició en 1884, en las aguas del canal de La Viga y pantanos de San Lázaro en el Distrito Federal, y el inicio del estudio en los protozoos parásitos fue en 1948.

Bajo una perspectiva descriptiva-taxonómica, en el caso de los ciliados de México, Bravo-Hollis (1922, 1923, 1924), Beltrán (1929), Sokoloff (1930a, b, 1936), Sámano y Sokoloff (1931), Chavarría (1933) y Osorio-Tafall (1941) fueron los pioneros. Entre otros, en la década de 1960, López-Ochoterena (1962, 1966) en ambiente dulceacuícola, y Aladro-Lubel y López-Ochoterena (1967) en una laguna salobre, aportaron datos de varias especies de ciliados. Con sus listados taxonómicos, López-Ochoterena y Rouré-Cané (1970), Madrazo-Garibay y López-Ochoterena (1982) y Madrazo-Garibay et al. (1988, 1990) contribuyeron con el conocimiento de los ciliados de vida libre y simbiontes, integrando la información de registros existente en esas fechas. En particular para los tintínidos, Santamaría del Angel (1985), contribuyó significativamente con datos para Baja California, México. Posteriormente, Aladro-Lubel et al. (1987, 1990), refirieron las especies de ambientes marinos y salobres, incluyendo ilustraciones en el segundo de ellos. El listado de especies más reciente es el de Aladro-Lubel et al. (2006) quienes incluyeron 540 especies, 26 formas y 15 variedades de ciliados de vida libre y simbiontes distribuidas en la República Mexicana, que sumadas a los registros previos dieron un total de 952 especies para México. A partir de esa fecha, varios autores han aportado diversos datos del estudio de éste taxón. Como contribuciones de registro de especies, Aladro-Lubel et al. (2007, 2009) enlistaron a 62 y 66 especies respectivamente, observadas en la Cantera Oriente, Ciudad Universitaria, D. F. y Mayén-Estrada et al. (en prensa) listaron las 279 especies (sin incluir formas ni variedades) registradas en el Distrito Federal.

Enfocados a aspectos ecológicos de especies de ciliados, entre otros, Lugo et al. (1998) abordaron el análisis de especies de ciliados como componentes de comunidades litorales en los lagos Atexcac y Alchichica, Puebla. Macek et al. (1994) definieron los cambios de la estructura de la comunidad de acuerdo a la estratificación en el lago Atexcac; Macek et al. (2006, 2008) registraron los cambios en las comunidades de acuerdo a periodos climáticos y la distribución de las especies de acuerdo en un gradiente de profundidad en el lago Alchichica, respectivamente. En la laguna de Chautengo, Guerrero, Bulit y Díaz-Avalos (2009) analizaron la influencia de factores ambientales en la diversidad de ciliados; Bulit et al. (2009) estudiaron los patrones de diversidad con análisis de regresión múltiple y Bulit et al. (2011) aportaron datos de la abundancia y diversidad de ciliados.

Entre las descripciones de nuevas especies más recientes, Mariño-Pérez et al. (2010), describieron a *Periacineta mexicana* utilizando la secuencia parcial del gen 18S rRNA.

Diversidad

En la actualidad el número de especies distribuidas en México asciende a 959, que corresponde a un 12% del número total de especies descritas a nivel mundial. De este total, 64 especies están incluidas en el subphylum Postciliodesmatophora y 895 en el subphylum Intramacronucleata, distribuidas en 11 clases, 46 órdenes, 158 familias y 332 géneros. En el cuadro 1 se indica el número de géneros y especies por familias, donde se observa que los ofrioscolécidos (simbiontes), codonélidos y tintínidos (marinos), vaginicólidos y vorticélidos (sésiles) son los que muestran las riquezas específicas más altas. La descripción y registro de los ciliados iniciados en la década de 1920, muestra un incremento gradual a partir de la década de 1960 hasta el año 2011 (Fig. 5) y especies como *Colpoda steinii* Maupas, *Coleps hirtus* (Mueller), *Cyclidium glaucoma* Mueller y *Vorticella microstoma* Ehrenberg son las que presentan la distribución más amplia en México y se han registrado en 8 a 10 estados.

Cuadro 1. Número de géneros y especies de ciliados por familia registrados en México

Familias	*Géneros*	*Especies*
Kentrophoridae Jankowski	1	1
Trachelocercidae Kent	2	8
Cryptopharyingidae Jankowski	1	1
Loxodidae Buetschli	2	5
Geleiidae Kahl	3	5
Blepharismidae Jankowski in Small et Lynn	4	11
Climacostomidae Repak	2	2
Condylostomatidae Kahl in Doflein et Reichenow	1	2
Folliculinidae Dons	9	14
Peritromidae Stein	1	2
Spirostomidae Stein	2	6
Stentoridae Carus	2	7
Licnophoridae Buetschli	1	1
Kiitrichidae Nozawa	1	1
Aspidiscidae Ehrenberg	1	13
Euplotidae Ehrenberg	4	21
Uronychiidae Jankowski	4	5
Ascampbelliellidae Corliss	2	2
Codonellidae Kent	3	37
Codonellopsidae Kofoid et Campbell	3	13
Cyttarocylididae Kofoid et Campbell	1	3
Dictyocystidae Haeckel	1	10
Epiplocylididae Kofoid et Campbell	3	8
Metacylididae Kofoid et Campbell	5	16
Petalotrichidae Kofoid et Campbell	1	1
Ptychocylididae Kofoid et Campbell	1	7
Rhabdonellidae Kofoid et Campbell	3	15
Tintinnidae Claparède et Lachmann	9	45
Tintinnidiidae Kofoid et Campbell	2	2
Undellidae Kofoid et Campbell	2	7
Xystonellidae Kofoid et Campbell	3	16
Lohmanniellidae Montagnes et Lynn	1	1
Strobilidiidae Kahl in Doflein et Reichenow	2	4
Strombidinopsidae Small et Lynn	1	1
Halteriidae Claparède et Lachmann	2	2
Oxytrichidae Ehrenberg	9	23
Trachelostylidae Small et Lynn	3	3
Amphisiellidae Jankowski	2	5
Kahliellidae Tuffrau	1	1
Spirofilidae Von Gelei	3	5
Epiclintidae Wicklow et Borror	1	1
Urostylidae Buetschli	7	15
Strombidiidae Fauré-Fremiet	3	12
Caenomorphidae Poche	1	2
Metopidae Kahl	3	12
Nyctotheridae Amaro	2	5
Acropisthiidae Foissner et Foissner	1	3
Actinobolinidae Kahl	2	3
Didiniidae Poche	2	3
Enchelyidae Ehrenberg	5	7
Lacrymariidae de Fromentel	1	9
Spathidiidae Kahl in Doflein et Reichenow	2	3
Tracheliidae Ehrenberg	3	4
Trachelophyllidae Kent	3	4
Amhpileptidae Buestchli	2	8
Litonotidae Kent	3	18
Mesodiniidae Jankowski in Small et Lynn	1	3
Balantidiidae Reichenow in Doflein et Reichenow	1	3
Isotrichidae Buetschli	3	4
Paraisotrichidae da Cunha	2	2
Buetschliidae Poche	9	14
Blepharocorythidae Hsiung	3	9
Cycloposthiidae Poche	2	7
Ophryoscolecidae Stein	12	83
Spirodiniidae Strelkow	4	8
Chilodonellidae Deroux	3	7
Chlamydodontidae Stein	1	1
Lynchellidae Jankowski	1	1
Dysteriidae Claparède et Lachmann	2	7
Hartmannulidae Poche	1	1
Ancistrocomidae Chatton et Lwoff	9	14
Sphenophryidae Chatton et Lwoff	1	1
Allantosomatidae Jankowski	2	3
Ephelotidae Kent	1	1
Metacinetidae Buetschli	1	2
Manuelophryidae Dovgal	1	1
Paracinetidae Jankowski	3	6
Podophryidae Haeckel	3	6
Spelaeophryidae Jankowski in Batisse	1	1
Thecacinetidae Matthes	1	1

Cuadro 1. Continúa

Familias	*Géneros*	*Especies*
Acinetidae Stein	3	7
Dendrosomidae Buestchli	1	1
Pseudogemmidae Jankowski	1	1
Solenophryidae Jankowski	1	1
Tokophryidae Jankowski in Small et Lynn	2	7
Trichophryidae Fraipont	2	3
Dendrocometidae Haeckel	1	2
Discophryidae Collin	2	4
Enchelyomorphidae Augustin et Foissner	1	1
Heliophryidae Corliss	1	1
Periacinetidae Jankowski	1	3
Leptopharyngidae Kahl	1	1
Microthoracidae Wrzesniowski	2	3
Nassulidae de Fromentel	1	2
Scaphidiodontidae Deroux in Corliss	1	1
Cyrtolophosididae Stokes	1	1
Platyophryidae de Puytorac, Pérez-Paniagua et Pérez-Silva	1	1
Woodruffiidae von Gelei	1	1
Bursariidae Bory de St. Vincent	1	1
Colpodidae Bory de St. Vincent	1	7
Incertae sedis Grossglockneriidae Foissner	1	1
Incertae sedis *Balantiophorus elongatum*	1	1
Metacystidae Kahl	1	2
Colepidae Ehrenberg	1	11
Holophryidae Perty	1	2
Plagiocampidae Kahl	2	2
Prorodontidae Kent	1	4
Urotrichidae Small et Lynn	2	4
Malacophryidae Foissner	1	1
Plagiopylidae Schewiakoff	2	2
Sonderiidae Small et Lynn	1	1
Trimyemidae Kahl	1	1
Discomorphellidae Corliss	1	1
Mylestomatidae Kahl in Dofelin et Reichenow	2	2
Clathrostomatidae Kahl	1	1
Frontoniidae Kahl	1	3
Lembadionidae Jankowski in Corliss	1	1
Parameciidae Dujardin	1	8
Urocentridae Claparède et Lachmann	1	1
Cinetochilidae Perty	3	6
Cohnilembidae Kahl	1	3
Cryptochilidae Berger in Corliss	3	4
Entodiscidae Jankowski	2	3
Entorhipidiidae Madsen	1	1
Loxocephalidae Jankowski	3	4
Orchitophryidae Cépède	1	1
Paralembidae Corliss et de Puytorac in Small et Lynn	1	3
Parauronematidae Small et Lynn	1	1
Philasteridae Kahl	3	3
Thigmophryidae Chatton et Lwoff	1	1
Uronematidae Thompson	2	4
Calyptotrichidae Small et Lynn	1	1
Conchophthiridae Kahl in Doflein et Reichenow	1	3
Ctedoctematidae Small et Lynn	1	1
Cyclidiidae Ehrenberg	3	16
Pleuronematidae Kent	1	4
Ancistridae Issel	1	4
Hemispeiridae König	3	3
Ichthyophthiriidae Kent	1	1
Glaucomidae Corliss	3	7
Tetrahymenidae Corliss	1	6
Turaniellidae Didier	2	5
Conidophryidae Kirby	1	2
Astylozoidae Kahl	1	1
Epistylididae Kahl	4	22
Lagenophryidae Buetschli	1	6
Opercularíidae Fauré-Fremiet in Corliss	3	8
Ophrydiidae Ehrenberg	1	1
Opisthonectidae Foissner	2	2
Scyphidiidae Kahl	1	7
Vaginicolidae de Fromentel	6	34
Vorticellidae Ehrenberg	4	36
Zoothamniidae Sommer	1	11
Trichodinidae Claus	1	10
Anoplophryidae Cèpede	1	4
Hoplitophryidae Cheissin	1	1
Maupasellidae Cépede	1	3
Radiophryidae de Puytorac	1	1
Totales	**332**	**959**

Las especies de ciliados se encuentran distribuidas en 14 provincias biogeográficas y 4 ecorregiones marinas, en éstas últimas se incluyen 117 especies (Fig. 6, Cuadro 2). La provincia que cuenta con el mayor número de especies (435) es el Eje Volcánico mientras que en la Sonorense y en Baja California sólo se ha registrado una especie en cada una de ellas.

Hay 266 especies de ciliados de vida libre en ambientes marinos, 235 de ciliados en ambientes dulceacuícolas y 216 en ambientes salobres (Cuadro 3). Respecto a los simbiontes, hay 147 especies endosimbiontes de vertebrados terrestres, seguido de ectosimbiontes de organismos salobres (131 especies). Algunas especies (89) se han observado adheridas a diversos substratos artificiales (tiras de plástico o portaobjetos) en ambientes acuáticos; del total de las especies, casi el 78% se han observado solamente en un hábitat.

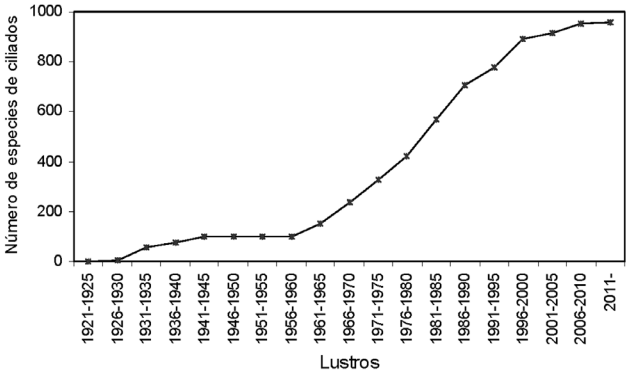


Figura 5. Curva acumulativa de especies registradas de ciliados en periodos de 5 años.

Las provincias Del Cabo, Los Altos de Chiapas, Oaxaca, Petén y Soconusco, albergan una diversidad de zonas y hábitats que representan ambientes potencialmente favorables para el establecimiento de diversos taxa de ciliados, sin embargo a la fecha no se cuenta con ningún registro. Tampoco hay registros de ciliados en las ecorregiones Pacífico Transicional de Monterey, Pacífico Sudcaliforniano, Golfo de México Norte y Mar Caribe. Los estados de la República Mexicana que no presentan ningún registro de ciliados son Coahuila, Quintana Roo, Tlaxcala y Zacatecas, en tanto que en el Distrito Federal y Veracruz han sido registradas 293 y 263 especies, respectivamente, de agua dulce, salobres y marinas.

De acuerdo a Foissner et al. (2008), resulta poco práctico aplicar el término endemismo a los protistas, como es el caso de los ciliados, debido principalmente a que algunas especies se han registrado en diferentes hábitats y localidades a nivel mundial. Un ejemplo de peritrico con una amplia distribución a nivel mundial es *Vorticella microstoma*, la cual en México, como organismo de vida

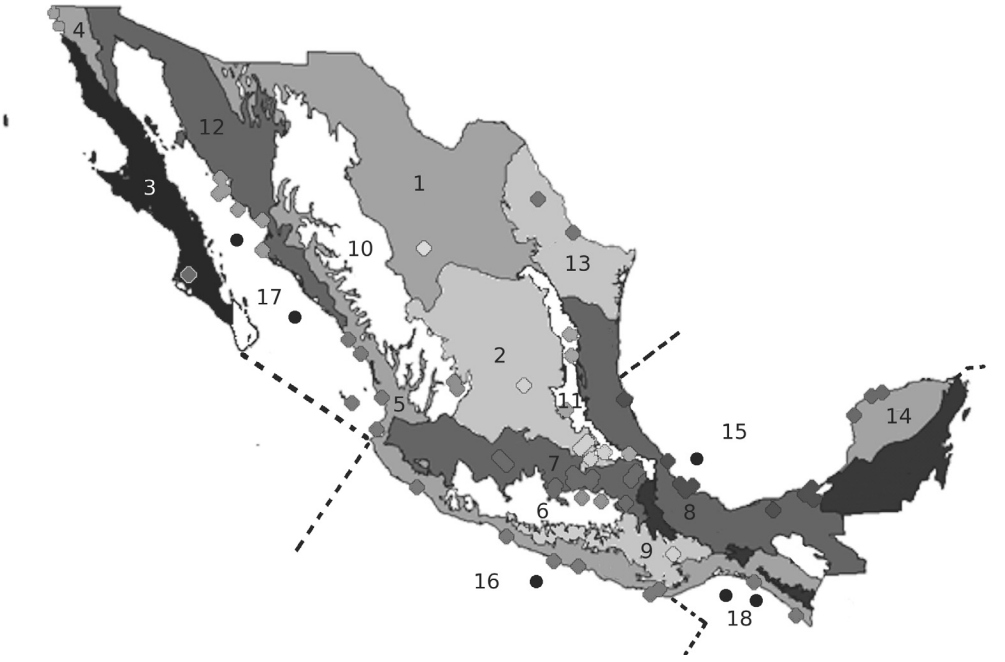


Figura 6. Distribución de las especies de ciliados por provincias biogeográficas (1-14) (Conabio, 1997) y ecorregiones marinas (15-18) (Spalding et al., 2007).

Cuadro 2. Número de especies de ciliados distribuidas en las provincias biogeográficas en México

Provincia biogeográfica	*Número de especies*
1 Altiplano norte	7
2 Altiplano sur	24
3 Baja California	1
4 California	117
5 Costa del Pacífico	69
6 Depresión del Balsas	9
7 Eje Volcánico	435
8 Golfo de México	373
9 Sierra Madre del Sur	32
10 Sierra Madre Occidental	2
11 Sierra Madre Oriental	9
12 Sonorense	1
13 Tamaulipeca	5
14 Yucatán	48
15 Golfo de México Sur*	96
16 Pacífico Transicional Mexicano*	2
17 Golfo de California*	15
18 Pacífico Centro-americano*	4

* Ecorregiones marinas

Cuadro 3. Número de especies de ciliados de acuerdo al hábitat y ambiente

Hábitat y ambiente de los ciliados	*Número de especies*
Vida libre, salobres	216
Vida libre, dulceacuícola	235
Vida libre, marinos	266
Vida libre, suelo	25
Vida libre, lago salino	7
Simbionte, salobres	131
Simbionte, dulceacuícola	90
Simbionte, marinos	72
Simbionte, endosimbionte	147
Substrato artificial, salobres	3
Substrato artificial, dulceacuícola	35
Substrato artificial, marino	50
Substrato artificial, lago salino	1

libre, epibionte y sobre substrato artificial, se ha registrado en ambientes dulceacuícolas y marinos así como en el suelo.

Perspectivas. En la República Mexicana existen numerosos microhábitats que ofrecen los requerimientos mínimos para el establecimiento de poblaciones de ciliados (p. ej. una película de agua o la presencia de un hospedero) y que no han sido explorados, por lo que no se descarta la descripción de nuevos taxa y se torna imprescindible el planteamiento de estudios en varias regiones del país para complementar el conocimiento de la biodiversidad de este grupo de protistas. El estudio de los ciliados en México se ha sustentado principalmente bajo el enfoque taxonómico, y las tendencias de desarrollo tecnológico, la sofisticación de la microscopía fotónica, y en pocos casos electrónica, ha permitido en la mayoría de los casos aportar datos valiosos de la riqueza de especies y su distribución y en menor grado, de aspectos citológicos finos. El aspecto ecológico ha sido primordial para establecer los patrones de distribución de las comunidades en ambientes principalmente lacustre y de lagunas costeras, por lo que es imperante ampliar este aspecto. En el ámbito molecular, el conocimiento es escaso.

Se concluye que el conocimiento taxonómico, ecológico y molecular de los ciliados en México, a la fecha es parcial.

Agradecimientos

Al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (DGAPA-PAPIIT-UNAM), Proyecto IN229811 por el financiamiento para trabajo de campo permitiendo complementar los registros en el Eje Volcánico. A la M en C. Maricela E. Vicencio-Aguilar, Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo en la elaboración de la base de datos de las especies descritas por año.

Literatura citada

Adl, S. M., A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukes, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown, F. Burki, M. Dunthorn, V. Hampl, A. Heiss, M. Hoppenrath, E. Lara, L. L. Gall, D. H. Lynn, H. McManus, E. A. D. Mitchell, S. E. Mozley-Stanridge, L. W. Parfrey, J. Pawlowski, S. Rueckert, L. Shadwick, C. L. Schoch, A. Smirnov y F. W. Spiegel. 2012. The revised classification of Eukaryotes. Journal of Eukaryotic Microbiology 59:429-493.

Aladro-Lubel, M. A. y E. López-Ochoterena. 1967. Protozoarios ciliados de México. XIV. Algunos aspectos biológicos de quince especies colectadas en la laguna de Mandinga, Veracruz. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 28:55-71.

Aladro-Lubel, M. A., R. Mayén-Estrada y M. Reyes-Santos. 2006. Listados faunísticos de México. XI. Registro actualizado de ciliados (Agosto, 2004). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 97 p.

Aladro-Lubel, M. A., M. Reyes-Santos, F. Olvera-Bautista y M. N. Robles Briones. 2007. Ciliados y otros protozoos. *In* Guía ilustrada de la Cantera Oriente: caracterización ambiental e inventario biológico, A. Lot (Coord.) Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 97-122.

Aladro-Lubel, M. A., M. Reyes-Santos y F. Olvera-Bautista. 2009. Diversidad de los protozoos ciliados. *In* Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel, A. Lot y Z. Cano-Santana (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México. p. 63-70.

Aladro-Lubel, M. A., M. E. Martínez-Murillo y R. Mayén-Estrada. 1987. Lista de los ciliados bentónicos salobres y marinos registrados en México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 58:403-448.

Aladro-Lubel, M. A., M. E. Martínez-Murillo y R. Mayén-Estrada. 1990. Manual de ciliados psamófilos marinos y salobres de México. Cuadernos 9. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 174 p.

Beltrán, E. 1929. Estudio monográfico de la *Oxytricha pellionella*, Ehr., contribución al conocimiento de los protozoarios del lago de Xochimilco. Memorias de la Sociedad Alzate 49:133-138.

Bravo-Hollis, H. 1922. Biología del *Chilodon cucullatus*. Revista Mexicana de Biología 3:24-28.

Bravo-Hollis, H. 1923. Contribuciones para el conocimiento de los Protozoarios Mexicanos. *Tocophrya infusionum* Stein. Revista Mexicana de Biología 4:74-84.

Bravo-Hollis, H. 1924. Contribuciones al conocimiento de los Protozoarios Mexicanos. VI. *Gastrostyla steinii* Engelmann. Organo de la Sociedad Mexicana de Biología 4:165-169.

Bulit, C. y C. Díaz-Avalos. 2009. Patrones de diversidad de ciliados del plancton en la laguna de Chautengo, Guerrero, México. Hidrobiológica 19:109-118.

Bulit, C., C. Díaz-Avalos y D. J. S. Montagnes. 2009. Scaling patterns of plankton diversity: a study of ciliates in a tropical coastal lagoon. Hydrobiologia 624:29-44.

Bulit, C., C. Díaz-Avalos y D. J. S. Montagnes. 2011. Estructura espacial de la abundancia y diversidad de los ciliados del microplancton en una laguna costera. Interciencia 36:593-599.

Conabio. 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4,000,000.

Chavarría, M. 1933. Estudios protistológicos. I. Fauna del tubo digestivo del toro (*Bos taurus* Linn.) de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 4:157-179.

Foissner, W., A. Chao y L. A. Katz. 2008. Diversity and geographic distribution of ciliates (Protista: Ciliophora). Biodiversity and Conservation 17:345-363.

Hausmann, K. y N. Hülsmann. 1996. Protozoology. George Thieme Verlag, Stuttgart. 338 p.

Jones, A. R. 1974. The Ciliates. Hutchinson University Library, London. 207 p.

López-Ochoterena, E. 1962. Protozoarios ciliados de México. II. Notas sobre la biología de *Tokophrya quadripartita* (Claparède et Lachmann, 1861) Bütschli, 1889 (Ciliata: Suctorida), en aguas dulces de México. Revista de Biología Tropical 10:1-10.

López-Ochoterena, E. 1966. Ciliados mesosapróbicos de Chapultepec (Sistemática, morfología, ecología). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 26:115-246.

López-Ochoterena, E. 1970. Historia de las investigaciones sobre protozoarios de vida libre de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:1-15.

López-Ochoterena, E. y M. T. Rouré-Cané. 1970. Lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:23-68.

Lugo, A., J. Alcocer, M. R. Sánchez y E. Escobar. 1998. Littoral protozoan assemblages from two Mexican hyposaline lakes. Hydrobiologia 381:9-13.

Lynn, D. H. 2008. The Ciliated Protozoa. Characterization, classification, and guide to the literature. Springer, New York. 605 p.

Macek, M., G. Vilaclara y A. Lugo. 1994. Changes in protozoan assemblage structure and activity in a stratified tropical lake. Marine Microbial Food Webs 8:235-249.

Macek, M., C. Callieri, K. Simek y A. Lugo-Vázquez. 2006. Seasonal dynamics, composition and feeding patterns of ciliate assemblages in oligotrophic lakes covering a wide pH range. Archiv für Hydrobiologie 166:261-287.

Macek, M., D. Pestová y M. E. Martínez-Pérez. 2008. Seasonal and spatial dynamics of a ciliate assemblage in a warm-monomictic Lake Alchichica. Hidrobiológica 18:25-35.

Madrazo-Garibay, M. y E. López-Ochoterena. 1982. Segunda lista taxonómica comentada de protozoarios de vida libre de México. Revista Latinoamericana de Microbiología 24:281-295.

Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1988. Especies del Phylum Ciliophora asociadas a animales domésticos, estudiadas en México. VI. Relación taxonómica y bibliográfica. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 2:869-882.

Madrazo-Garibay, M., E. López-Ochoterena, G. Rico-Ferrat y G. Serrano-Limón. 1990. Especies del Phylum Ciliophora asociadas a animales silvestres, estudiadas en México, III. Relación taxonómica y bibliográfica. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 61:449-456.

Mariño-Pérez, R., R. Mayén-Estrada e I. V. Dovgal. 2010. *Periacineta mexicana* n. sp. (Ciliophora, Suctoria, Discophryida), epizoic on Mexican backswimmers of the genus *Buenoa* (Insecta, Hemiptera, Notonectidae). Journal of Eukaryotic Microbiology 57:435-443.

Matthes, D., W. Guhl y G. Haider. 1998. Suctoria und Urceolariidae (Peritricha). Gustav Fischer Verlag Stuttgart. New York. 309 p.

Mayén-Estrada, R., M. Reyes-Santos, M. Vicencio-Aguilar y R. Aguilar-Aguilar. En prensa. Protozoos. *In* Biodiversidad del Distrito Federal. Estudio de Estado, Z. Cano-Santana (ed.). Conabio-Gobierno del D. F.

Osorio-Tafall, B. F. 1941. Tintinnidos nuevos o poco conocidos del plancton nerítico de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 2:147-174.

Sámano, B. A. y D. Sokoloff. 1931. La Flora y Fauna de aguas dulces del Valle de México. Monografías del Instituto de Biología México 1:5-49.

Santamaría del Angel, E. M. 1985. Tintinnida de la Bahía de Todos Santos, Baja California, México. Tesis Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 236 p.

Spalding, M. D., H. E. Fox, G. R. Allen, N. Davidson, Z. A. Ferdaña, M. Finlayson, B. S. Halpern, M. A. Jorge, A. Lombana, S. A. Lourie, K. D. Martin, E. McManus, J. Molnar, C. A. Recchia y J. Robertson. 2007. Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. BioScience 57:573-583.

Sokoloff, D. 1930a. Contribución al estudio del aparato nuclear de los infusorios hypotrichos. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 1:253-264.

Sokoloff, D. 1930b. *Stentor oligonucleatus* sp. nov. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 2:165-166.

Sokoloff, D. 1936. Análisis hidrobiológico del Manantial de la Mora de Actopan, Hgo. Ciliata, Flagellata, Rhizopoda. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 5:287-303.

Stoecker, D. K., M. W. Silver, A. E. Michaels y L. H. Davis. 1988. Obligate mixotrophy in *Laboea strobila*, a ciliate which retains chloroplasts. Marine Biology 99:415-423.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S44-S53, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32037

Biodiversidad de algas planctónicas marinas (Cyanobacteria, Prasinophyceae, Euglenophyta, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Parmophyceae, Raphidophyceae, Bacillariophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Dinoflagellata) en México

Biodiversity of marine planktonic algae (Cyanobacteria, Prasinophyceae, Euglenophyta, Chrysophyceae, Dictyochophyceae, Eustigmatophyceae, Parmophyceae, Raphidophyceae, Bacillariophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Dinoflagellata) in Mexico

David U. Hernández-Becerril✉

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-305. Cd. Universitaria, Coyoacán, 04510 México, D. F. México.
✉ *dhernand@cmarl.unam.mx*

Resumen. Este trabajo pretende actualizar la información sobre la biodiversidad de microalgas y protistas del fitoplancton marino en aguas mexicanas. Existe un mayor esfuerzo y literatura disponible para aguas del Pacífico mexicano, mientras que en la porción sur del golfo de México existen pocas obras recientes sobre grupos taxonómicos del fitoplancton. Indudablemente, las diatomeas y los dinoflagelados son los 2 grupos más diversos y dominantes en el fitoplancton marino en México, pero la fracción más pequeña, el picoplancton y ciertos grupos taxonómicos han revelado una diversidad desconocida e inesperada, y una relevancia que se incrementa con estudios modernos. Se siguen anotando nuevos registros en el fitoplancton de aguas mexicanas y se han venido describiendo nuevas especies, sobre todo de diatomeas, dinoflagelados y Parmophyceae. Ciertos grupos deberían ser estudiados con protocolos especializados, ya que son prácticamente desconocidos en México. Se proponen algunas perspectivas de estudio del fitoplancton marino en México para el futuro.

Palabras clave: diatomeas, dinoflagelados, diversidad, fitoplancton marino, microalgas.

Abstract. This paper attempts to provide an updated revision of the biodiversity of the microalgae and protists of the marine phytoplankton in Mexican waters. A higher effort has been given to studies from the Mexican Pacific, considering the available literature, whereas the southern Gulf of Mexico counts with few recent investigations on phytoplanktonic taxonomic groups. Diatoms and dinoflagellates are, with no doubt, the most diverse and dominant phytoplankton groups in Mexico, but the smallest fraction, the picoplankton, and certain groups have revealed an unknown and unexpected diversity, and an increasing importance noticed from recent studies. New records in the marine phytoplankton have been annotated and new species have been described, particularly diatoms, dinoflagellates and Parmophyceae. Certain groups, however, should be systematically studied following specialized protocols, as they are virtually unknown in Mexico. Some future perspectives for the phytoplankton study in Mexico are proposed.

Key words: diatoms, dinoflagellates, diversity, marine phytoplankton, microalgae.

Introducción

En los últimos años, en los que ha existido un creciente deterioro del medio ambiente en todo el mundo, principalmente por actividades humanas, el conocimiento de la biodiversidad de las comunidades marinas de microorganismos ha adquirido una gran importancia. Una comunidad singular por su naturaleza y papel funcional en el ecosistema pelágico es el fitoplancton marino, constituido por especies de linajes algales y protistas, muy diversas en tallas y formas.

La importancia del fitoplancton marino ha sido enfatizada en diversas obras en todo el mundo, ya que es responsable de más de 45% de la producción primaria neta del planeta (Falkowsky et al., 2004; Simon et al., 2009). Además se puede mencionar el papel de casi cada grupo de microalgas y protistas fitoplanctónicos en los grandes temas de actualidad que preocupan a la sociedad humana y que tienen que ver con el agua (recursos acuáticos,

Recibido: 05 junio 2012; aceptado: 18 septiembre 2012

contaminación, indicadores de la calidad), la biodiversidad (conocimiento, mantenimiento, uso, valor, amenaza) y el cambio climático (especies invasoras, incremento de especies productoras de toxinas, acidificación de los océanos) (Hallegraeff, 2010; Fioroni et al., 2011).

Casi cada clase taxonómica de algas y protistas está representado en el fitoplancton marino, ya sea desde organismos procariotas (Cyanobacteria), organismos eucariotas del gran clado llamado Chromalveolata, considerando Stramenopiles (Heterokontas y parientes), Cryptophyta, Haptophyta y Dinoflagellata, hasta grupos taxonómicos de algas verdes (Chlorophyta, con sus clases Chlorophyceae y Prasinophyceae, y Euglenophyta) (Simon et al., 2009). La categoría de talla en el fitoplancton marino ha adquirido gran relevancia, ya que muchos estudios recientes han mostrado las diferentes contribuciones a la biomasa y productividad de ciertas fracciones, como microplancton (mayores de 20 µm), nanoplancton (entre 2 y 20 µm) y picoplancton (menores de 2 µ), y han descubierto una diversidad inesperada, sobre todo en los organismos de tallas más pequeñas (picoplancton), utilizando herramientas moleculares (Guillou et al., 2004; Pedrós-Alió, 2006; Vaulot et al., 2008).

Algunos autores han mencionado que las diatomeas (Bacillariophyta), los dinoflagelados (Dinoflagellata), las Haptophyta y las algas verdes (Chlorophyta) podrían contar aproximadamente por el 40, 40, 10 y 6% de las especies de eucariotas presentes en el fitoplancton marino actual, mientras que la suma de otros grupos contribuiría un 2% (Simon et al., 2009), aunque existe información adicional indicando una mayor diversidad de diatomeas en el fitoplancton marino, con cerca de 5 000 especies (Katz et al., 2004).

A pesar de los múltiples y diferentes enfoques sobre el concepto de especie en microalgas y protistas que constituyen el fitoplancton marino, y que usualmente incluyen el concepto morfológico (e.g. basado en características morfológicas), el concepto filogenético (e.g. basado en caracteres moleculares) y el concepto biológico de especie (e.g. basado en aspectos de reproducción sexual, hibridación y descendencia fértil, que en organismos fitoplanctontes son muy difíciles de identificar) (Amato et al., 2007; Simon et al., 2009), en este trabajo se utilizará fundamentalmente el concepto de morfoespecie, que es al más cotidiano y ampliamente usado. Existe una clara dominancia de las fases vegetativas sobre estadios sexuales en especies de fitoplancton (von Dassow y Montresor, 2011). Sin embargo, el término y concepto de especies crípticas (e.g. especies con características morfológicas idénticas o muy similares, pero con caracteres moleculares distintos), se considera en esta revisión (Lundholm et al., 2003; Sarno et al., 2005; Smayda, 2011).

En 1993 apareció un primer acercamiento a la biodiversidad del fitoplancton marino en México (Hernández-Becerril, 1993), que continuó 10 años más tarde, con un recuento de los grupos taxonómicos y sus especies presentes en aguas mexicanas (Hernández-Becerril, 2003). A lo largo de esos últimos 10 años, se han incrementado notablemente los trabajos en México y todo el mundo que han contribuido al conocimiento sobre la biodiversidad del fitoplancton marino, o de sus grupos taxonómicos (e.g. Alonso-Rodríguez et al., 2009; Hoppenrath et al., 2009; Esqueda-Lara y Hernández-Becerril, 2010; Kraberg et al., 2010). Este trabajo pretende actualizar la información y conocer el estado-del-arte de la biodiversidad de esta importante comunidad en aguas marinas mexicanas.

Diversidad

Dentro del fitoplancton marino, algunos cálculos indican un número entre 3 444 y 4 375 especies reconocidas (Sournia et al., 1991), de entre 3 365 y 4 024 especies (Sournia, 1995) y cerca de 5 000 especies (Tett y Barton, 1995; Simon et al., 2009). En México, un número estimado de taxones (especies, formas y variedades) se aproxima a 1 488, incluidos en 211 géneros, que representa 33-42% del total calculado para todo el mundo (Hernández-Becerril, 2003), aunque hay que considerar las investigaciones más recientes (ver abajo).

A continuación, se describen de manera muy general las características morfológicas de los distintos grupos taxonómicos que componen el fitoplancton marino y de los cuales existe información reciente en aguas mexicanas.

Cyanobacteria. Son organismos procariotas ancestrales, fotosintéticos y relativamente sencillos, cuyas formas en el fitoplancton marino pueden ser filamentosas en cadena (tricomas), cadenas de células cocoides o células esféricas, y pertenecen al microplancton o al picoplancton, debido a sus diferentes tallas. Algunas de sus especies son los organismos más abundantes en el planeta y contribuyen de manera importante a la productividad planctónica marina y a los ciclos de carbono y nitrógeno, mientras que otras especies están asociadas de manera simbiótica con organismos eucariotes, y otras producen toxinas de interés en la salud humana y la fauna marina (Hawser et al., 1992). Se han considerado pocos géneros de Cyanobacteria en el fitoplancton marino actual (Pearl, 2000), y entre 7-10 especies, aunque se sigue debatiendo la existencia de "razas" fisiológicas de ciertas especies picoplanctónicas (Ahlgren y Rocap, 2006).

En aguas mexicanas de ambos litorales se han reconocido especies de los géneros *Prochlorococcus* y *Synechococcus*, tanto por observaciones directas en

microscopio, como por el uso de ciertos equipos (citometría de flujo, HPLC) (Hernández-Becerril et al., 2012a) o de herramientas moleculares, así como las especies *Richelia intracellularis* y 3-4 especies del género *Trichodesmium* (Hernández-Becerril, 2003; Aldeco et al., 2009) (Fig. 8).

Chlorophyta. Prasinophyceae. Este grupo está compuesto de microalgas verdes ancestrales, fotosintéticas, unicelulares, con una gran variedad de formas (desde cocoides, ovoides, hasta en forma de corazón), y tallas (pertenecientes al nano o picoplancton), con o sin flagelos y en general con escamas orgánicas externas muy ornamentadas. Se han reconocido unas 103-136 especies en el fitoplancton marino (Sournia, 1995). La especie *Ostreococcus tauri*, perteneciente a este grupo, es el organismo eucariota más pequeño del mundo (Chrétiennot-Dinet et al., 1995).

En el Pacífico mexicano podemos contar las siguientes especies: *Micromonas pusilla*, *Nephroselmis olivacea*, *Pyramimonas orientalis*, *P. cordata* y *Resultor mikron* (López Tachiquín, 2002), mientras que hay evidencia de poblaciones importantes de *Micromonas pusilla* en el sur del Golfo de México (Hernández-Becerril et al., 2012a). Faltan muchos estudios detallados de este grupo en México, sobre todo de especies de *Pyramimonas* y de Prasinophyceae picoplanctónicos (Guillou et al., 2004).

Euglenophyta. Las formas planctónicas marinas de este grupo son flageladas, fusiformes, fotosintéticas o heterótrofas. Presentan una película externa que les confiere plasticidad y uno o 2 flagelos que se insertan en la faringe, en la porción anterior. Aunque no son muy comunes ni abundantes, suelen ser indicadoras de contaminación costera. Los registros actuales indican la presencia de 36-37 especies en el fitoplancton marino (Sournia, 1995).

Varios estudios no publicados, sobre todo en aguas del Pacífico mexicano, dan cuenta de la ocurrencia de especies de los géneros *Euglena*, *Eutreptia* y *Eutreptiella*. Es claro que hacen falta investigaciones sistematizadas sobre este grupo, para conocer no sólo su biodiversidad, sino su distribución y papel funcional.

Heterokontophyta. Chrysophyceae. Comprende un grupo relativamente pequeño de microalgas Heterokontas unicelulares, de formas cocoides, con o sin flagelos y usualmente móviles, tanto fotosintéticas como hetrótrofas. Están presentes en ambientes continentales y marinos, aunque hay pocas especies en el plancton marino (96-126 especies, Sournia, 1995), entre ellas algunas formas picoplanctónicas (Vaulot et al., 2008; Simon et al., 2009).

Hay pocos registros confiables de especies de este grupo, pero se ha documentado la presencia de *Meringosphaera mediterranea* en el Pacífico mexicano (López Tachiquín, 2002). Algunos estudios sin publicar, en otras regiones del mundo, muestran la presencia de especies heterótrofas de este grupo, que podrían ocurrir también en aguas mexicanas, por lo que es necesario estudiar este grupo.

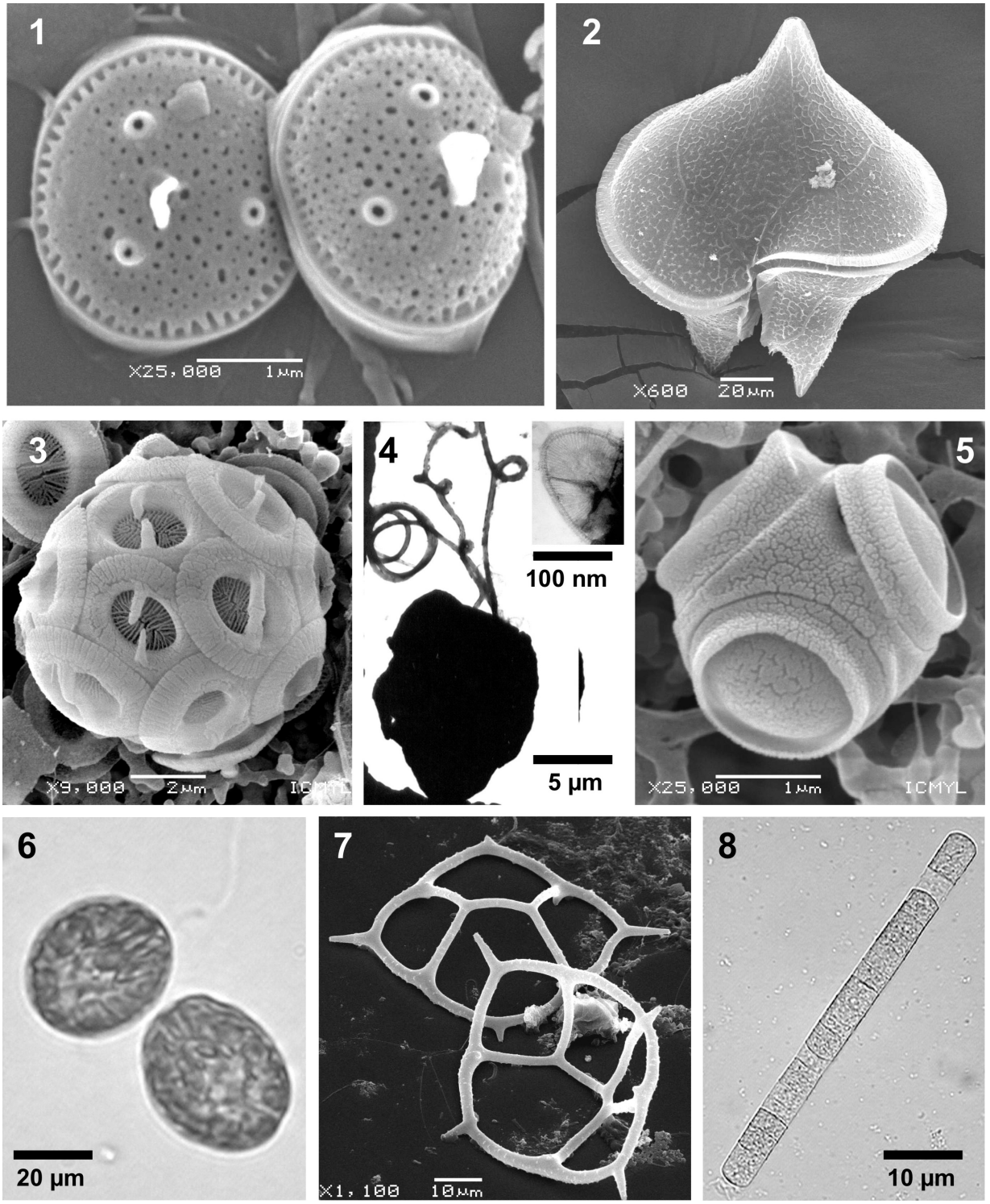
Dictyochophyceae. Este grupo comprende especies Heterokontas unicelulares, incluyendo silicoflagelados y sus parientes, que son casi exclusivamente planctónicos y marinos, en sus formas fotosintéticas y heterótrofas. Los silicoflagelados se distinguen por tener un exoesqueleto silíceo que contiene al protoplasma y un solo flagelo. Se conocen un gran número de especies extintas de silicoflagelados y se debate cuántas especies vivientes podrían existir en los mares mundiales, que varían de 1-3 (Moestrup, 1995; Kristiansen y Preisig, 2001) hasta 8 taxa (Throndsen, 1997; Hernández-Becerril y Bravo-Sierra, 2001). *Florenciella parvula* es una especie descrita recientemente, de talla nanoplanctónica (Eikrem et al., 2004), mientras que *Pseudochattonella verruculosa* y *Pseudochattonella farcimen* son 2 especies de Dyctyochophyceae recientemente caracterizadas, que forman proliferaciones tóxicas para los peces (Riisberg y Edvardsen, 2008).

En aguas del Pacífico mexicano se pueden contar hasta 7 taxones de silicoflagelados, todos pertenecientes al género *Dictyocha* (Hernández-Becerril y Bravo-Sierra, 2001; Hernández-Becerril, 2003) (Fig. 7). Otros grupos de Dictyochophyceae deberían ser estudiados con detalle.

Eustigmatophyceae. El grupo contiene pocas especies de microalgas Heterokontas, fotosintéticas, cocoides, sin flagelos aparentes y con un estigma. Sólo se han reconocido 3 especies en el fitoplancton marino (Sournia, 1995). Aparentemente, se han reconocido especies del género *Nannochloropsis* en aguas mexicanas (Hernández-Becerril, 2003), y hay información no publicada de altas densidades de 1 o 2 especies del género en el Pacífico central mexicano.

Parmophyceae. Son algas Heterokontas, con afinidad a la clase Bolidophyceae y a las diatomeas (Ichinomiya et al., 2010). Existen pocas especies, todas planctónicas marinas de tallas generalmente menores de 5 µm, cocoides y sin flagelos aparentes, con una cubierta rígida de sílice, compuesta por un número de placas de varias formas. Se anotan alrededor de 20 taxa (especies y categorías infraespecíficas) (Konno et al., 2007) en aguas de todo el mundo. En el Pacífico mexicano se han registrado 3 taxa: *Tetraparma insecta* (Fig. 5), *Triparma laevis* var. *mexicana* y *T. retinervis*, de las cuales la primera fue descrita originalmente en aguas marinas mexicanas, el Golfo de Tehuantepec (Bravo-Sierra y Hernández-Becerril, 2003).

Raphidophyceae. Son microalgas Heterokontas flageladas (2 flagelos desiguales insertados en la porción subapical), unicelulares, móviles y delicadas (sin cubierta rígida), con más afinidad al plancton marino. En general son formas



Figuras 1-8. Especies de varios grupos taxonómicos de fitoplancton marino. Microscopía de luz (ML), microscopía electrónica de barrido (MEB) y microscopía electrónica de transmisión (MET). 1, *Minidiscus comicus*, una diatomea, MEB. 2, *Protoperidinium depressum*, un dinoflagelado, MEB. 3, *Gephyrocapsa oceanica*, un cocolitofórido, MEB. 4, *Chrysochromulina* sp., una Haptophyta, con una escama orgánica externa (recuadro), MET. 5, *Tetraparma insecta*, Parmophyceae, MEB. 6, *Fibrocapsa japonica*, una Raphydophyceae, ML. 7, *Dictyocha californica*, un silicoflagelado, MEB. 8, *Trichodesmium thiebautii*, una Cyanobacteria, ML.

fotosintéticas, con algunas especies donde se ha detectado mixotrofía, que pueden producir grandes proliferaciones poblacionales y toxinas que afectan a peces. Se reconocen 11-12 especies del grupo (Sournia, 1995).

En México, particularmente en el Pacífico, se han registrado las especies *Chattonella marina*, *Chattonella* cf. *ovata*, *Fibrocapsa japonica* (Fig. 6) y *Heterosigma akashiwo* (Band-Schmidt et al., 2004); recientemente se ha informado de ciertas proliferaciones causadas por ciertas especies y asociadas con mortandad de peces (Cortés-Altamirano et al., 2006).

Bacillariophyta. Las diatomeas son un grupo taxonómico de eucariotas unicelulares cuya característica más importante es la presencia de una pared silícea que puede tener multitud de variaciones morfológicas y ser muy ornamentada (*Minidiscus comicus*, una diatomea picoplanctónica, Fig. 1), y que representan el grupo de autótrofos más exitoso en el ambiente pelágico, tanto por su gran diversidad de formas y especies, como por su importante contribución a la productividad global (Kooistra et al., 2007). El número aproximado de especies planctónicas actuales es de 1 300-1 700 (Sournia, 1995), aunque existe un cálculo de unas 5 000 especies (Katz et al., 2004).

Para aguas del Pacífico mexicano se han listado 864 taxones de diatomeas planctónicas marinas, incluyendo muchas formas ticoplanctónicas (Meave et al., 2003), alrededor de 1 000 taxones para el todo el Golfo de México (incluyendo formas bentónicas) (Krayesky et al., 2009), y unos 255 taxones en el sur del Golfo de México, con numerosos nuevos registros (Licea et al., 2011). Recientemente se han descrito especies nuevas de diatomeas planctónicas marinas en aguas del Pacífico mexicano, como *Pseudonitzschia roundii*, y las ticoplanctónicas *Cerataulus simsae* y *Fryxelliella pacifica* (Hernández-Becerril y Díaz-Almeida, 2006; Hernández-Becerril y Barón-Campis, 2008; Hernández-Becerril et al., 2012b). Existen nuevos registros, al menos en el Pacífico mexicano, incluyendo 4 especies del género *Nitzschia*, 3 del género *Pseudonitzschia* (Hernández-Becerril y Díaz-Almeyda, 2006; Quijano-Scheggia et al., 2011), y las especies *Rhizosolenia decipiens*, *Rhizosolenia fallax* y *Thalassiosira delicatula* (Hernández-Becerril et al., 2009, 2010a), entre otras.

Los estudios de biodiversidad recomendados para las diatomeas planctónicas marinas incluyen la descripción de nuevas especies, los complejos de especies crípticas (e.g. *Pseudonitzschia*, *Skeletonema*, etc.) y la filogenia y biogeografía de las asociaciones y comunidades actuales.

Cryptophyta. Microalgas unicelulares, móviles, ovoides y asimétricas, que son generalmente fotosintéticas (solo 2 géneros son heterótrofos). Tienen 2 flagelos similares, insertados en la porción apical o subapical, un periplasto externo, estructuras que descargan (eyectosomas), y un nucleomorfo (e.g. núcleo vestigial) interno. Las especies en el fitoplancton marino varían entre 57-73 (Sournia, 1995), aunque también se ha mencionado la cifra de 100 especies actuales (Cerino y Zingone, 2007). Hay información sin publicar que indica la presencia de especies de los géneros: *Hemiselmis* y *Rhodomonas* (Hernández-Becerril, 2003). Son urgentes los trabajos sobre las especies de este grupo taxonómico, que podría adquirir gran importancia ecológica en amplias zonas oceánicas.

Haptophyta. Es un grupo de microalgas flageladas con una estructura adicional parecida a un tercer flagelo, el haptonema, que presentan escamas orgánicas o mineralizadas (carbonato de calcio o sílice) y son muy comunes y diversas en el fitoplancton marino de todo el mundo, particularmente los cocolitofóridos. Casi todas las especies son fotosintéticas, pero hay formas mixótrofas. El número de especies totales se calcula en 350 (Adl et al., 2007), mientras que en el fitoplancton marino se han listado 244-303 especies (Sournia, 1995), de las cuales se pueden considerar unas 280 especies de cocolitofóridos actuales (Young et al., 2003).

Se han podido listar unos 58 taxones de cocolitofóridos en el Pacífico mexicano y Golfo de México (Hernández-Becerril et al., 2001, 2008a) (*Gephyrocapsa oceanica*, Fig. 3), además se han registrado la ocurrencia de *Phaeocystis pouchetii* (López Tachiquín, 2002) y especies de *Chrysochromulina* (Fig. 4). Se sugieren estudios complementarios de cocolitofóridos, utilizando posibilidades de cultivo, así como de las especies con escamas orgánicas y silíceas (e.g. *Chrysochromulina*, *Hyalolithus*, etc.), y las potencialmente tóxicas y nocivas (e.g. *Prymnesium*, *Phaeocystis*, etc.)

Chlorarachniophyta. Este pequeño grupo taxonómico está constituido por microalgas exclusivamente marinas, unicelulares, generalmente fotosintéticas, ameboides, cocoides o flageladas, con cloroplastos rodeados de 4 membranas, clorofilas *a* y *b*, y la presencia de un nucleomorfo. Se han reconocido solamente 1-2 especies en el fitoplancton marino actual (Sournia, 1995; Simon et al., 2009), aunque se han citado 5 géneros y 9 especies (Ishida et al., 2007), y se han venido describiendo nuevos géneros y especies en los últimos años (Ota et al., 2007a, 2009). La única especie reconocida para aguas mexicanas (Baja California Sur) es *Norrisiella sphaerica* (Ota et al., 2007b). De lo anterior, se anota la carencia de trabajos sobre este grupo y la urgencia de incrementar su conocimiento en el plazo inmediato.

Dinoflagellata. Los dinoflagelados son protistas alveolados (Alveolata) unicelulares que pueden formar cadenas, cenocitos o filamentos, en general poseen 2 flagelos de forma y función diferente, y pueden ser

formas fotosintéticas, mixótrofas, heterótrofas o parásitas (*Protoperidinium depressum*, Fig. 2). Algunas especies planctónicas marinas producen altas proliferaciones poblacionales y/o toxinas que causan padecimientos a la fauna marina y a los humanos. Es el grupo taxonómico más diverso y que contribuye más a la biomasa y productividad planctónica, después de las diatomeas. La diversidad de especies actuales en el plancton marino varía de 1 514-1 880 (Sournia, 1995), 1 555 (Gómez, 2005), hasta cerca de 2 000 especies (Adl et al., 2007; Taylor et al., 2008).

Recientemente se han publicado una lista de dinoflagelados del orden Dinophysales en aguas marinas mexicanas, que incluye 90 taxones (Hernández-Becerril et al., 2003), estudios del género *Protoperidinium* tanto en el Pacífico mexicano como en el sur del Golfo de México, que indica 101 taxones y 46 especies estudiadas de ese género en esas zonas, respectivamente (Okolodkov, 2005, 2008), así como un trabajo elaborado en el Pacífico mexicano que ha listado 605 taxones (especies y taxones infraespecíficos), dentro de 91 géneros de dinoflagelados principalmente planctónicos marinos (Okolodkov y Gárate-Lizárraga, 2006). En la porción mexicana del Golfo de México se han registrado 252 especies de dinoflagelados (Licea et al., 2004), mientras que para todo el Golfo de México se han encontrado 644 taxones de dinoflagelados (casi todos planctónicos) (Steidinger et al., 2009). Se han descrito algunas nuevas especies de dinoflagelados planctónicos marinos en el Pacífico mexicano, como *Amphisolenia fusiformis, Amphisolenia michoacana*, *Ceratium balechii*, *Dinophysis siankanensis* (Almazán-Becerril y Hernández-Becerril, 2002; Meave et al., 2003; Hernández-Becerril et al., 2008b). También se han anotado varios nuevos registros en el Pacífico mexicano (Hernández-Becerril y Bravo-Sierra, 2004a, 2004b; Okolodkov y Gárate Lizárraga, 2006; Gárate-Lizárraga y Verdugo-Díaz, 2007; Gárate-Lizárraga, 2008, 2009; Hernández-Becerril et al., 2010b; Gárate-Lizárraga et al., 2011) y el sur del Golfo de México (Parra-Toriz et al., 2012), incluyendo especies raras o interesantes como *Ceratium dens*, *Dinofurcula ultima*, *Heterocapsa pygmaea* y *Phalacroma turbineum*, la primera considerada tradicionalmente de distribución exclusivamente Indo-Pacífica, mientras que la segunda y última fueron detectadas después de casi 100 años de su descripción original. Asimismo, Esqueda-Lara y Hernández-Becerril (2010) elaboraron una flora de dinoflagelados del Pacífico central mexicano y documentaron la presencia de 2 nuevos registros. Sin embargo, a pesar de los esfuerzos para estudiar la biodiversidad de los dinoflagelados planctónicos marinos, se deberían seguir estudiando intensamente ciertos grupos, particularmente dinoflagelados de tecas delicadas o delgadas ("thin-walled"), dinoflagelados desnudos y especies del orden Dinophysales, que requieren análisis morfológicos y filogenéticos.

Otros grupos taxonómicos. Existen varios grupos taxonómicos presentes en el fitoplancton marino de todo el mundo, pero no reconocidos actualmente en México, como: Rhodophyceae, representado por 6 especies (Sournia, 1995); Bolidophyceae, clase taxonómica constituida por formas picoplanctónicas, con un sólo género (*Bolidomonas*) y 2 especies (Guillou et al., 1999); Pelagophyceae, que contiene algunas especies picoplanctónicas de amplia distribución y creciente importancia, como *Aureococcus anophagefferens*, *Aureoumbra lagunensis*, *Pelagococcus subviridis* y *Pelagomonas calceolata* (Andersen et al., 1993); Pinguiophyceae, de reciente descripción, incluyendo 5 géneros y 5 especies variables en tallas y formas, con alto contenido en ácidos grasos y omega3 (Kawachi et al., 2002); y Tribophyceae, grupo que cuenta con unas 9-13 especies (Sournia, 1995). El estudio sistemático de varios de estos grupos implica observaciones en vivo, establecimiento de cultivos, uso de técnicas y protocolos particulares y de equipos especializados, y empleo de métodos de biología molecular.

Perspectivas. De la información y datos aportados, resulta evidente que los grupos más diversos y mejor conocidos en el fitoplancton marino de México son las diatomeas y los dinoflagelados, y que recientemente se comienzan a estudiar ciertos otros grupos de flagelados o picoplanctónicos, destacando los cocolitofóridos (Haptophyta). Esto indudablemente que nos remite a la proporción anotada anteriormente sobre los porcentajes de especies reconocidas pertenecientes a los diferentes grupos taxonómicos propuestos por algunos autores (e.g. Simon et al., 2009). Si el número de aproximadamente 1 488 taxones reconocidos en aguas mexicanas (que representan 33-42% del total de especies calculado para el fitoplancton en todo el mundo) es confiable (Hernández-Becerril, 2003), deberemos añadir tanto los nuevos registros como las nuevas especies descritas en los últimos años, algunos de los cuales han sido referidos aquí en este trabajo.

Los estudios de ciclos e historias de vida adquieren cada día más importancia, ya que en muchos casos nos ayudan a entender la ecología e historia natural de las especies. Las poblaciones de una especie particular de fitoplancton en muestras naturales pueden contener células en diferentes fases de vida, con fuerte diferenciación en fisiología y diferentes papeles funcionales, aún cuando sean idénticas genéticamente (von Dassow y Montresor, 2011). Con el desarrollo y empleo cada vez más cotidiano de cultivos de microalgas y protistas planctónicos, existe un respaldo suficiente para estudios de morfología, fisiología, genética, filogenia molecular y ciclos de vida (desarrollo de estadios sexuales, producción de auxosporas, esporas, quistes) (e.g. Hernández-Becerril et al., 2010b). En estos tiempos es

muy recomendable contar con colecciones de cultivos, así como de colecciones de muestras preservadas.

Diversas herramientas moleculares se vienen usando regularmente y con mayor intensidad para el reconocimiento de especies, sobre todo las pertenecientes a complejos de especies incluyendo especies crípticas o de tallas muy pequeñas (picoplancton), lo que implica la consideración del concepto de especie filogenético (e.g. Marin y Melkonian, 2010; Medlin y Schmidt, 2010; Smayda, 2011). Sin embargo, no se debe soslayar la importancia de estudiar la variación morfológica y posibles límites, en términos morfológicos, de las especies.

Recientemente se han identificado especies y grupos de especies indicadores de cambio climático global (Tunin-Ley et al., 2009) o como invasoras debido a este cambio o a las actividades humanas (e.g. eutrofización cultural, comercio marítimo - aguas de lastre de barcos-, entre otras). Ya es evidente que hay variaciones importantes del medioambiente causadas por el cambio climático, y que amenaza seriamente la biodiversidad de las comunidades de microorganismos (Boyce et al., 2010).

Para considerar la presencia de especies de fitoplancton invasivas o invasoras debemos contar con registros históricos y confiables, y cuando a menudo no se cuenta con la información histórica (e.g. períodos prolongados, generalmente mayores de 50 años) se puede recurrir al estudio de estructuras de perennación (quistes, esporas, células de latencia) producidas por algunos grupos de organismos y usualmente provenientes de los sedimentos en lechos marinos (muestras geológicas).

Se pueden anotar algunos requisitos o condiciones para continuar el estudio de la biodiversidad del fitoplancton marino, como los siguientes: 1, capacitar, entrenar y contar con personal especializado en taxonomía de especies de fitoplancton marino y en procedimientos de biología molecular (Karlson et al., 2010); 2, establecer y desarrollar trabajo de investigación colaborativo, tanto multidisciplinario como multiinstitucional; 3, utilizar nuevos conceptos, métodos y protocolos en el estudio de las microalgas planctónicas; y 4, producir bases de datos confiables y accesibles y el desarrollo de código de barras para el reconocimiento de las especies. En cuanto al tema de fitoplancton tóxico y nocivo, hay mucho que decir, pero por ahora es conveniente remitir a los lectores a las revisiones recientes que dan cuenta de la situación actual (Hernández-Becerril et al., 2007; Cortés-Altamirano y Sierra-Beltrán, 2008).

Agradecimientos

Se agradece el apoyo parcial por parte del Proyecto No. IN226209-3, financiado por PAPIIT, DGAPA, UNAM, y a Yolanda Hornelas Orozco (ICMyL, UNAM), por su asistencia en el uso del MEB.

Literatura citada

Adl, S. M., B. S. Leander, A. G. B. Simpson, J. M. Archibald, O. R. Anderson, D. Bass, S. S. Bowser, G. Brugerolle, M. A. Farmer, S. Karpov, M. Kolisko, C. E. Lane, D. J. Lodge, D. G. Mann, R. Meisterfeld, L. Mendoza, Ø. Moestrup, S. E. Mozley-Standridge, A. V. Smirnov y F. Spiegel. 2007. Diversity, nomenclature, and taxonomy of Protists. Systematic Biology 56:684-689.

Ahlgren, N. A. y G. Rocap. 2006. Culture isolation and culture-independent clone libraries reveal new marine *Synechococcus* ecotypes with distinct light and N physiologies. Applied and Environmental Microbiology 72:7193-7204.

Aldeco, J., M. A. Monreal-Gómez, M. Signoret, D. A. Salas-de León y D. U. Hernández-Becerril. 2009. Occurrence of a subsurface anticyclonic eddy, fronts, and *Thichodesmium* spp. over the Campeche Canyon region, Gulf of Mexico. Ciencias Marinas 35:333-344.

Almazán-Becerril, A. y D. U. Hernández-Becerril. 2002. A new species of the dinoflagellate (Dinophyceae) genus *Dinophysis* from the Mexican Caribbean Sea, *Dinophysis siankanensis* sp. nov. Phycologia 41:374-381.

Alonso-Rodríguez, R., D. U. Hernández-Becerril e I. Gárate Lizárraga. 2009. Catálogo de microalgas de las lagunas costeras de Sinaloa. Serie Lagunas Costeras de Sinaloa 4. UNAM, Col. Sinaloa, SEMARNAT-CONACYT. 198 p.

Amato, A., W. H. C. F. Kooistra, J. H. Levialdi-Girón, D. G. Mann, T. Pröschold y M. Montresor. 2007. Reproductive isolation among sympatric cryptic species in marine diatoms. Protist 158:193-207.

Andersen, R. A., G. W. Saunders, M. P. Paskind y J. P. Sexton. 1993. Ultrastructure and 18S RNA gene sequence for *Pelagomonas calceolata* gen. et sp. nov., and the description of a new algal class, the Pelagophyceae classis nov. Journal of Phycology 29:701-715.

Band-Schmidt, C. J., L. Morquecho, D. U. Hernández-Becerril, A. Reyes-Salinas y E. Bravo-Sierra. 2004. Raphidophyceans on the coasts of Mexico. Hydrobiologia 515:79-89.

Boyce, D. G., M. R. Lewis y B. Worm. 2010. Global phytoplankton decline over the past century. Nature 466:591-596.

Bravo-Sierra, E. y D. U. Hernández-Becerril. 2003. Parmales (Chrysophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico, including the description of a new species, *Tetraparma insecta* sp. nov., and a proposal to the taxonomy of the group. Journal of Phycology 39:577-583.

Cerino, F. y A. Zingone. 2007. Decrypting cryptomonads: a challenge for molecular taxonomy.. *In* Unravelling the algae. The past, present, and future of algal systematics, J. Brodie y J. Lewis (eds.). The Systematics Association Special volume, Series 75. CRC Press. p. 197-214.

Cortés-Altamirano, R. y A. P. Sierra-Beltrán. 2008. Biotoxins from freshwater and marine harmful algal blooms occurring in Mexico. Toxin Reviews 27:27-77.

Cortés-Altamirano, R., R. Alonso-Rodríguez y A. Sierra-Beltrán. 2006. Fish mortality associated with *Chattonella marina* and *C.* cf. *ovata* (Raphidophyceae) blooms in Sinaloa (Mexico). Harmful Algae News 31:7-8.

Chrétiennot-Dinet, M. J., C. Courties, A. Vaquer, J. Neveux, H. Claustre, J. Lautier y M. C. Machado. 1995. A new marine picoeucaryote: *Ostreococcus tauri* gen. et sp. nov. (Chlorophyta, Prasinophyceae). Phycologia 34:285-292.

Eikrem, W., K. Romari, M. Latasa, F. Le Gall, J. Throndsen y D. Vaulot. 2004. *Florenciella parvula* gen. et sp. nov. (Dictyochophyceae, Heterokontophyta), a small flagellate isolated from the English Channel. Phycologia 43:658-668.

Esqueda-Lara, K. y D. U. Hernández-Becerril. 2010. Dinoflagelados microplanctónicos marinos del Pacífico central de México (Isla Isabel, Nayarit y costas de Jalisco y Colima). Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 206 p.

Falkowski, P. G., M. E. Katz, A. H. Knoll, A. Quigg, J. A. Raven, O. Schofield y F. J. R. Taylor. 2004. The evolution of modern eukaryotic phytoplankton. Science 305:354-360.

Fioroni, S., J. J. Middelburg y J. P. Gattuso. 2011. Testing the effects of elevated pCO2 on Coccolithophores (Prymnesiophyceae): Comparison between haploid and diploid life stages. Journal of Phycology 47:1281-1291.

Gárate-Lizárraga, I. y G. Verdugo-Díaz. 2007. Nuevos registros de dinoflagelados desnudos para el Golfo de California, México. CICIMAR Oceánides 22:37-43.

Gárate-Lizárraga, I. 2008. Nuevos registros de dinoflagelados planctónicos para el Golfo de Tehuantepec, México. CICIMAR Oceánides 23:55-65.

Gárate-Lizárraga, I. 2009. First record of *Ceratium dens* (Dinophyceae) in the Gulf of California. CICIMAR Oceánides 24:167-173.

Gárate-Lizarraga, I., F. García-Domínguez, B. Pérez-Cruz y J. A. Díaz-Ortiz. 2011. First record of *Cochlodinium convolutum* and *C. helicoides* (Gymnodiniales: Dinophyceae) in the Gulf of California. Revista de Biologia Marina y Oceanografía 46:495-498.

Gómez, F. 2005. A list of free-living dinoflagellate species in the world's oceans. Acta Botanica Croatica 64:129-212.

Guillou, L., W. Eikrem, M. J. Chrétiennot-Dinet, F. Le Gall, R. Massana, K. Romari, C. Pedrós-Alió y D. Vaulot. 2004. Diversity of picoplanktonic Prasinophytes assessed by direct nuclear SSU rDNA sequencing of environmental samples and novel isolates retrieved from oceanic and coastal marine ecosystems. Protist 155:193-214.

Guillou L., M. J. Chrétiennot-Dinet, L. K. Medlin, H. Claustre, S. Loiseaux de Goër y D. Vaulot. 1999. *Bolidomonas*: a new genus with two species belonging to a new algal class, the Bolidophyceae (Heterokonta). Journal of Phycology 35:368-381.

Hallegraeff, G. M. 2010. Ocean climate change, phytoplankton community responses, and harmful algal blooms: a formidable predictive challenge. Journal of Phycology 46:220-235.

Hawser, S. P., J. M. O'Neil, M. R. Roman y G. A. Codd. 1992. Toxicity of blooms of the cyanobacterium *Trichodesmium* to zooplankton. Journal of Applied Phycology 4: 79-86.

Hernández-Becerril, D. U. 1993. Fitoplancton marino en México. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio & CIQRO, México. p. 39-53.

Hernández-Becerril, D. U. 2003. La diversidad del fitoplancton marino de México: un acercamiento actual. *In* Planctología Mexicana, M. T. Barreiro, M. E. Meave, M. Signoret y M. G. Figueroa (eds.).. Sociedad Mexicana de Planctología (SOMPAC) y Universidad Autónoma Metropolitana. p. 1-17.

Hernández-Becerril, D. U. y S. A. Barón-Campis. 2008. A new species of the diatom genus *Fryxelliella* (Bacillariophyta), *Fryxelliella pacifica* sp. nov., from the tropical Mexican Pacific. Phycological Research 56:149-155.

Hernández-Becerril, D. U. y E. Bravo-Sierra. 2001. Planktonic silicoflagellates (Dictyochophyceae) from the Mexican Pacific. Botanica Marina 44:417-423.

Hernández-Becerril, D. U. y E. Bravo-Sierra. 2004a. Observations on a rare planktonic dinoflagellate, *Dinofurcula* cf. *ultima* (Dinophyceae), from the Mexican Pacific. Phycologia 43:341-345.

Hernández-Becerril, D. U. y E. Bravo-Sierra. 2004b. New records on planktonic dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific Ocean. Botanica Marina 47:417-423.

Hernández-Becerril, D. U. y E. M. Díaz-Almeyda. 2006. The *Nitzschia bicapitata* group, new records of the genus *Nitzschia*, and further studies on species of *Pseudo-nitzschia* (Bacillariophyta) from Mexican Pacific coasts. Beiheft zur Nova Hedwigia 130:293-306.

Hernández-Becerril, D. U., R. Alonso-Rodríguez, C. Álvarez-Góngora, S. A. Barón-Campis, G. Ceballos-Corona, J. Herrera-Silveira, M. E. Meave del Castillo, N. Juárez-Ruiz, F. Merino-Virgilio, A. Morales-Blake, J. L. Ochoa, E. Orellana-Cepeda, C. Ramírez-Camarena y R. Rodríguez-Salvador. 2007. Toxic and Harmful Marine Phytoplankton and Microalgae (HABs) in Mexican Coasts. Journal of Environmental Science and Health, Part A, 42:1349-1363.

Hernández-Becerril, D.U., A. Aquino-Cruz, D. A. Salas-de-León, M. Signoret-Poillon y M. A. Monreal-Gómez. 2012a. Studies on picophytoplankton in the southern Gulf of Mexico: pigment analysis and potential importance of the picoeukaryote Prasinophyte *Micromonas pusilla*. Marine Biology Research 8:331-340.

Hernández-Becerril, D. U., S. A. Barón-Campis y H. Ortiz-Lira. 2012b. A morphological study of epipsammic diatoms (Bacillariophyta) from the tropical Mexican Pacific, including two species of *Aulacodiscus* and a description of the new species *Cerataulus simsae* Hernández-Becerril *et* Barón-Campis. Botanica Marina 55:73-84.

Hernández-Becerril, D. U., E. Bravo-Sierra y Y. Ramírez-Valdez. 2001. Coccolithophorids from the west coast of Baja California, Mexico. Hydrobiologia 452:31-45.

Hernández-Becerril, D. U., J. G. A. Ceballos-Corona, K. Esqueda-Lara, M. A. Tovar-Salazar y D. León-Álvarez. 2008b. Marine planktonic dinoflagellates of the Order

Dinophysiales (Dinophyta) from coasts of the tropical Mexican Pacific, including two new species of the genus *Amphisolenia*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom 88:1-15.

Hernández-Becerril, D. U., J. A. García-Reséndiz, D. A. Salas-de-León, M. A. Monreal-Gómez, M. Signoret-Poillon y J. Aldeco-Ramírez. 2008a. Nanoplankton fraction in phytoplankton structure from the southern Gulf of Mexico (April 2000). Ciencias Marinas 34:77-90.

Hernández-Becerril, D. U., P. Herrera-Hernández, L. A. Pérez-Mendoza y J. G. A. Ceballos-Corona. 2010a. Marine planktonic diatoms of the Order Rhizosoleniales (Bacillariophyta) from the tropical Mexican Pacific. Vie et Mileu 60:95-107.

Hernández-Becerril, D. U., M. E. Meave del Castillo y C. Flores-Granados. 2003. Dinoflagelados del Orden Dinophysiales en las costas mexicanas. *In* Planctología Mexicana, M. T. Barreiro, M. E. Meave, M. Signoret y M. G. Figueroa (eds.). Sociedad Mexicana de Planctología (SOMPAC) y Universidad Autónoma Metropolitana. p. 19-42.

Hernández-Becerril. D. U. S.P. Moreno-Gutiérrez y S. A. Barón-Campis. 2009. Morphological variability of the planktonic diatom *Thalassiosira delicatula* Ostenfeld *emend*. Hasle from the Mexican Pacific, in culture conditions. Acta Botanica Croatica 68:313-323.

Hernández-Becerril, D. U., M. C. Rodríguez-Palacio y C. Lozano-Ramírez. 2010b. Morphology of two bloom-forming or potentially toxic marine dinoflagellates from the Mexican Pacific, *Heterocapsa pygmaea* and *Protoceratium reticulatum* (Dinophyceae). Cryptogamie, Algologie 31:245-254.

Hoppenrath, M., M. Elbrächter y G. Drebes. 2009. Marine phytoplankton. Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Kleine Senck. Reihe 49, Schweizerbart'sche Verlag., Sttutgart. 264 p.

Ichinomiya, M., S. Yoshikawa, M. Kamiya, K. Ohki, S. Takaichi y A. Kuwata. 2010. Isolation and characterization of Parmales (Heterokonta/Heterokontophyta/Stramenopiles) from the Oyashio region, western north Pacific. Journal of Phycology 47:144-151.

Ishida, K. I., A. Yabuki y S. Ota. 2007. The Chlorarachniophytes: evolution and classification. *In* J. Brodie y J. Lewis (eds.). 2007. Unravelling the algae. The past, present, and future of algal systematics. The Syst. Assoc. Spec. Vol. Ser. 75. CRC Press. p. 171-182.

Karlson, B., C. Cusack y E. Bresnan (eds.). 2010. Microscopic and molecular methods for quantitative phytoplankton analysis. IOC Manual and guides 55, UNESCO. Paris. 114 p.

Katz, M. E., Z. V. Finkel, D. Grzebyk, A. H. Knoll y P. G. Falkowski. 2004. Evolutionary trajectories and biogeochemical impacts of marine eukaryotic phytoplankton. Annual Review of Ecology and Systematics 35:523-56.

Kawachi, M., I. Inouye, D. Honda, C. J. O'Kelly, J. C. Bailey, R. R. Bidigare y R. A. Andersen. 2002. The Pinguiophyceae classis nova, a new class of photosynthetic stramenopiles whose members produce large amounts of omega-3 fatty acids. Phycological Research 50:31-47.

Konno, S., R. Ohira, Ch. Komuro, N. Harada y R. W. Jordan. 2007. Six new taxa of subarctic Parmales (Chrysophyceae). Journal of Nannoplankton Research 29:108-128.

Kooistra, W. H. C. F., R. Gersonde, L. K. Medlin y D. G. Mann. 2007. The origin and evolution of the diatoms: their adaptation to a planktonic existence. *In* Evolution of primary producers in the sea, P. G. Falkowsky y A. H. Knoll (eds.). Elsevier Academic Press. p. 207-249.

Kraberg, A., M. Baumann y C. D. Dürselen. 2010. Coastal phytoplankton. Photo guide for Northern European Seas. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 204 p.

Krayesky, D. M., E. Meave del Castillo, E. Zamudio, J. N. Norris y S. Fredericq. 2009. Diatoms (Bacillariophyta) of the Gulf of Mexico. *In* Gulf of Mexico: its origins, waters and biota, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). College Station, Texas A&M University Press. p. 379-453.

Kristiansen, J. y H. R. Preisig (eds.). 2001. Encyclopedia of Chrysophyte genera. Bibliotheca Phycologica 110, J. Cramer, Berlin. 260 p.

Licea, S., M. E. Zamudio, R. Luna y J. Soto. 2004. Free-living dinoflagellates in the southern Gulf of Mexico: Report of data (1979-2002). Phycological Research 52:419-428.

Licea, S., M. E. Zamudio, J. L. Moreno-Ruiz y R. Luna. 2011. A suggested local regions in the Southern Gulf of Mexico using a diatom database (1979-2002) and oceanic hydrographic features. Journal of Environmental Biology 32:443-453.

López–Tachiquín, L. F. 2002. Flagelados nanoplanctónicos marinos de la costa occidental y sur de Baja California, México. Tesis Biología Marina, Universidad del Mar. 57 p.

Lundholm, N., Ø. Moestrup, G. R. Hasle y K. Hoef-Emden. 2003. A study of the *Pseudonitzschia pseudodelicatissima*/*cuspidata* complex (Bacillariophyceae): what is *P. pseudodelicatissima*? Journal of Phycology 39:797-813.

Marin, B. y M. Melkonian. 2010. Molecular phylogeny and classification of the Mamiellophyceae class. nov. (Chlorophyta) based on sequence comparisons of the nuclear- and plastid-encoded rRNA operons. Protist 161:304-336.

Meave-del Castillo, E., M. E. Zamudio, Y. Okolodkov, I. Salgado y S. Guerra-Martínez. 2003. *Ceratium balechii* sp. nov. (Dinophyceae: Gonyaulacales) del Pacífico Mexicano. Hidrobiológica 13:75-90.

Meave-del Castillo, M. E., M. E. Zamudio-Resendiz, J. Aké-Castillo, S. Guerra-Martínez y I. F. Barbosa-Ledezma. 2003. Biodiversidad de diatomeas (Bacillariophyta) en la columna de agua del Pacífico mexicano. *In* Planctología Mexicana, M. T. Barreiro, M. E. Meave, M. Signoret y M. G. Figueroa (eds.).. Sociedad Mexicana de Planctología (SOMPAC) y Universidad Autónoma Metropolitana. p. 43-84.

Medlin, L. K. y K. Schmidt. 2010. Molecular probes improve the taxonomic resolution of Cryptophyte abundance in Arcachon Bay, France. Vie et Milieu 60:9-15.

Moestrup, Ø. 1995. Current status of chrysophyte "splinter groups": synurophytes, pedinellids, silicoflagellates. *In* Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development, C. D. Sandgren, J. P. Smol y J. Kristiansen (eds).. Cambridge University Press. p. 75-91.

Okolodkov, Y. B. 2005. *Protoperidinium* Bergh (Dinoflagellata) in the southeastern Mexican Pacific Ocean: part I. Botanica Marina 48:284-296.

Okolodkov, Y. B. 2008. *Protoperidinium* Bergh (Dinophyceae) of the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, Gulf of Mexico, with a key for identification. Acta Botánica Mexicana 84:83-149.

Okolodkov, Y. e I. Gárate-Lizárraga. 2006. An annotated checklist of dinoflagellates (Dinophyceae) from the Mexican Pacific. Acta Botánica Mexicana 74:1-154.

Ota, S., K. Ueda y K. Ishida. 2007b. *Norrisiella sphaerica* gen. et sp. nov., a new coccoid chlorarachniophyte from Baja California, Mexico. Journal of Plant Research 120:661-670.

Ota, S., K. Ueda y K. Ishida. 2007a. Taxonomic study of *Bigelowiella longifila* sp. nov. (Chlorarachniophyta) and a time-lapse video observation on the unique migration of amoeboid cells. Journal of Phycology 43:333-343.

Ota, S., D. Vaulot, F. Le Gall, A. Yabuki y K. I. Ishida. 2009. *Partenskyella glossopodia* gen. et sp. nov., the first report of a Chlorarachniophyte that lacks a pyrenoid. Protist 160:137-150.

Parra-Toriz, D., K. Esqueda-Lara y D. U. Hernández-Becerril. 2012. Morphological observations of the marine planktonic dinoflagellate *Phalacroma turbineum* Kofoid et Michener (Dinophyta), with discusión on its taxonomy and distribution. European Journal of Protistology 48:274-282.

Pearl, H. 2000. Marine plankton. *In* The Ecology of Cyanobacteria, M. Potts y B. Whitton (eds.). Kluwer Academic Press, Dordrecht, London, Boston. p. 121-147.

Pedrós-Alió, C. 2006. Marine microbial diversity: can it be determined? Trends in Microbiology 14:257-263.

Quijano-Scheggia, S., A. Olivos-Ortiz, J. H. Gaviño-Rodríguez, F. Castro-Ochoa, M. Rivera-Vilarelle, M. Galicia-Pérez y M. Patiño-Barragan. 2011. First report of *Pseudo-nitzschia brasiliana* and *P. micropora* (Bacillariophyceae) found in Cuyutlan Lagoon, Mexico. Revista de Biología Marina y Oceanografía 46: 189-197.

Riisberg, I. y B. Edvardsen. 2008. Genetic variation in bloom-forming ichthyotoxic *Pseudochattonella* species (Dictyochophyceae, Heterokonta) using nuclear, mitochondrial and plastid DNA sequence data. European Journal of Phycology 43:413-422.

Sarno, D., W. H. C. F. Kooistra, L. Medlin, I. Percopo y A. Zingone. 2005. Diversity in the genus *Skeletonema* (Bacillariophyceae). II. An assessment of the taxonomy of *S. costatum*-like species with the description of four new species. Journal of Phycology 41:151-176.

Simon, N. A. L. Cras, E. Foulon y R. Lemée. 2009. Diversity and evolution of marine phytoplankton. C. R. Biologies 332:159-170.

Smayda, T. J. 2011. Cryptic planktonic diatom challenges phytoplankton ecologists. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 108:4269-4270.

Sournia, A. 1995. Red tide and toxic marine phytoplankton of the world ocean: an inquiry into diversity *In* Harmful Marine Algal Blooms, P. Lassus, G. Arzul, E. Erand, P. Gentien y C. Marcaillou (eds.).. Lavoisier, Intercept Ltd. . p. 103-112.

Sournia, A., M. J. Chrétiennot-Dinet y M. Ricard. 1991. Marine phytoplankton: how many species in the world ocean? Journal of Plankton Research 13:1093-1099.

Steidinger, K. A., M. A. Faust y D. U. Hernández-Becerril. 2009. Dinoflagellates (Dinoflagellata) of the Gulf of Mexico. pp. 131-154. *In* Gulf of Mexico Origin, Waters, and Biota, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.).. Texas A&M University Press, College Station, Texas.

Taylor, F. J. R., M. Hoppenrath y J. F. Saldarriaga. 2008. Dinoflagellate diversity and distribution. Biodiversity and Conservation 17:407-418.

Tett, P. y E. D. Barton. 1995. Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea? Journal of Plankton Research 17:1693-1704.

Throndsen, J. 1997. The planktonic marine flagellates. *In* Identifying Marine Phytoplankton, C. R. Tomas (ed.).. Academic Press, San Diego. p. 591-729.

Tunin-Ley, A., F. Ibañez, J. P. Labat, A. Zingone y R. Lemée. 2009. Phytoplankton biodiversity and NW Mediterranean Sea warming: changes in the dinoflagellate genus *Ceratium* in the 20th century. Marine Ecology Progress Series 375:85-99.

Vaulot, D., W. Eikrem, M. Viprey y H. Moreau. 2008. The diversity of small eukaryotic phytoplankton ($\leq$ 3 µm) in marine ecosystems. FEMS Microbiology Reviews 32:795-820.

von Dassow, P. y M. Montresor. 2011. Unveiling the mysteries of phytoplankton life cycles: patterns and opportunities behind complexity. Journal of Plankton Research 33:3-21.

Young, J. R., M. Geisen, L. Cros, A. Kleijne, I. Probert y J. B. Ostergaard. 2003. A guide to extant coccolithophore taxonomy. Journal of Nannoplankton Research, Special Issue 1:1-132.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S54-S61, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32706

Biodiversidad del fitoplancton de aguas continentales en México

Biodiversity of inland water phytoplankton in Mexico

María Guadalupe Oliva-Martínez[1]✉, José Luis Godínez-Ortega[2] y Catriona Andrea Zuñiga-Ramos[1]

[1]*Facultad de Estudios Superiores-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. de los Barrios no. 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.*
[2]*Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. Universitaria, 70-233, 04510 México, D. F., México.*
✉ *oliva@unam.mx*

Resumen. El fitoplancton de aguas continentales esta representado por 15 000 especies en el mundo. En México se registraron 1 025 especies, casi el 6.8% de las algas continentales a nivel mundial y el 33.8% de las algas continentales de México. Estuvo representado principalmente por las clases Bacillariophyceae (31.9%), Cyanophyceae (18.24%) y Chlorophyceae (17.4%). La mayoría de las especies son cosmopolitas, otras tienen afinidades tropicales y neárticas. Las regiones central y S-SE son las mejor representadas (> 100), no así la región N-NE con pocos taxa (< 2). Ocho estados del norte y 4 del S-SE permanecen sin estudios o registros. En México el descubrimiento de nuevas especies fue realizado por europeos y americanos, los científicos mexicanos comenzaron a describir especies en 1933, pero es hasta finales del siglo XX y principios del XXI que se describen un mayor número. La falta del conocimiento de las algas fitoplanctónicas de México, el bajo nivel de endemismo y la perturbación de los ambientes acuáticos ponen en riesgo la sobrevivencia de esta importante comunidad. Diversas especies fitoplanctónicas han sido utilizadas como suplementos alimenticios, antioxidantes, o para bio-remediación y biocombustibles; sin embargo, su producción en México es aún muy limitada.

Palabras clave: microalgas, fitoplancton, composición taxonómica, distribución, hábitats.

Abstract. Inland water phytoplankton is represented by 15 000 species worldwide, 1 025 of which are found in Mexico, almost 6.8% of all continental algae, and 33.8% of Mexico´s continental algae. Mexican algae belong mainly to the classes Bacillariophyceae (31.9%), Cyanophyceae (18.24%) and Chlorophyceae (17.4%). Most species are cosmopolitan; others have tropical and nearctic affinities. The best represented species are found in the central and S-SE regions of the country (> 100). Few taxa are found in the N and NE regions (< 2). There are no studies or records from 8 northern and 4 central and S-SE states. The discovery of new species in Mexico was made by Europeans and Americans. Mexican scientists started describing species in 1933, but it was not until the late 20th and early 21rst centuries that a larger number of species was described. The survival of this important community in Mexico is threatened by the absence of information on phytoplanktonic algae, a low level of endemism, and the pollution of aquatic environments. Different phytoplankton species have been used as food supplements, antioxidants, for bioremediation and biofuels, but production in Mexico is still very limited.

Key words: microalgae, phytoplankton, taxonomic composition, distribution, habitats.

Introducción

El término fitoplancton proviene del griego φιτον (phyton - planta) y πλαγκτος (planktos - errante). Es una comunidad de organismos microscópicos fotosintetizadores que viven suspendidos en la zona fótica de la columna de agua, algunas especies son heterotróficas por cortos periodos, e.g. dinoflagelados y euglenoideos (Reynolds, 1984; Kilham y Hecky, 1988). El fitoplancton juega un papel muy importante como base de las redes tróficas y como indicadores de la calidad del agua. De acuerdo con Reynolds (1996) el tamaño de los organismos que componen el fitoplancton es: picoplancton (0.2-2 μm), nanoplancton (2-20 μm), microplancton (20-200 μm) y mesoplancton (200-2 000 μm). El efecto del tamaño sobre la tasa de sedimentación es una adaptación de las células para permanecer en la zona fótica. Células esféricas o elipsoidales se hunden más lentamente, mientras las formas grandes, elongadas o complejas, reducen esta capacidad. Los dinoflagelados como *Ceratium* mantienen su posición en la columna de agua por su migración activa y por el cambio de la forma y tamaño de sus proyecciones. Las paredes silíceas de las diatomeas pueden resultar pesadas y ser susceptibles

Recibido: 15 agosto 2012; aceptado: 27 marzo 2013

al hundimiento. Algunas cianobacterias y desmidias producen mucílagos extracelulares, lo que les ayuda a su flotabilidad, además de la presencia de vesículas de gas que las mantienen en la columna de agua como en *Anabaena flos-aquae* y *Microcystis aeruginosa* (Wehr, 2003).

Los grupos que representan al fitoplancton continental (Fig. 1) son organismos procarióticos como las Cyanobacteria, éstas presentan clorofila *a*, ficoeritrina, ficocianina, aloficocianina y oscillaxantina; son unicelulares, coloniales o filamentosas con pared de peptidoglucanos, vainas mucilaginosas, vesículas de gas o aerotopos, cianoficina como sustancia de reserva, potencialmente tóxicas, carecen de sistemas de membranas y flagelos, e.g. *Microcystis*, *Planktothrix* y *Anabaena*. El resto de los grupos son eucarióticos como las Glaucophyta que presentan clorofila *a*, ficobiliproteínas, β-caroteno y xantofilas; almidón como sustancia de reserva; son unicelulares y presentan cianobacterias endosimbiontes, denominadas cianelas en vez de cloroplastos, células desnudas o con pared de celulosa, e.g. *Glaucocystis* y *Cyanophora*. Las Euglenozoa contienen clorofila *a*, *b*, diadinoxantina y neoxantina; son unicelulares, con una

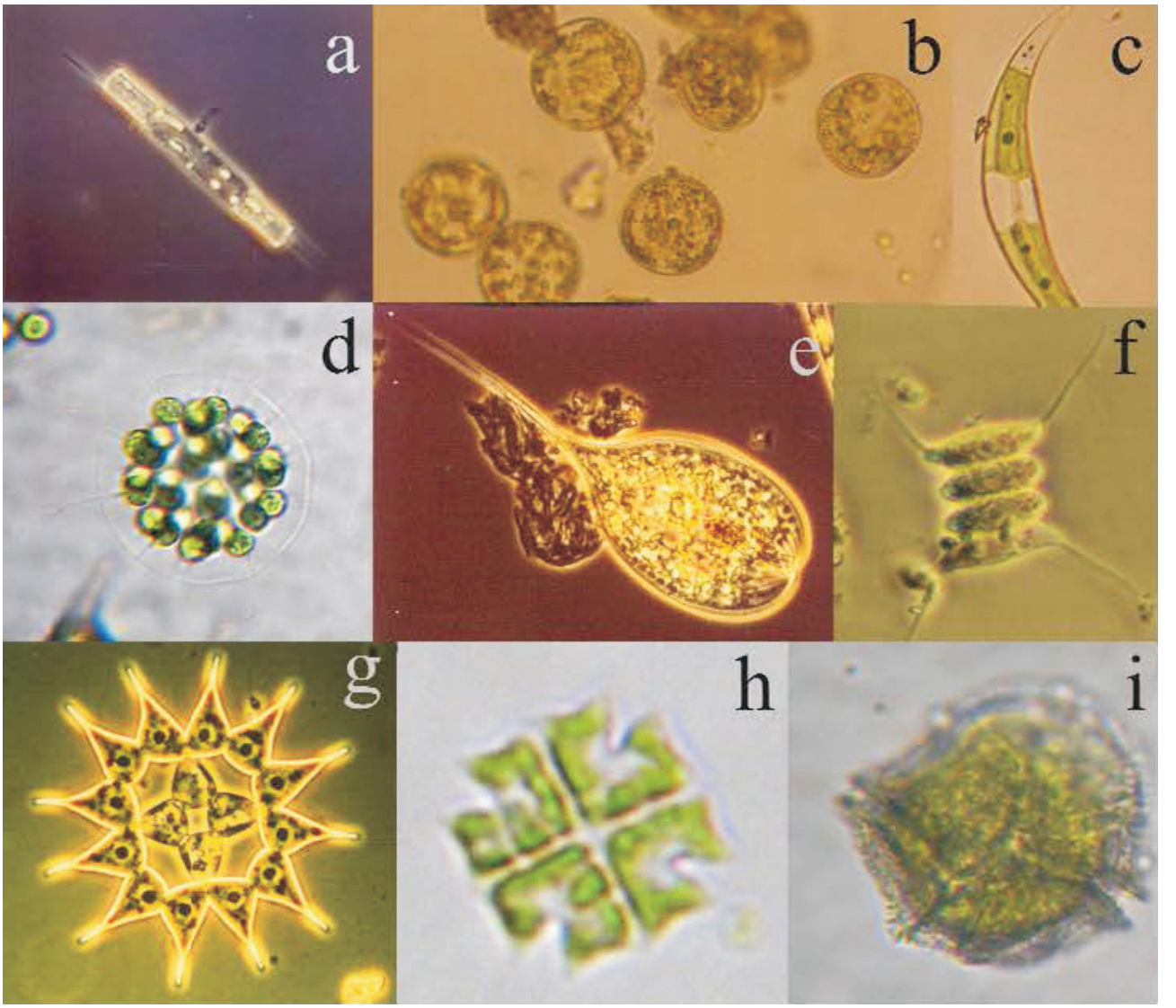


Figura 1. Fitoplancton de ambientes mexicanos. a), *Aulacoseira granulata*, humedales de Jilotepec, Estado de México; b), *Cyclotella alchichicana*, lago Alchichica, Puebla; c), *Closterium acutum*; d), *Eudorina elegans*; e), *Phacus longicauda* y g), *Monactinus simplex*, embalse de Villa Victoria, Estado de México; f), *Desmodesmus protuberans*, lago Tezozomoc, D. F.; h), *Stauridium tetras*; i), *Peridinium cinctum*, Zempoala, Morelos- Estado de México (Fotos M. G. Oliva y J. L. Godínez).

película glicoproteica con estriaciones y en algunos géneros con loriga, paramilon como sustancia de reserva, cloroplastos con 3 membranas, 1 o 2 flagelos con mastigonemas y estigma, mixotróficas, e.g. *Euglena*, *Phacus* y *Trachelomonas*. Las Cryptophyta presentan clorofila *a*, c_2, ficocianina y ficoeritrina; son unicelulares, almidón como sustancia de reserva, 2 o más flagelos desiguales, subapicales, cloroplastos con 4 membranas, e.g. *Chroomonas*, *Chilomonas* y *Cryptomonas*. Haptophyta presentan clorofila *a*, c_1, c_2 y fucoxantina; son unicelulares, ameboides, cocoides y filamentosas; crisolaminarina como sustancia de reserva, 1 o 2 flagelos desiguales con mastigonemas, haptonema, cloroplastos con 4 membranas, pared con escamas silíceas, e.g. *Chrysochromulina.* Los Dinoflagellata presentan clorofila *a*, c_1, c_2, c_3, peridinina, fucoxantina y zeaxantina; son unicelulares; almidón y aceite como sustancias de reserva, flagelos desiguales, cloroplastos con 3 o 4 membranas, mixotróficos y potencialmente tóxicos, pared firme o formada por placas, e.g. *Peridiniun* y *Ceratium.* Las Ochrophyta incluyen las clases Bacillariophyceae, Chrysophyceae, Raphidophyceae, Eustigmatophyceae y Xanthophyceae, presentan clorofila *a*, c_1, c_2, c_3, fucoxantina, violaxantina, diadinoxantina, diatoxantina; son unicelulares, filamentosas, coloniales con pared celular de sílice, leucocina; con crisolaminarina como sustancias de reserva, sus cloroplastos con 4 membranas y flagelos desiguales, e.g. *Dinobryon*, *Synura* y *Cyclotella.* Las Chlorophyta con 3 clases: Prasinophyceae, Trebouxiophyceae y Chlorophyceae, presentan clorofila *a*, *b*; α, β, γ-carotenos, varias xantofilas; son unicelulares, coloniales y filamentosas, contienen almidón (amilosa y amilopectina) y aceite como sustancias de reserva, pared celular de celulosa o ausente, cloroplastos con 2 membranas, 1, 2-8 o más flagelos iguales y apicales, e.g. *Chamydomonas*, *Scenedesmus*, *Desmodesmus* y *Monoraphidium*. Las Charophyta con las clases Klebsormidiophyceae, Zygnematophyceae y Mesostigmatophyceae, presentan clorofila *a*, *b*; α, β, γ-carotenos, varias xantofilas; son unicelulares y filamentosas con tilacoides variablemente asociados, uno o varios pirenoides, 2 flagelos generalmente apicales, almidón parecido al de las plantas terrestres, pared celular compuesta por celulosa, e.g. *Closterium*, *Staurastrum* y *Klebsormidium*.

Hábitat. El fitoplancton de aguas continentales se desarrolla en ambientes lénticos que incluyen aguas estancadas como lagos, lagunas y embalses; en ambientes lóticos de agua corriente unidireccional, como los manantiales, ríos, arroyos, cascadas y canales (Fig. 2). Las condiciones ambientales en los lagos y ríos varían por su tamaño, profundidad, temperatura, luz, transparencia, oxígeno, nutrientes, pH y salinidad. Los ecólogos utilizan el término "aguas interiores" para abarcar la variedad de intervalos en los sistemas acuáticos continentales (Wehr, 2003). La salinidad de estos ambientes generalmente no rebasa de 3-4‰; sin embargo, existen variaciones amplias en la composición química de los hábitats de aguas interiores, tal es el caso del lago cráter Alchichica con una salinidad de 8.5‰ (Oliva et al., 2009). El fitoplancton generalmente presenta un ciclo anual previsible, aunque algunas especies, como las cianobacterias, pueden proliferar excesivamente y formar "florecimientos", los cuales llegan a ser potencialmente tóxicos y proporcionar al agua olor y sabor desagradable (Vaulot, 2006).

Ciclos de vida. Los ciclos de vida de las algas fitoplanctónicas son cortos e incluyen la formación de esporas de resistencia, con las cuales sobreviven durante periodos desfavorables y como una forma de conservar su diversidad genética, incluye procesos asexuales y sexuales, se define por el sitio donde ocurre la meiosis durante la reproducción sexual. En el ciclo cigótico (H, h) la meiosis sucede después de la germinación del cigoto, sus productos son haploides (h) y sólo el cigoto es diploide (d), este ciclo se presenta en la mayoría de los grupos fitoplanctónicos. En el ciclo gamético (H, d) la meiosis ocurre durante la diferenciación de los gametos (n) por lo que el organismo de vida libre es diploide, éste se presenta principalmente en las diatomeas (Bold y Wynne, 1985).

Las obras de revisión que incluyen algas fitoplanctónicas de México son: Ortega (1984), Tavera y Komárek (1996), Tavera et al. (2000), Moreno (2005), Novelo et al. (2007), Garduño et al. (2009) y Novelo (2011, 2012).

El presente trabajo tuvo como base inicial la revisión de las especies fitoplanctónicas registradas en la obra de Ortega (1984) del período 1841-1974, a partir de éste se analizaron 55 publicaciones entre 1984-2012 con lo cual se formó una base de datos de 2 183 registros. La base estuvo formada por 16 campos que describen: taxonomía, distribución geográfica, hábitat, nomenclatura y bibliografía. La nomenclatura fue actualizada de acuerdo a Guiry y Guiry (2012). Se recuperó la información para determinar la riqueza florística y la distribución estatal de las especies. Las referencias del periodo 1841-1973 se pueden consultar en Ortega (1984), las de 1974-2002 en Novelo (2003) y las del 2003-2012 se citan directamente en este trabajo. El objetivo del presente estudio es obtener una primera estimación del número de especies fitoplanctónicas de ambientes continentales que se distribuyen en México, así como sus afinidades florísticas.

Diversidad

Riqueza taxonómica. En el cuadro 1 se presenta el registro de los taxa supra e infra genéricos (1 025 especies) del

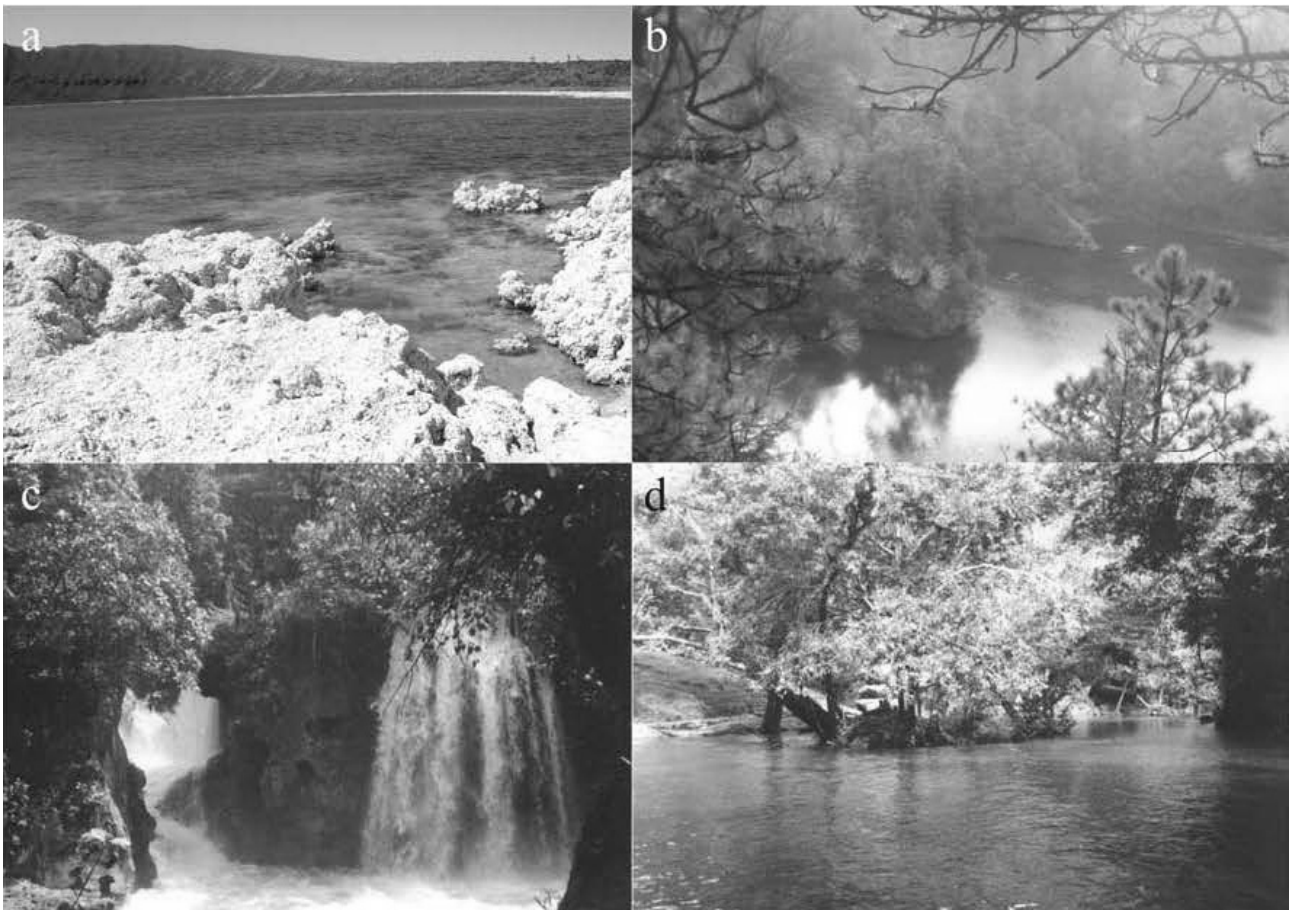


Figura 2. Ambientes lénticos y lóticos de México. a), lago cráter Alchichica, Pue.; b), laguna Prieta, Morelos- Estado de México; c), cascada de Puente de Dios, San Luis Potosí; d), río Huichihuayan, San Luis Potosí (Fotos M. G. Oliva).

fitoplancton continental de México. Aunque el fitoplancton comprende 17 clases el mayor número de especies está concentrado en las Bacillariophyceae con 327 especies (31.9%), las Cyanophyceae con 187 (18.2%), las Chlorophyceae con 179 (17.4%) y las Zygnematophyceae con 105 (10.2%), le siguen las Euglenophyceae con 95 (9.26%), las Trebouxiophyceae con 52 (5.7%), en menor número las Dinophyceae con 28 (2.7%) y las Xanthophyceae con 20 (1.9%). El resto de los grupos muestran escasa representación específica (< 1%) y aparecen en localidades puntuales. Entre los géneros con mayor número de especies (> 20) se encuentran *Closterium* (30), *Cosmarium* (23), *Euglena* (31), *Navicula* (28), *Nitzschia* (28), *Phacus* (21), *Scenedesmus* (30), *Staurastrum* (22) y *Trachelomonas* (22), los cuales son taxa típicamente planctónicos y propios de ecosistemas naturales. Se encontraron 16 géneros con intervalos entre 10-20 especies como *Achnanthes* (10), *Chroococcus* (16), *Cymbella* (16), *Monoraphidium* (12) y con < 10 especies 267 géneros.

El fitoplancton continental de México incluye 1 025 especies, casi el 6.8% de las algas continentales a nivel mundial con 15 000 especies (Bourrelly, 1990). Novelo y Tavera (2011) registran 3 256 especies de algas continentales para México incluyendo las especies subáreas, epipélicas y planctónicas; considerando esos registros se estima que el fitoplancton continental representa el 33.8%; sin embargo, ésto puede modificarse dependiendo del grupo taxonómico. Las regiones donde potencialmente se pueden encontrar nuevas especies o registros son las áreas poco exploradas de México y de difícil acceso como el norte del país (Fig. 3).

El estudio de las algas fitoplanctónicas continentales de México se inició en el siglo XIX con las descripciones de las diatomeas y clorofitas que publicó Ehrenberg en 1841, posteriormente otros científicos también contribuyeron al conocimiento de estas algas como Kützing, Grunow, Rabenhorst y Smith. Durante la primera mitad del siglo pasado, Osorio-Tafall, Sámano-Bishop, Sokoloff y Rioja

Cuadro 1. Riqueza ficoflorística del fitoplancton de agua dulce de México*

Phylum	*Clase*	*Orden*	*Familia*	*Género*	*Especie*
1-Cyanobacteria	1-Cyanophyceae	5	16	56	187
2-Glaucophyta	2-Glaucophyceae	1	1	1	1
3-Euglenozoa	3-Euglenophyceae	2	6	14	95
4-Cryptophyta	4-Cryptophyceae	2	4	5	8
5-Haptophyta	5-Prymnesiophyceae	1	1	1	1
6-Dinoflagellata	6-Dinophyceae	5	8	11	28
7-Ochrophyta	7-Bacillariophyceae	24	42	85	327
	8-Chrysophyceae	1	3	6	8
	9-Synurophyceae	2	2	3	8
	10-Eustigmatophyceae	1	1	1	1
	11-Xanthophyceae	3	6	7	20
8-Chlorophyta	12-Prasinophyceae	2	2	2	2
	13-Trebouxiophyceae	3	5	26	52
	14-Chlorophyceae	7	23	66	179
9-Charophyta	15-Klebsormidiophyceae	1	1	2	2
	16-Zygnematophyceae	2	3	17	105
	17-Mesostigmatophyceae	1	1	1	1
	Total	63	125	304	**1 025**

*Sistema de clasificación conforme a Graham et al. (2009).

realizaron estudios sobre el fitoplancton y describieron nuevas especies del lago de Pátzcuaro y diferentes localidades del Valle de México (Ortega, 1984). Pérez-Reyes y Salas-Gómez describieron en 1960 especies de euglenoideos, pero es hasta la última década del siglo XX y principios del XXI que se describen un mayor número de taxa para México (Komárek y Novelo, 1994; Komárková-Legnerová y Tavera, 1996; Oliva et al., 2006).

Los ambientes con el mayor número de especies (> 200) son los lagos (412), las lagunas (238) y los ríos (358). Los cuerpos de agua como cenotes, embalses, canales y humedales presentan alrededor de 100 especies y < 50 las aguadas, charcos y ciénegas. Se deduce que en los reservorios de menor tamaño y caudal probablemente se encuentra una ficoflora aún desconocida para México.

Distribución en México y endemismo. Del total de especies planctónicas reportadas para México (1 025) podemos afirmar que la mayoría son de distribución cosmopolita, otras tienen afinidades a regiones tropicales, templadas y neárticas. En la figura 3 se muestra la distribución de especies por estados y regiones. Se observa que la región N-NE (Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Coahuila y Nuevo León) tiene pocas especies (< 2); la zona central es la mejor representada: Michoacán (221), estado de México (317) y el Distrito Federal (184), con < 100 Jalisco, Guanajuato, Hidalgo, Puebla, Morelos y Tlaxcala; la región S-SE también presenta estados con más de 100 especies como Oaxaca (280), Tabasco (155) y Yucatán (128) y menor de 100 especies como Veracruz (79), Quintana Roo (77) y Chiapas (1). De los 32 estados que conforman México sólo el 62.5% tienen registros de algas fitoplanctónicas y 12 permanecen sin estudios (Baja California, Baja California Sur, Tamaulipas, Durango, Zacatecas, Aguascalientes, Querétaro, Guerrero, Nayarit, Colima y Campeche). La falta del conocimiento de las algas fitoplanctónicas de México, el bajo nivel de endemismo y la perturbación de los ambientes acuáticos ponen en riesgo la sobrevivencia de este importante grupo.

Distintas especies que tienen restringida su distribución han sido tratadas como endémicas, no obstante, existe la posibilidad de que sean encontradas en otras regiones. El grado de endemismo se enmascara por pretender ajustar los nombres de floras europeas a las especies mexicanas, así, hablar de endemismo para el fitoplancton en México es difícil, ya que mientras muchas regiones del país permanezcan desconocidas, más riesgos tenemos de declarar una especie realmente endémica. Los siguientes taxa son nuevas especies descritas a partir de 1993 y no han sido reportadas para otras regiones por lo que probablemente sean endémicas (Novelo y Tavera, 2011):

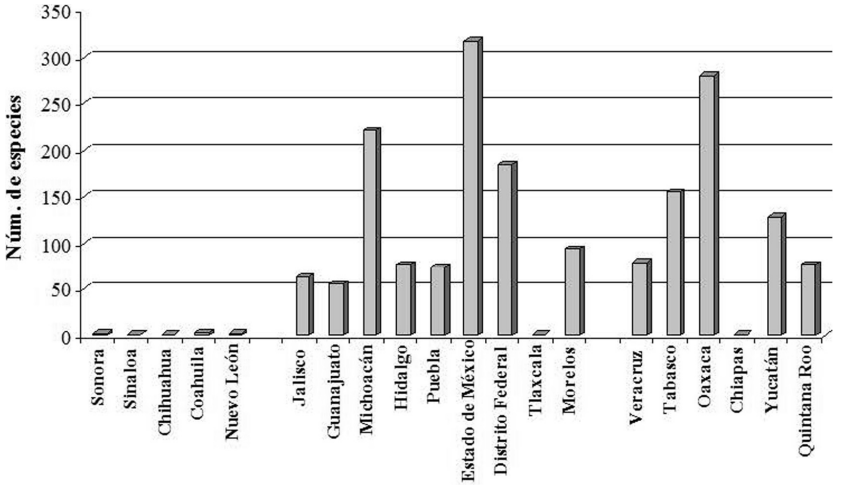


Figura 3. Distribución del fitoplancton dulceacuícola por estados de México (N-NE; Centro; S-SE).

Anabaena fallax, *Aphanothece comasii*, *Cyanobacterium lineatum*, *Cyanotetras aerotopa*, *Cyclotella alchichicana*, *Cylindrospermopsis catemaco*, *C. taverae*, *Chroococcus deltoides* y *Planktolyngbya regularis*.

Las algas fitoplanctónicas tienen importancia en la vida del hombre. Ellas han sido propuestas y utilizadas como suplementos alimenticios, fuente de ácidos grasos tipo omega, antioxidantes, además de ser propuestas para ayudar en la restauración de ecosistemas, la disminución de las emisiones de efecto invernadero y hasta como productoras de biocombustibles. Actualmente en México hay propuestas sobre su aplicación en instituciones de investigación como el Instituto de Biotecnología-UNAM, el CINVESTAV-IPN y otras instituciones de los estados del país. Sin embargo, la producción de microalgas encuentra enormes dificultades para su expansión, ya que los sistemas de producción requieren grandes inversiones y ofrecen una gran inestabilidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la UNIBIO del Instituto de Biología, UNAM, su apoyo en el manejo de bases de datos. A los dos evaluadores anónimos por los comentarios y sugerencias.

Literatura citada

Arredondo, J. L., M. O. Vera y L. A. Ortiz. 1984. Análisis de componentes principales y cúmulos, de datos limnológicos, en le lago de Alchichica, Puebla. Biótica 9:23-39.

Arriaga-Cabrera, L., V. Aguilar-Sierra y J. Alcocer-Durand. 2000. Aguas continentales y diversidad biológica de México. Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad, México, D. F. 327 p.

Berry, J. P. y L. Owen. 2010. First evidence of ''paralytic shellfish toxins'' and cylindrospermopsin in a Mexican freshwater system, Lago Catemaco, and apparent bioaccumulation of the toxins in ''tegogolo'' snails (*Pomacea patula catemacensis*). Toxicon 55:930-938.

Bold, H. C. y M. Wynne. 1985. Introduction to the Algae: Structure and Reproduction. 2a. ed., Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, New Jersey. 720 p.

Bourrelly, P. 1990. Les algues d'eau douce. Initiation à la systématique. Tome I: Les algues vertes. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris. 572 p.

Brehm, V. 1942. Plancton del lago de Pátzcuaro. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 3:81-83.

Cortés-Altamirano, R. 1989. Fitoplancton del lago de Chapala, Jalisco. Tiempos de Ciencia. Universidad de Guadalajara 15:51-53.

Ehrenberg, C. G. 1841. Verbreitung und Einflus des mikroskopischen Lebens in Sud-und Nord-Amerika. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, Physik. Kl. 1841:291-445.

Findlay, D. y H. Kling. 1999. Protocols for measuring biodiversity: phytoplankton in freshwater. Department of Fisheries and Oceans Freshwater Institute. University Crescent, Winnipeg, Manitoba. 19 p.

García-Rodríguez, J., F. I. Molina-Astudillo, M. Díaz-Vargas y H. Quiroz-Castelán. 2010. Componentes fitoplanctónicos y zoobentónicos en el lago Zempoala, México. Acta Universitaria, Universidad de Guanajuato 20:23-30.

García-Rodríguez, J., F. I. Molina-Astudillo, H. Quiroz-Castelán, P. Trujillo-Jiménez y M. Díaz-Vargas. 2011. Distribución y sistemática del fitoplancton a lo largo del río Amacuzac (Morelos, México). Acta Universitaria, Universidad de Guanajuato 21:11-23.

Garduño-Solórzano, G., M. G. Oliva y M. M. Ortega. 2009. Algas. *In* La diversidad biológica del Estado de México,

Estudio de estado, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, M. J. Muñozcano-Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Gobierno del Estado de México, Toluca. p. 153-162.

Garduño-Solózano, G., M. C. Rodríguez-Palacios, M. Martínez-García, R. E. Quintanar-Zúñiga, C. Lozano-Ramírez, J. E. Campos-Contreras y A. C. Monsalvo-Reyes. 2011a. Cultivos de microalgas del lago de Catemaco, Veracruz. Revista Latinoamericana de Biotecnología Ambiental y Algal 2:67-80.

Garduño, G., M. G. Oliva, A. Lugo, M. B. Mendoza, R. E. Quintanar y V. Conforti. 2011b. *Trachelomonas* (Euglenophyta) from a eutrophic reservoir in Central Mexico. Journal of Environmental Biology 32:463-471.

Gaytán-Herrera, M. L., V. Martínez-Almeida, M. G. Oliva-Martínez, A. Duran-Díaz y P. Ramírez-García. 2011. Temporal variation of phytoplankton from the tropical reservoir Valle de Bravo, Mexico. Journal of Environmental Biology 32:117-126.

Ghosal, S., M. Rogers y A. Wray. 2000. The turbulent life of phytoplankton. Center for Turbulence Research Proceeding of the Summer Program. p. 31-45.

Graham, L. E., J. M. Graham y L. W. Wilcox. 2009. Algae. Pearson Education Inc., San Francisco. 286 p.

Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2012. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org; última consulta: 14.VIII.2012.

Hernández-Morales, R., M. R. Ortega-Murillo, R. Alvarado-Villanueva, J. D. Sánchez-Heredia y F. Medrano-Zarco. 2008. Variación anual del Fitoplancton en el Lago Cráter La Alberca de Tacámbaro, Michoacán, México. Revista Biológicas 10:5-17.

Hernández-Morales, R., M. R. Ortega, J. D. Sánchez, R. Alvarado y M. S. Aguilera. 2011. Distribución estacional del fitoplancton en un lago cálido monomíctico en Michoacán, México. Revista Biológicas 13:21-28.

Kilham, P. y R. E. Hecky. 1988. Comparative ecology of marine and freshwater phytoplankton. Limnology and Oceanography 33:776-795.

Komárková, J. y R. Tavera. 1996. Cyanoprokaryota (Cyanobacteria) in the phytoplankton of lake Catemaco (Veracruz, Mexico). Archives für Hydrobiologies / Supplepent band Algological Studies 83:403-422.

Komárková, J. y R. Tavera. 2003. Steady state of phytoplankton assemblage in the tropical lake Catemaco (Mexico). Hydrobiologia 502:187-196.

Komárek, J. y J. Komárková. 2002. Contribution to knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico. Preslia, Praha 74:207-223.

Komárek, J. y E. Novelo. 1994. Little known tropical *Chroococcus* species (Cyanoprokariotes). Preslia, Praha 66:1-21.

López-Adrián, S. J. y R. C. Barrientos-Medina. 2005. Diversidad y distribución del fitoplancton de agua dulce en la Península de Yucatán, México. Ibugana 13:3-12.

Martínez-Almeida, V. y R. Tavera. 2005. A hydrobiological study to interpret the presence of desmids in Lake Zirahuen, Mexico. Limnologica 35:61-69.

Mora-Navarro, M. R., J. A. Vázquez-García y Y. L. Vargas-Rodríguez. 2004. Ordenación de comunidades de fitoplancton en el lago de Chapala, Jalisco-Michoacán, México. Hidrobiológica 14:91-103.

Moreno-Ruiz, J. L. 2005. Fitoplancton. *In* Biodiversidad del Estado de Tabasco, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM-Conabio. México. p. 33-64.

Moreno-Ruiz, J. L., M. Tapia-García, M. C. González-Macias y M. G. Figueroa-Torres. 2008. Fitoplancton del río Tehuantepec, Oaxaca, México y algunas relaciones biogeográficas. Revista de Biología Tropical 56:27-54.

Moreno-Ruiz, J. L., M. Tapia-García, M. G. Figueroa-Torres y M. C. González-Macias. 2009. Listado florístico comentado de las algas microscópicas del arroyo El Zanjón, Oaxaca. *In* Contribuciones metodológicas al conocimiento de los recursos naturales, L. Ayala-Pérez, R. Gio-Argáes y N. Trigo-Boix (eds.). Universidad Autónoma Metropolitana, Xochimilco, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM y Sociedad Mexicana de Historia Natural, México, D. F. p. 13-33.

Novelo, E. 2003. Bibliografía sobre aguas continentales de México (1974-2002). *In* Contribuciones ficológicas de México, D. Robledo Ramírez, J. L. Godínez Ortega y Y. Freile-Pelegrín (eds.). Sociedad Ficológica de México, A. C., Mérida. p. 63-88.

Novelo, E. 2011. Cyanoprokaryota. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. Fascículo 90:1-96.

Novelo, E. 2012. Chlorophyta. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. Fascículo 94:1-86.

Novelo, E. y R. Tavera. 2011. Un panorama gráfico de las algas de agua dulce de México. Hidrobiológica 21:333-341.

Novelo, E., R. Tavera y C. Ibarra. 2007. Bacillariophyceae from karstic wetlands in Mexico. J. Cramer, Stuttgart. 136 p.

Oliva, M. G., J. G. Ramírez, G. Garduño, J. Cañetas y M. Ortega. 2005. Caracterización diatomológica en tres cuerpos de agua de los humedales de Jilotepec-Ixtlahuaca, Estado de México. Hidrobiológica 15:1-26.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer y E. A. Cantoral-Uriza. 2006. *Cyclotella alchichicana* sp. nov. from a saline mexican lake. Diatom Research 21:81-89.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer y E. A. Cantoral-Uriza. 2008. Morphological study of *Cyclotella choctawhatcheeana* Prasad (Stephanodiscaceae) from a saline Mexican lake. Saline Systems 4:17.

Oliva, M. G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y L. A. Oseguera. 2009. Planktonic bloom-forming *Nodularia* in the saline lake Alchichica, Mexico. Saline lakes around the world: unique systems with unique values. Natural Resources and Environmental Issues 15:121-126.

Olvera-Ramírez, R., C. Centeno-Ramos y F. Martínez-Jerónimo. 2010. Toxic effects of *Pseudanabaena tenuis* (Cyanobacteria) on the cladocerans *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia dubia.* Hidrobiológica 20:203-212.

Ortega, M. M. 1984. Catálogo de algas continentales recientes de México. Instituto de Biología UNAM. México, D. F. 565 p.

Ortega-Murillo, M. R., R. Alvarado-Villanueva, I. Martínez-Sánchez, M. Arredondo-Ojeda y J. D. Sánchez-Heredia. 2007. Estado trófico de la presa la Mintzita, Morelia, Michoacán, con base en la abundancia y distribución del fitoplancton. Revista Biológicas 9:105-114.

Ortega-Murillo, M. R., R. Alvarado-Villanueva, R. Hernández-Morales, J. D. Sánchez-Heredia. 2010. Evolución trófica de un lago tropical hiposalino en México con base al fitoplancton. Revista Biológicas 12:75-81.

Quiroz, C. H. 1999. Abundancia y diversidad del fitoplancton en estanques con policultivo de peces, utilizando fertilizantes orgánicos, inorgánicos y combinados. Ciencia y Mar 3:3-12.

Reynolds, C. S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 384 p.

Reynolds, C. S. 1996. Plant life of the pelagic. Proceedings of the International Association for Theoretical and Applied Limnology 26:97-113.

Rosas, A., R. Velasco, A. Belmont y A. M. Báez. 1993. The algal community as an indicator of the trophic status of lake Patzcuaro, México. Environmental Pollution 80:255-264.

Serna-Hernández, J. y E. López-López. 1996. Una aproximación al fenómeno de sucesión fitoplantónica del embalse Ignacio Allende, Guanajuato, por métodos multivariados. Zoología Informa 32:5-17.

Tavera, R. y J. Komárek. 1996. Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. Archiv für Hydrobiologie/Supplement band Algological Studies 83: 511-538.

Tavera, R. y B. Díez. 2009. Multifaceted approach for the analysis of the phototrophic microbial community in a freshwater recreational area of Xochimilco, Mexico. Hydrobiologia 636:353-368.

Tavera, R., E. Novelo y A. Comas. 2000. Chlorococcalean algae (*s. l.*) from the ecological park of Xochimilco, Mexico. Algological Studies 100:65-94.

Valadez, F., G. Oliva, G. Vilaclara, M. Caballero y D. C. Rodríguez. 2005. On the presence of *Stephanodiscus niagarae* Ehrenberg in central Mexico. Journal of Paleolimnology 34:147-157.

Valadez, F., G. Rosiles-González y J. Carmona. 2010. Euglenophytes from Lake Chignahuapan, Mexico. Cryptogamie Algologie 31:305-319.

Vasconcelos, V., A. Martins, M. Vale, A. Antunes, J. Azevedo, M. Welker, O. Lopez y G. Montejano. 2010. First report on the occurrence of microcystins in planktonic cyanobacteria from Central Mexico. Toxicon 56:425-431.

Vaulot, D. 2006. Phytoplankton. eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester. http://www.els.net (doi: 10.1038/npg.els.0004306).

Vázquez, G., S. Jiménez, M. E. Favila y A. Martínez. 2005. Seasonal dynamics of the phytoplankton community and cyanobacterial dominance in a eutrophic crater lake in Los Tuxtlas, Mexico. Ecoscience 12:485-493.

Wher, J. D. 2003. Freshwater habitats of algae. *In* Freshwater algae of North America. Ecology and classification, J. D. Wher y R. J. Sheath (eds.). Academic Press, San Diego. p. 11-57.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S62-S68, 2014
DOI: 10.7550/rmb.40713

Biodiversidad de las macroalgas marinas de la familia Rhodomelaceae (Rhodophyta) en México

Biodiversity of the marine macroalgae of the Rhodomelaceae family (Rhodophyta) in Mexico

Abel Sentíes✉ y Kurt M. Dreckmann

Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado postal 55-535, 09340 México, D. F., México.
✉ *asg@xanum.uam.mx*

Resumen. Se presenta la revisión de la familia Rhodomelaceae en México. Los primeros registros datan de 1847, época en que J. Agardh citó a *Polysiphonia perpusilla* y *P. dictyurus*. A la fecha la familia está representada en México, en su costa del Pacífico por 28 géneros que contienen 100 especies, mientras que para la región mexicana del Atlántico se tienen registrados 23 géneros que contienen 80 especies. En estas 2 regiones se comparten 13 géneros, lo que da un total de 36 géneros de la familia en las costas de México, lo cual representa un 16.1% respecto a los géneros registrados mundialmente (224) y un 19% para las especies mundiales (933). Las especies están distribuidas en 17 entidades costeras de la República Mexicana, siendo Baja California, Baja California Sur y Quintana Roo los estados que más registros contienen.

Palabras clave: algas rojas, costas de México, distribución, riqueza taxonómica, Rhodomelaceae.

Abstract. A review of the biodiversity of the family Rhodomelaceae in Mexico is prsented. The first records date from 1847, when J. Agardh recorded *Polysiphonia perpusilla* y *P. dictyurus*. To date, this family is represented by 28 genera containing 100 species in the Pacific coast, 23 genera with 80 species in the Atlantic, and 13 genera in common, giving a total of 37 genera, which represents 16.5% of the known genera (224), and a 19% of the species (933). These taxa are distributed along the 17 coastal states, being Baja California, Baja California Sur, and Quintana Roo the most diverse.

Key words: red algae, coasts of Mexico, distribution, taxonomic richness, Rhodomelaceae.

Introducción

A diferencia de la botánica vascular, en la que los resultados sobre la biodiversidad los presentan a nivel de familias taxonómicas, la botánica criptogámica se aproxima generalmente a nivel de división. Quizá una explicación de ello es la apabullante diversidad en cada familia vascular, sin embargo, los antecedentes sobre estudios de macroalgas para las costas mexicanas muestran que la ficoflora debe y puede también aproximarse por el nivel familiar, debido principalmente a la gran cantidad de familias por división (Guiry y Guiry, 2013). Otro elemento importante de aproximación a este nivel es la monofilia presente en estas categorías, no así en los grupos algales a nivel de phylum o clase. En esta ocasión nuestra contribución responde a ello, es decir se aborda una importante familia monofilética de algas rojas en las costas mexicanas, con la intención de poner en evidencia su diversidad y que esta aproximación sea de mayor uso para trabajos de índole taxonómica, ecológica, biogeográfica y de conservación.

La familia Rhodomelaceae Harvey (1853:9) es una de las 8 familias que actualmente conforman el orden Ceramiales (Choi et al., 2008; Wynne, 2011). Su posición filogenética se considera como la más evolucionada dentro del orden por presentar la fecundación directa de la célula auxiliar y su temprana formación, además del alto grado de desarrollo del pericarpo y de las células protectoras (Scagel, 1953; Kim et al., 2000). Los caracteres que distinguen a las especies de esta familia son: presencia de tricoblastos e inicio del pericarpo antes de la fertilización (Hommersand, 1963). El primer registro data de 1847, época en que Harvey citó como género y especie tipo a *Rhodomela subfusca* (Woodward) C. Agardh, en la localidad de Cromer, Norfolk, Inglaterra (Woodward, 1791), mientras que para México se tienen como primeros registros de la familia a *Polysiphonia perpusilla* J. Agardh (ahora como: *Taenioma perpusillum* (J. Agardh) J. Agardh) y *P. dictyurus* J. Agardh (ahora como: *Tayloriella dictyurus*

Recibido: 02 agosto 2013; aceptado: 08 octubre 2013

(J. Agardh) Kylin) realizados por J. Agardh (1847) en las costas del Pacífico mexicano.

Sus representantes alcanzan tallas desde unos cuantos milímetros hasta 30 centímetros, expresando niveles de organización filamentosos (Figs. 1-6) y pseudoparenquimatosos (Figs. 7-13), con la condición polisifónica estricta (Van Den Hoek et al., 1995). La mayoría se distribuye en zonas tropicales, subtropicales y templadas, ocupando diversos ambientes intermareales y en menor proporción los submareales. Todas las especies de esta familia presentan el ciclo de vida típico de la alternancia de generaciones denominado diplobióntico haplo-diploide (Bold y Wynne, 1998), representado comúnmente por el género *Polysiphonia* Greville.

Trabajos de índole florística y monográfica han dado cuenta de la diversidad específica de algunos géneros presentes en las costas mexicanas, resaltan para la costa Pacífica: Setchell y Gardner (1924,1930); Dawson (1944, 1963); Taylor (1945); Abbott y Hollenberg (1976); Hollenberg (1961, 1967, 1968a, 1968b); Hollenberg y Norris (1977); Sentíes et al. (1990, 1995); Dreckmann y Sentíes (1994); Pedroche et al. (1995); Méndez-Trejo et al. (2012) y Pedroche et al.(2013). Mientras que para la costa Atlántica: Børgesen (1918), Taylor (1960); Dreckmann (1998); Littler y Littler (2000); Sentíes y Fujii (2002); Cetz-Navarro et al. (2008) y Wynne (2011).

Diversidad

En un país como México, que cuenta con 2 grandes regiones costeras, el Pacífico y el Atlántico, las exploraciones ficológicas y el estudio se han dado en tiempos y en formas diferentes. Evidentemente, los trabajos van desde los listados de especies, pasan por el registro de especies nuevas para la ciencia, y llegan hasta el tratamiento monográfico o de revisión de grupos particulares.

Los ficólogos mexicanos iniciaron la investigación formal de las algas marinas hace aproximadamente 51 años (Pedroche et al., 2009). Durante ese tiempo han dominado los estudios de índole florística y lo complementan los que tienen temáticas particulares: taxonomía, ecología, fisiología, biogeografía y filogenia. Todos ellos son los que han incrementado el registro y la descripción de las especies presentes en las costas mexicanas.

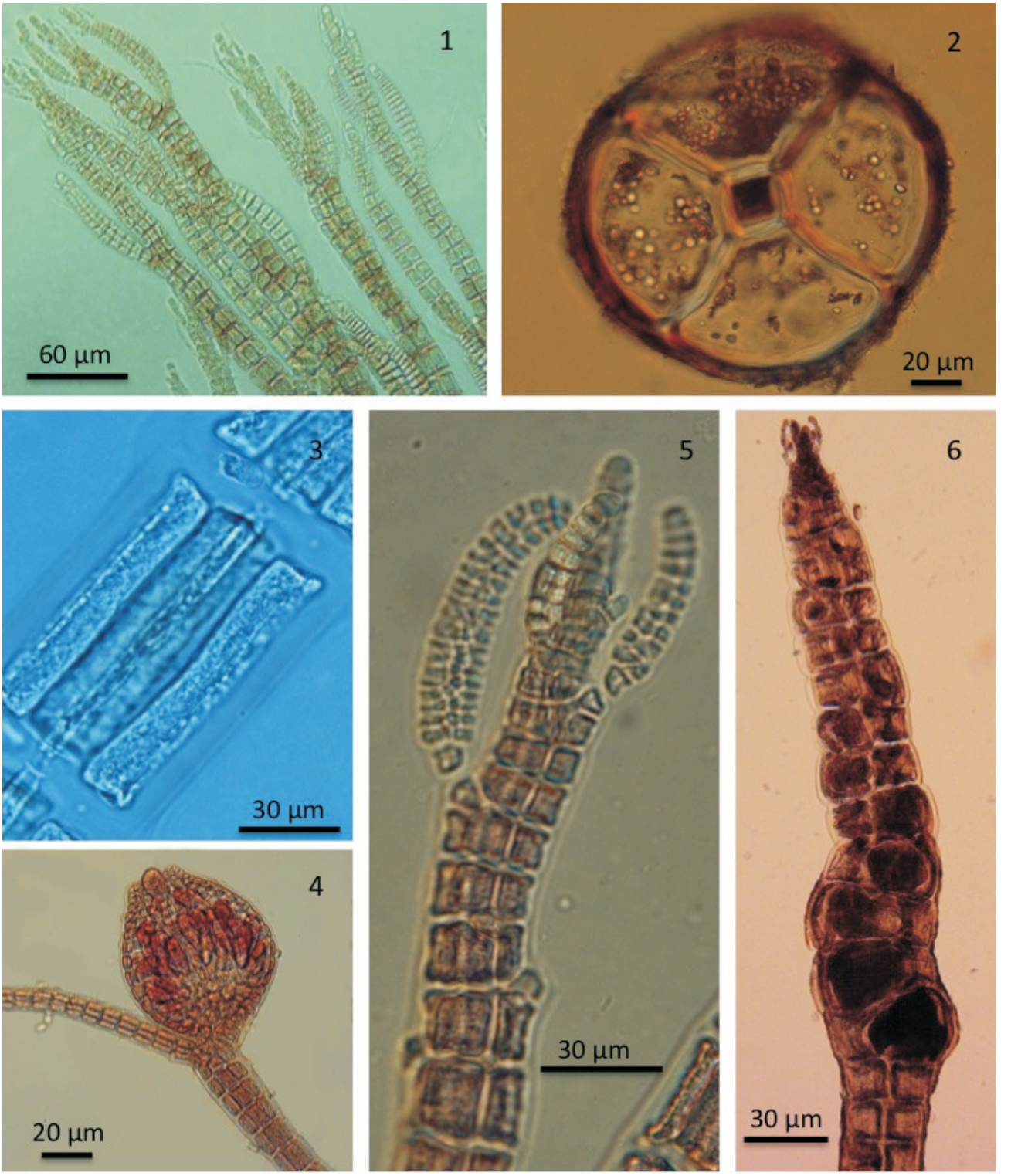
La diversidad actual de macroalgas marinas mexicanas de la división Rhodophyta se estima en 1 855 nombres de especies para el Pacífico, mientras que para el Atlántico oscilan alrededor de 890 (Pedroche y Sentíes, 2003; Ortega et al., 2001). En este panorama y como producto de los trabajos en florística, morfología y recientemente con biología molecular, esta familia está representada en México, en su costa del Pacífico por 28 géneros que contienen 100 especies, las cuales representan un 5.4% a nivel nacional (Pedroche et al., 2013), mientras que para la región mexicana del Atlántico se tienen registrados 23 géneros que contienen 80 especies, las cuales representan un 9% a nivel nacional (Ortega et al., 2001). En estas 2 regiones se comparten 13 géneros, lo que da un total de 36 géneros de esta familia en las costas de México (Cuadro 1), lo cual representa un 16.1% respecto a los géneros registrados mundialmente (224) y un 19% (180) para las especies mundiales (933) (Guiry y Guiry, 2013).

De las 180 especies de Rhodomelaceae descritas para México, sólo 10 de ellas (18%), han sido registradas como endémicas para el golfo de California (Espinoza-Avalos, 1993), lo cual representa un relativamente alto grado de endemismo para esa región. Es notoria la falta de datos documentados de endemismos para otras regiones del país, pero si podemos confirmar que muchas especies tienen distribución en países adyacentes, mientras que algunas de ellas presentan una distribución que abarca diversas regiones biogeográficas mundiales.

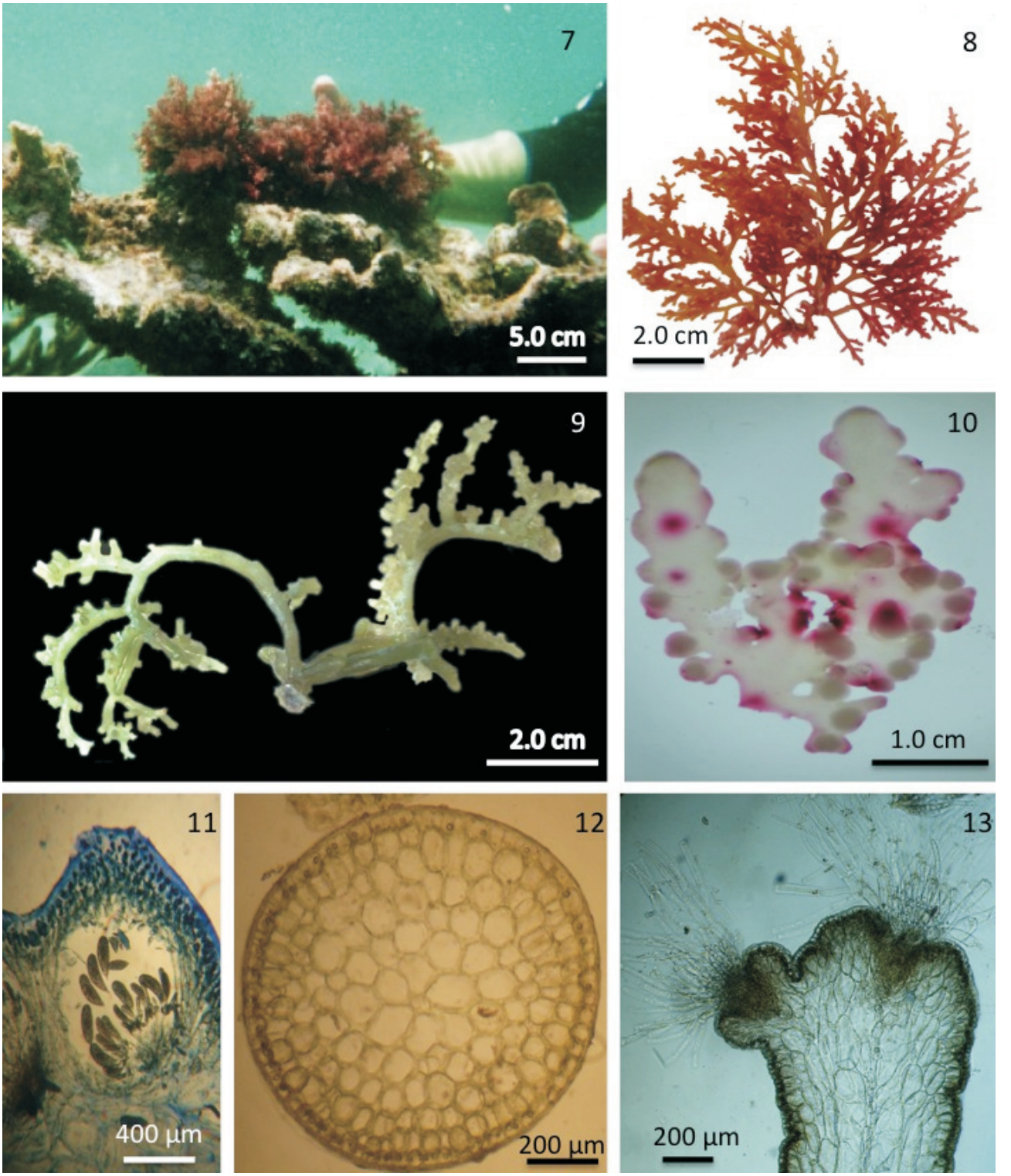
Respecto a su distribución en las costas mexicanas, las entidades federativas con mayor número de géneros y especies (g/e) registrados son: Baja California Sur (21/68), Baja California (20/69) y Quintana Roo (21/68). Cabe mencionar que los estados donde se ha encontrado un mayor número de especies de esta familia y de otros grupos algales en general, son los que se encuentran en las penínsulas: Baja California y Yucatán, debido a que es en estos estados es donde laboran más especialistas nacionales y extranjeros y/o donde se han realizado más recolectas (Cuadro 2).

Un aspecto que puede influir para la eficaz identificación y aproximación en cuanto a la diversidad de los grupos es su nivel de organización, el cual se expresa en estos representantes de Rhodomelaceae con morfología filamentosa (en 19 géneros), mientras que los 17 restantes su nivel de organización es pseudoparenquimatoso.

Como parte del tratamiento a nivel genérico se resalta que *Polysiphonia* Greville es el más diverso con 26 y 18 especies en el Pacífico y Atlántico, respectivamente, siguiéndole en orden numérico *Laurencia* J.V. Lamouroux con 22 y 14 especies en las regiones mencionadas. Este último, ha recibido especial interés por parte de especialistas que han aportado registros nuevos, circunscripciones de especies como combinaciones y estatus nuevos y taxa nuevos para la ciencia en nuestro país y áreas adyacentes (Sentíes et al., 2001; Sentíes y Fujii, 2002; Díaz-Larrea et al., 2007; Sentíes y Díaz-Larrea, 2008; Cassano et al., 2009, 2012; Sentíes et al., 2009, 2011, 2013; Machín-Sánchez et al., 2012; Mateo-Cid et al., 2013).



Figuras 1-6. Familia Rhodomelaceae, talos filamentosos: 1, ramas apicales de *Polysiophonia* sp.; 2, corte transversal mostrando célula axial y 4 células pericentrales; 3, segmento de filamento con la célua axial y las pericentrales; 4, estructura femenina, cistocarpo con carposporas; 5, estructura masculina, rama espermatangial; 6, tetrasporofito con tetrasporangios en posición espiral. Fotos: ©Luisa Núñez.



Figuras 7-13. Familia Rhodomelaceae, talos pseudoparenquimatosos: 7, hábito de *Laurencia* sp. sobre corales; 8, hábito de *Laurenciella marilzae*; 9, hábito de *Palisada perforata*; 10, hábito de *Osmundea* sp.; 11, estructura femenina, cistocarpo con carposporas; 12, corte transversal mostrando célula axial, células pericentrales,células medulares y células corticales; 13, corte longitudinal de ramas, mostrando depresión apical con tricoblastos. Fotos: © Abel Sentíes (excepto la #10= M. Fujii).

Cuadro 1. Géneros de Rhodomelaceae presentes en el Pacífico y el Atlántico de México

Géneros			
*1. Acanthophora**	*10. Dipterosiphonia*	*19. Lophosiphonia**	*28. Polysiphonia**
2. Alsidium	*11. Erythrocystis*	*20. Micropeuce*	*29. Pterochondria*
3. Amansia	*12. Herposiphonia**	*21. Murrayella*	*30. Pterosiphonia**
4. Amplisiphonia	*13. Janczewskia*	*22. Neosiphonia**	*31. Pterosiphoniella*
*5. Bostrychia**	*14. Jantinella*	*23. Neorhodomela*	*32. Tayloriella*
6. Bryocladia	*15. Laurencia**	*24. Ophidocladus*	*33. Veleroa*
*7. Bryothamniom**	*16. Laurenciella*	*25. Osmundaria*	*34. Wrightiella*
*8. Chondria**	*17. Leachiella*	*26. Osmundea*	*35. Wurdemannia**
*9. Digenea**	*18. Lophocladia*	*27. Palisada**	*36. Yuzurua*

*= compartidos en ambas regiones

Cuadro 2. Número de géneros y especies descritas de la familia Rhodomelaceae presentes en México registrados por estado

Núm.	*Estado*	*Géneros*	*Especies*
	Región Pacífico		
1	Baja California	20	69
2	Baja California Sur	21	68
3	Sonora	13	37
4	Sinaloa	8	18
5	Nayarit	12	27
6	Jalisco	12	24
7	Colima	11	26
8	Michoacán	5	16
9	Guerrero	9	20
10	Oaxaca	7	23
11	Chiapas	3	7
	Región Atlántico		
12	Tamaulipas	14	24
13	Veracruz	15	40
14	Tabasco	2	4
15	Campeche	13	26
16	Yucatán	13	31
17	Quintana Roo	21	68

Se puede afirmar que el número total de especies para ambos litorales se irá modificando, entre otros factores por el incremento en el conocimiento de esta disciplina, mediante la combinación de las aproximaciones morfológicas, el uso de la biología molecular y las aproximaciones filogenéticas, la exploración de zonas poco conocidas, como son parte de las costas de entidades federativas con territorio costero en nuestro país.

En conclusión, el conocimiento taxonómico que se tiene actualmente de Rhodomelaceae en México (180 especies y 37 géneros) dista mucho de representar en su totalidad la extraordinaria riqueza de especies presentes en el país.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Hidrobiól. Óscar Hernández Cervantes por la captura de datos. Este trabajo forma parte de la línea de investigación: Macroalgas marinas y estuarinas, la cual esta apoyada parcialmente por los proyectos: (CBS 2011-2014: 18.10-261010 y UAMI-CA-117).

Literatura citada

Abbott, I. A. y G. J. Hollenberg. 1976. Marine algae of California. Stanford University Press. La Joya. 827 p.

Agardh, J. G. 1847. Nyaalgerfran Mexico. Öfversigtaf Kongi. [Svenska] Vetenskaps-Akademiens Fórhandlingar 4:5-17.

Børgesen, F. 1918. Marine algae of the Danish West Indies. II Rhodophyceae. Dansk Botanisk Arkiv 3:1-504.

Bold, H. C. y M. J. Wynne. 1985. Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. 720 p.

Cassano, V., J. Díaz-Larrea, A. Sentíes, M. C. Oliveira, M. C. Gil-Rodríguez y M. T. Fujii. 2009. Evidence for the conspecificity of *Palisada papillosa* with *P. perforata* (Ceramiales, Rhodophyta) from western and eastern Atlantic Ocean on the basis of morphological and molecular analysis. Phycologia 48:86-100.

Cassano, V., M. C. Oliveira, M. C. Gil-Rodríguez, A. Sentíes, J. Díaz-Larrea y M. T. Fujii. 2012. Molecular support for the establishment of the new genus *Laurenciella* within the *Laurencia* complex (Ceramiales, Rhodophyta). Botanica Marina 55:349-357.

Cetz-Navarro, N., J. Espinoza-Avalos, A. Sentíes y L. Quan-Young. 2008. Nuevos registros de macroalgas para el Atlántico mexicano y riqueza florística del Caribe mexicano. Hidrobiológica 18:11-19.

Choi, H. G., G. T. Kraft, H. S. Kim, M. D. Guiry y G. W. Saunders. 2008. Phylogenetic relationships among lineages of the Ceramiaceae (Ceramiales, Rhodophyta) based on nuclear small subunit rDNA sequence data. Journal of Phycology 44:1033-1048.

Dawson, E. Y. 1944. Marine algae of the Gulf of California. Allan Hancock Pacific Expedition 3:189-453.

Dawson, E. Y. 1963. Marine algae of Pacific Mexico. Parte 8. Ceramiales: Dasyaceae, Rhodomelaceae. Nova Hedwigia 6:401-487.

Díaz-Larrea, J., A. Sentíes, M. T. Fujii, F. F. Pedroche y M. Cabral-Oliveira. 2007. Molecular evidence for *Chondrophycus poiteaui* var. *gemmiferus* comb. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from the Mexican Caribbean. Implications for the taxonomy of the *Laurencia* complex. Botanica Marina 50:250-256.

Dreckmann, K. M. 1998. Clasificación y nomenclatura de las algas marinas bentónicas del Atlántico mexicano. Conabio, México, D. F. 140 p.

Dreckmann, K. M. y A. Sentíes. 1994. El alga *Digenea simplex* (Wulfen) C. Ag. (Ceramiales, Rhodomelaceae) en México: variación biogeográfica. Revista de Biología Tropical 42:443-453.

Espinoza-Avalos, J. 1993. Macroalgas marinas del Golfo de California. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio y CIQRO, México. p. 328-357.

Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2013. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org; última consulta: 21.II.2013.

Harvey, W. H. 1847. Nereis australisor algae of the Southern Ocean. London. 124 p.

Harvey, W. H. 1853. Nereis boreali-american. Part II. Rhodospermeae. Smithsonian Contribution Knowledge 10(art. 2):1-258.

Hollenberg, G. J. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Parte 5. The genus *Polysiphonia*. Pacific Naturalist 2:345-375.

Hollenberg, G. J. 1967. New genera in the Rhodomelaceae from the Central Pacific. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 66:201-221.

Hollenberg, G. J. 1968a. An account of the species of *Polysiphonia* of the central and western tropical Pacific Ocean. I. *Oligosiphonia*. Pacific Science 12:56-98.

Hollenberg, G. J. 1968b. An account of the red alga *Herposiphonia* occurring in the central and western tropical Pacific Ocean. Pacific Science 12:536-559.

Hollenberg, G. J. y J. N. Norris. 1977. The red alga *Polysiphonia* (Rhodomelaceae) in the northern Gulf of California. Smithsonian Contributions to the Marine Science 1:1-21.

Hommersand, M. H. 1963. The morphology and classification of some Ceramiaceae and Rhodomelaceae. University of California Publications in Botany 35:165-366.

Kim, M. S., C. A. Maggs, L. McIvor y M. D. Guiry. 2000. Reappraisal of the type species of *Polysiphonia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta). European Journal of Phycology 35:83-92.

Littler, D. S. y M. M. Littler. 2000. Caribbean reef plants. An identification guide to the reef plants of the Caribbean, Bahamas, Florida and Gulf of Mexico. Offshore Graphics. Washington D. C. 542 p.

Machín-Sánchez, M., V. Cassano, J. Díaz-Larrea, A. Sentíes, M. T. Fujii y M. C. Gil-Rodríguez. 2012. Morphological and molecular evidence demonstrates the amphi-Atlantic distribution of *Laurencia catarinensis* (Ceramiales, Rhodophyta). Botanica Marina 55:241-252.

Mateo-Cid, L. E., A. C. Mendoza-González, A. Sentíes, J. Díaz-Larrea y J. Calderón. 2013. *Laurencia laurahuertana* sp. nov. (Rhodomelaceae, Rhodophyta); an epiphytic species from the Mexican Caribbean. Phycological Research (en prensa).

Méndez-Trejo, M. C., R. Riosmena-Rodríguez, E. Ávila, J. M. López-Vivas y A. Sentíes. 2013. Evaluación de la invasión de *Acanthophora spicifera* sobre la epifauna en Bahía de La Paz; B.C.S. *In* Especies invasoras acuáticas de México: casos de estudio, A. Low (ed.). Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático y la University of Prince Edward Island (en prensa).

Ortega, M. M., J. L. Godínez y G. Garduño-Solórzano. 2001. Catálogo de algas bentónicas de las costas mexicanas del Golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM 34:1-594.

Pedroche, F. F. y A. Sentíes. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y problemática actual. Hidrobiológica 13:23-32.

Pedroche, F. F., A. Sentíes, E. Novelo y M. E. Meave. 2009. Algas. Pasado, presente y futuro en México. *In* COSMOS Enciclopedia de las ciencias y tecnología en México, J. Ramírez-Pulido (Coord. Científico). Conacyt, UAM, ICyTDF. p. 55-69.

Pedroche, F. F., P. C. Silva, L. E. Aguilar y R. Aguilar-Rosas. 2013. Catálogo de las algas marinas bentónicas del Pacífico de México. III. Rhodophyta. Universidad Autónoma Metropolitana (en prensa).

Pedroche, F. F., J. A. West, G. C. Zucarello, A. Sentíes y U. Karsten. 1995. Marine red algae of the mangroves in southern Pacific México and Pacific Guatemala. Botanica Marina 38:111-119.

Scagel, R. F. 1953. A morphological study of some dorsiventral Rhodomelaceae. University of California Publications in Botany 27:1-108.

Sentíes, A. 1995. El género *Polysiphonia* (Ceramiales, Rhodomelaceae) en el Pacífico tropical mexicano. Revista de Biología Tropical 43:39-54.

Sentíes, A. y M. T. Fujii. 2002. El complejo *Laurencia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) en el Caribe mexicano. *In* Monografías ficológicas, A. Sentíes y K. M. Dreckmann (eds.). UAM Iztapalapa y Red Latinoamericana de Botánica. p. 119-192.

Sentíes, A. y J. Díaz-Larrea. 2008. Proposals of *Palisada poiteaui* var. *gemmifera* comb. nov. and *Palisada corallopsis*

comb. nov. (Rhodomelaceae, Rhodophyta). Botanica Marina 51:69-70.

Sentíes, A., F. F. Pedroche y K. M. Dreckmann. 1990. La familia Rhodomelaceae (Ceramiales, Rhodophyta) en la costa del estado de Michoacán, Mex. Boletín Sociedad Botánica de México 50:89-120.

Sentíes, G. A., M. T. Fujii y D. Rodríguez. 2001. *Laurencia venusta* (Ceramiales, Rhodophyta): a new record for Atlantic Ocean. Botanica Marina 44:95-99.

Sentíes, A., J. Díaz-Larrea, V. Cassano, M. C. Gil-Rodríguez y M. T. Fujii. 2009. *Palisada perforata* (Rhodomelaceae, Ceramiales) en el Caribe mexicano. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:7-12.

Sentíes, A., J. Díaz-Larrea, V. Cassano, M. C. Gil-Rodríguez y M. T. Fujii. 2011. *Laurencia marilzae* (Ceramiales, Rhodophyta) from the Mexican Caribbean: a new record for the tropical western Atlantic. Bulletin of Marine Science 87:681-686.

Sentíes, A., A. C. Mendoza-González, L. E. Mateo-Cid, J. Díaz-Larrea, G. A. Ceballos-Corona y M. T. Fujii. 2013. *Osmundea purepecha* sp. nov. (Rhodophyta: Ceramiales) from the Pacific tropical coast of Mexico, based on morphological and molecular data. Pacific Science 84: en prensa.

Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1924. New Marine algae from the Gulf of California. Proceedings of the California Academy of Sciences 12:695-949.

Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1930. Marine algae of the Revillagigedo Islands Expedition in 1925. Proceedings of the California Academy of Sciences 19:109-215.

Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expedition to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expedition 12:1-528.

Taylor, W. R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas. University of Michigan Press, Ann Harbor. 870 p.

Van Den Hoek, C., D. G. Mann y H. M. Jahns. 1995. Algae. An introduction to phycology. Cambridge University Press, Cambridge. 627 p.

Woodward, T. J. 1791. The history and description of a new species of *Fucus*. Transactions of the Linnean Society of London 1:131-134.

Wynne, M. J. 2011. A checklist of benthic marine algae of the tropical and subtropical western Atlantic: third revision. Nova Hedwigia 140:7-66.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S69-S75, 2014
DOI: 10.7550/rmb.40717

Biodiversidad de Gracilariaceae (Rhodophyta) en México

Biodiversity of Gracilariaceae (Rhodophyta) in Mexico

Kurt M. Dreckmann y Abel Sentíes✉

Departamento de Hidrobiología, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa. Apartado postal 55-535, 09340 México, D. F., México.
✉ *asg@xanum.uam.mx*

Resumen. Desde 1911, se han clasificado 38 especies correspondientes a *Gracilaria*, *Gracilariophylla*, *Congracilaria*, *Gracilariopsis* e *Hydropuntia* de la familia Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta), en los 17 estados litorales mexicanos, tanto en el Pacífico como en el golfo de México y Caribe mexicano, lo que representa el 16% de la flora mundial de Gracilariaceae. Los litorales mexicanos forman parte de una de las 8 áreas de endemismo para *Gracilaria*, y de una de las 3 para *Hydropuntia*. Los géneros *Gracilariopsis*, *Congracilaria* y *Gracilariophylla* requieren mayor atención sistemática. De los 7 géneros reconocidos para la familia, 4 tienen especies distribuidas en litorales mexicanos, representando el 57%. De las 239 especies aceptadas para Gracilariaceae, 38 se han identificado en los 17 estados litorales nacionales, lo que representa el 16%.

Palabras clave: Gracilariaceae, algas rojas, diversidad, Pacífico mexicano, golfo de México, Caribe mexicano.

Abstract. Since 1911, 38 species belonging to *Gracilaria*, *Gracilariophylla*, *Congracilaria*, *Gracilariopsis,* and *Hydropuntia* of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta), have been classified along the 17 Mexican litoral states, of both the Mexican Pacific and the Gulf of Mexico-Mexican Caribbean, which represent 16% of the Gracilariaceae worldwide flora. The Mexican coasts are part of 2 major areas of endemism: one out of 8 for the genus *Gracilaria*, and one out of 3, for the genus *Hydropuntia*. The genera *Gracilariopsis*, *Congracilaria,* and *Gracilariophylla* need special systematic attention. Four genera, out of 7 recognized in the family, have representatives in the Mexican flora, representing 57%. Thirty-eight species out of 239 taxa recognized for Gracilariaceae have been identified in México, which is 16% of the total.

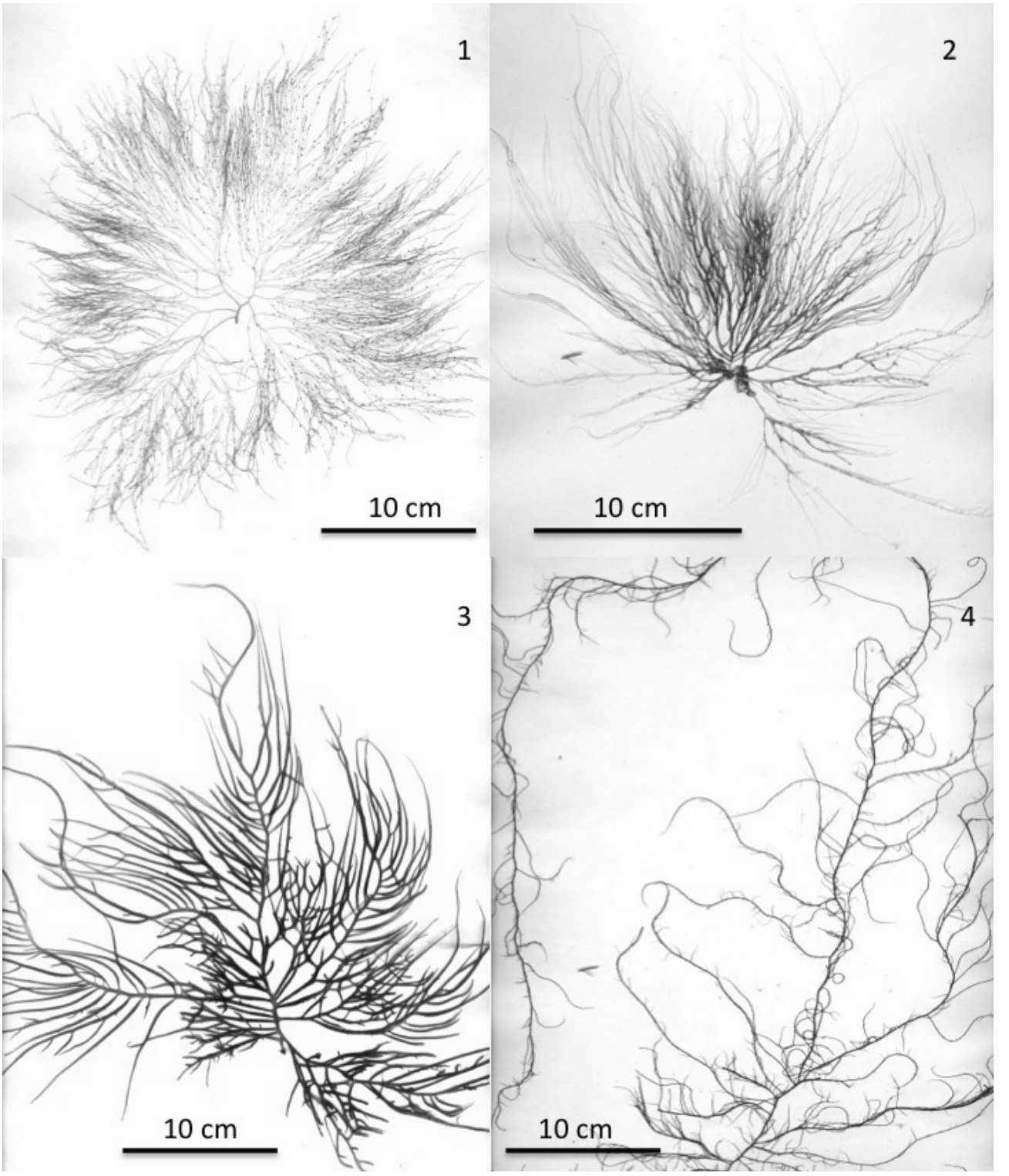
Key words: Gracilariaceae, red algae, diversity, Mexican Pacific, Gulf of Mexico, Mexican Caribbean.

Introducción

La taxonomía de Gracilariaceae es la siguiente: imperio Eukaryota, reino Plantae, subreino Rhodoplantae, phylum Rhodophyta, subphylum Eurhodophytina, clase Florideophyceae, subclase Rhodymeniophycidae y orden Gracilariales (Saunders y Hommersand, 2004; Guiry y Guiry, 2013). De acuerdo a Norton et al. (1996) y Dawes y Mathieson (2008), el phylum contiene alrededor de 6 398 especies (Guiry y Guiry, 2013). El orden Gracilariales se integra sólo por la familia Gracilariaceae. Gurgel y Fredericq (2004), pero consultar también Fredericq y Hommersand (1990) y Guiry y Guiry (2013), proponen los siguientes géneros y especies componentes como miembros de la familia. 1. *Gracilaria* Greville, 170 especies reconocidas; género muy apreciado ya sea como alimento directo como por su contenido de agar; de marcada afinidad tropical. Dreckmann y Sentíes (2009) reconocen 2 subgéneros: *Textoriella* Yamamoto y *Gracilaria* Yamamoto (= *Verrucosa)*. 2. *Gracilariopsis* E. Y. Dawson, 21 especies reconocidas, de marcada afinidad por ambientes mixohalinos tropicales. 3. *Gracilariophila* Setchell et Wilson, 2 especies reconocidas. Adelfoparásito con caracteres reproductivos similares al género hospedero (*Gracilariopsis*); endémico del Pacífico de Norteamérica. 4. *Congracilaria* Yamamoto, 1 especie reconocida. Adelfoparásito exclusivo de *Gracilaria salicornia*, especie endémica de la isla Okinoerabu al sur de Japón. 5. *Hydropuntia* Montagne, 16 especies reconocidas para el Indo Pacífico, norte de Australia, Sudáfrica, Atlántico tropical americano, mar Caribe y sur del golfo del México. 6. *Curdiea* Harvey, 13 especies reconocidas, endémico de la región comprendida entre el suroeste australiano, Nueva Zelandia e islas sub Antárticas. 7. *Melanthalia* Montagne, 5 especies reconocidas. El género esta restringido al sur de Australia y Nueva Zelandia. De éstos, sólo *Gracilaria*, *Gracilariopsis*, *Gracilariophila* e *Hydropuntia*, han sido identificados en litorales mexicanos.

Descripción del grupo. De acuerdo a la ultima revisión

Recibido: 02 agosto 2013; aceptado: 09 octubre 2013



Figuras 1-4. Familia Gracilariaceae, ejemplares representativos: 1, *Gracilaria blodgettii*; 2, *Gracilaria parvispora*; 3, *Hydropuntia cornea*; 4, *Gracilariopsis lemaneiformis*. Fotos: © Kurt Dreckmann.

disponible (Dreckmann, 2012), los miembros de Gracilariaceae poseen un talo bien definido en ejes, ramas y un pie de fijación. Los ejes son producidos a partir de una germinación espórica tipo *Dumontia*; es decir, una vez adherida al sustrato, la espora se divide una o más veces en un plano perpendicular a éste y luego se producen divisiones horizontales que dan lugar a una masa hemisférica de células al interior de la pared celular original, lo que a su vez da lugar a la costra polistromática de la que surgen uno o más ejes erectos. Los ejes y ramas del talo pueden, en corte transversal, ser cilíndricos, completamente aplanados, laminares, o presentar una condición intermedia, comprimida. La estructura anatómica es pseudoparenquimatosa con desarrollo de subcorteza y corteza. La arquitectura es uniaxial; es decir, el crecimiento es a partir de una única célula apical. Se presentan 2 tipos de esporas: a) tetrasporas producidas meióticamente (meiosporas) en tetrasporangios de división cruzada corticales, y b) carposporas producidas mitóticamente en el cistocarpo del carposporofito. El sistema reproductivo femenino es el característico de Florideophycidae, está constituido de una rama carpogonial de 3 células y un tricógino conspicuo, o protricógino, ubicado en el extremo distal de la célula femenina, oogonio, o carpogonio. En los miembros de la familia, el gonimoblasto se forma directamente después de la fertilización del núcleo femenino o carpogonial, sin interconexión y sin célula auxiliar; es decir, el desarrollo es tipo *Nemalion*. En términos embrionarios, el desarrollo es de tipo somático; es decir, no hay una línea germinal distintiva. En cambio, tenemos linajes celulares que dan lugar tanto a células somáticas como gaméticas. Hay géneros de vida libre (*Curdiea*, *Hydropuntia*, *Gracilaria*, *Gracilariopsis* y *Melanthalia*) y adelfoparásitos filogenéticamente relacionados al hospedero: *Congracilaria* y *Gracilariophyla*.

La talla de las especies del género *Gracilaria* tiene un intervalo de 3-5 cm en hábitats intermareales, tanto del Pacífico como del golfo de México y Caribe, hasta 15-20 cm en hábitats inframareales estuarinos en ambos litorales y arrecifales en el golfo de México y Caribe. Las especies de *Hydropuntia*, todas arrecifales y circunscritas al sur del golfo de México y Caribe, tienen desde 6-8 cm hasta 20-45 cm. Por otro lado, las especies de *Gracilariopsis*, dominantes en ambientes mixohalinos, miden de 6(10) y hasta 100(120) cm de largo.

Con respecto a los hábitats hay un patrón interesante, mientras las especies de *Gracilariopsis* muestran una clara afinidad por los hábitats mixohalinos, el género *Gracilaria* es euritópico. *Hydropuntia* es un género que se desarrolla exclusivamente en ambientes marinos tanto en México como en todas las regiones del mundo en donde se distribuye. Este es un patrón que no sólo se presenta en México, sino en todo el intervalo mundial de distribución de estos géneros.

De acuerdo a Bold y Wynne (1985), South y Whittick (1987), Hawkes (1990) y Van Den Hoek et al. (1995), el ciclo de vida incluye singamia oogámica haplobióntica haplodiploide. Cariológicamente es trifásica, trigénica, o tipo *Polysiphonia* (1 haploide -el gametofito- y 2 diploides -tetrasporofito y carposporofito); isomórfica, con meiosis espórica y especies dioicas. La fertilización es interna o *in situ*. Los miembros de la familia son autoreplicantes o clonales (Santelices, 2002). La arquitectura es modular (Jackson y Buss, 1985).

Diversidad

La morfoespecie ha sido el concepto taxonómico operativo en la ficología de macroalgas desde su nacimiento en el siglo XIX. Tuvo un pequeño reajuste a raíz de la biología de poblaciones y el concepto biológico en la década de 1950, hubo otro sisma menor con la sistemática filogenética de los sesenta; pero no fue hasta que la biología molecular demostró que las especies son linajes monofiléticos en los noventa, que empezamos a incorporar la dimensión histórica en la clasificación de las formas algales. Los ficólogos mexicanos hemos incorporado los análisis moleculares a los estudios de la diversidad nacional de modo esporádico, recién a partir del segundo lustro del siglo XXI. El número de especies, sobre todo criptoespecies de algas gracilarioides presentes en los litorales nacionales, va a sufrir por estos incrementos significativos en los siguientes años.

Las referencias florísticas y monográficas son para el Pacífico: Setchell y Gardner (1924), Dawson (1944, 1949, 1961), Norris (1985), Dreckmann (2002) y Pedroche et al. (2013); y para el golfo de México y Caribe mexicano: Taylor (1928, 1935, 1960), Ortega et al. (2001), Gurgel et al. (2003b) y Dreckmann (1998, 2012).

El golfo de California, el Pacífico tropical mexicano, el archipiélago de las Revillagigedo y el archipiélago Hawaiano, forman parte de una de las 8 áreas de endemismo biogeográfico propuestas por Dreckmann (2013) para el género *Gracilaria*. Por otro lado, el sur del golfo de México (Campeche y Yucatán), el mar Caribe, incluyendo la región mexicana de Quintana Roo, forman parte de una de las 3 áreas de endemismo biogeográfico propuestas por Dreckmann (2013) para el género *Hydropuntia*.

De los 7 géneros reconocidos para la familia, 4 se distribuyen en litorales mexicanos, representando el 57%. De las 239 especies actualmente aceptadas para Gracilariaceae (Guiry y Guiry, 2013), 38 se han identificado en los 17 estados litorales nacionales (Cuadro 1), lo que representa el 16%. A su vez, este número representa, de las

Cuadro 1. Lista florística y distribución por estados de especies de Gracilariaceae (Dreckmann, 1998, 2002, 2012; Gurgel et al., 2003b; Norris, 1985; Ortega et al., 2001; Pedroche et al., 2013). El número entre paréntesis corresponde al número de localidades en las que ha sido registrada la especie. BCG, Baja California costa del golfo; BCP, Baja California costa del Pacífico; BCSG, Baja California Sur costa del golfo; BCSP, Baja California Sur costa del Pacífico

1. *Gracilaria ascidiicola* E.Y. Dawson. Sonora (1), BCG (1), BCP (1).
2. *Gracilaria blodgettii* Harvey. Tamaulipas (3), Veracruz (10), Tabasco (1), Campeche (8), Yucatán (3), Quintana Roo (8).
3. *Gracilaria bursa-pastoris* (S.G. Gmelin) P.C. Silva. Sonora (1).
4. *Gracilaria cervicornis* (Turner) J. Agardh. Tamaulipas (6), Veracruz (45), Tabasco (1), Campeche (5), Yucatán (2), Quintana Roo (16).
5. *Gracilaria cerrosiana* W.R. Taylor. Oaxaca (3), Guerrero (3), Colima (2), BCSG (2), BCP (8), Sonora (1), Sinaloa (1)
6. *Gracilaria crispata* Setchell y Gardner. Oaxaca (6), Guerrero (11), Michoacán (4), Colima (3), Jalisco (4), Nayarit (7), BCG (17), BCSG (1), Sonora (7), Sinaloa (5).
7. *Gracilaria damaecornis* J. Agardh. Veracruz (5), Tabasco (1), Campeche (4), Quintana Roo (7).
8. *Gracilaria hancockii* E.Y, Dawson. BCG (2)
9. *Gracilaria mammillaris* (Montagne) M. Howe. Tamaulipas (7), Veracruz (12), Campeche (4), Quintana Roo (16).
10. *Gracilaria marcialana* E.Y. Dawson. BCP (1), BCSP (1), BCG (3), Sonora (1), Colima (1).
11. *Gracilaria pachydermatica* Setchell y Gardner. BCP (9), BCG (20), Sonora (11), Michoacán (5), Colima (1), Jalisco (1), Oaxaca (4).
12. *Gracilaria pacifica* I.A. Abbott. BCP (4), BCSP (1), BCG (2), Sinaloa (1).
13. *Gracilaria parvispora* I.A. Abbott. Chiapas (1), Oaxaca (14), Guerrero (1), Colima (3).
14. *Gracilaria pinnata* Serchell y Gardner. BCP (1), BCG (5), BCSG (3), Nayarir (1)
15. *Gracilaria ramisecunda* E.Y. Dawson. BCG (4), Sonora (2).
16. *Gracilaria rubrimembra* E.Y. Dawson. BCG (1), Sonora (3).
17. *Gracilaria spinigera* E.Y. Dawson. BCG (10), Sonora (3), Nayarir (1), Jalisco (1).
18. *Gracilaria subsecundata* Setchell y Gardner. BCP (3), BCG (31), Sonora (6).
19. *Gracilaria symmetrica* E.Y. Dawson. BCP (1), Jalisco (1), Oaxaca (1).
20. *Gracilaria tepocensis* (E.Y. Dawson) E.Y. Dawson. BCP (2), BCG (4), Sonora (4), Sinaloa (1). Jalisco (2), Colima (1), Oaxaca (3)
21. *Gracilaria textorii* (Suringar) De Toni. BCP (19), BCG (14), BCSP (2), Sonora (5), Nayarit (2), Jalisco (1), Colima (1).
22. *Gracilaria tikvahiae* McLachlan. Tamaulipas (11), Veracruz (16), Tabasco (1), Campeche (7), Yucatán (3), Quintana Roo (12).
23. *Gracilaria turgida* E.Y. Dawson. BCP (5), BCSP (1), Sonora (4).
24. *Gracilaria veleroae* E.Y. Dawson. BCP (5), BCG (8), Oaxaca (1), Guerrero (1), Michoacán (1), Colima (4), Nayarit (2), Sonora (3), Nayarir (1), Colima (1), Guerrero (1), Oaxaca (3), Colima -Revillagigedo- (2).
25. *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss. BCP (1).

1. *Gracilariophylla gardneri* Setchell. BCSP (1), Sonora (5).
2. *Gracilariophylla oryzoides* Setchell et Wilson. BCP (14).

1. *Gracilariopsis cata-luziana* Gurgel, Fredericq y J. Norris. Veracruz (1), Campeche (2).
2. *Gracilariopsis costaricensis* E.Y. Dawson. Jalisco (1), Veracruz (1).
3. *Gracilariopsis lemaneiformis* (Bory) E.Y. Dawson. BCP (1), BCG (1), Sonora (2), Colima (1), Oaxaca (3), Chiapas (2), Veracruz (4), Campeche (5).
4. *Gracilariopsis megaspora* E.Y. Dawson. Sonora (1).
5. *Gracilariopsis robusta* (Setchell) E.Y. Dawson. BCP (2), Sinaloa (1).
6. *Gracilariopsis rhodotricha* E.Y. Dawson. BCS-G (1), Colima -Revillagigedo- (2)
7. *Gracilariopsis tenuifrons* (Bird et Oliveira) Fredericq et Hommersand. Tabasco (1).

1. *Hydropuntia caudata* (J. Agardh) Gurgel et Fredericq. Tamaulipas (5), Veracruz (15), Tabasco (1), Campeche (3), Quintana Roo (3).
2. *Hydropuntia crassissima* (Crouan et Crouan) M.J. Wynne. Quintana Roo (19).
3. *Hydropuntia cornea* (J. Agardh) M.J. Wynne. Tamaulipas (1), Veracruz (7), Campeche (10), Yucatán (5), Quintana Roo (14).
4. *Hydropuntia usneoides* (C. Agardh) Gurgel et Fredericq. Veracruz (1), Campeche (4), Quintana Roo (3).

Cuadro 2. Distribución de la riqueza de especies de Gracilariaceae por regiones geográficas, número de especies entre paréntesis

Pacífico de Baja California: *Gracilaria* (12), *Gracilariophylla* (2), *Gracilariopsis* (2).
Golfo de California: *Gracilaria* (16), *Gracilariophylla* (1), *Gracilariopsis* (2).
Pacífico tropical: *Gracilaria* (11), *Gracilariopsis* (1).
Golfo de México: *Gracilaria* (5), *Gracilariopsis* (3), *Hydropuntia* (3).
Caribe mexicano: *Gracilaria* (4), *Hydropuntia*(4).

especies de algas rojas identificadas para México, el 2% de las rodofitas del Pacífico y el 4.3% de las rodofitas del golfo de México y Caribe mexicano. Los datos generales los hemos tomado de Pedroche y Sentíes (2003; Cuadro 2) y son los siguientes: 1 855 especies de Rhodophyta para el Pacífico y 890 para el golfo de México y Caribe.

Expectativa taxonómica. Dada la actual intensidad del estudio ficológico en el golfo de México y Caribe mexicano, y en el Atlántico tropical americano en general, los futuros análisis moleculares arrojarán novedades taxonómicas principalmente en el área de las criptoespecies. Por otro lado, excepto por el estudio de García-Rodríguez et al. (2013) acerca de la presencia, distribución y naturaleza invasiva de *Gracilaria parvispora*, no se han emprendido análisis moleculares de los representantes de Gracilariaceae en el Pacífico mexicano. Una vez que sigamos el ejemplo de García-Rodríguez et al. (2013), es muy probable que surjan novedades taxonómicas. Por ejemplo, es probable que *Gracilaria symmetrica* E.Y. Dawson sea, en realidad, otra especie plana de *Gracilariopsis*, ver la redescripción genérica propuesta por Gurgel et al. (2003b). Así mismo, tomando en cuenta las hipótesis filogenéticas moleculares recientes (Gurgel et al., 2003a, Gurgel y Fredericq, 2004), *Gracilariopsis robusta* (Setchell) E.Y. Dawson y *Gracilariopsis rhodotricha* E.Y. Dawson, podrían ser reincorporados a *Gracilaria*. Por último, cuando los ficólogos marinos mexicanos nos decidamos a estudiar sistemáticamente las formas parásitas, es probable que el número de especies para *Gracilariophylla* y *Congracilaria* se incremente para el Pacífico mexicano, y sean identificadas en el golfo de México y Caribe mexicano.

Patrones poblacionales. En el litoral mexicano, las especies de Gracilariaceae, mientras son raras en el ambiente expuesto o intermareal, son comunes en las comunidades sumergidas o inframareales. En el primero dominan las especies de tallas pequeñas, hasta 5 cm, y pertenecen al género *Gracilaria*. Las especies de tallas más altas, 10-120 cm, se encuentran en ambientes infralitorales, tanto marinos como mixohalinos (Dreckmann, 2002). Las especies de *Gracilariopsis*, por otro lado, tienen una marcada afinidad mixohalina. Las de *Hydropuntia* abundan y son características de los ambientes arrecifales sumergidos del sur del golfo de México, Campeche y Yucatán, y Caribe mexicano.

Especies invasoras. Dos especies de Gracilariaceae han sido regitradas como invasoras en litorales mexicanos: *Gracilaria vermiculophylla* (Ohmi) Papenfuss en Ensenada, Baja California (Bellorin et al., 2004) y *G. parvispora* I. A. Abbott en San Juan, Baja California, Bahía Magdalena, Baja California Sur y Bahía Navachiste, Sinaloa (García-Rodríguez et al., 2013). Esta última había sido identificada con otros nombres en Chiapas, Guerrero y Colima (Dreckmann, 2002) y el golfo de Tehuantepec, Oaxaca, hace 4 décadas. Saunders (2009) considera que las poblaciones de *G. vermiculophylla* en el Pacífico norteamericano, desde Ensenada a Columbia Británica, se encuentran en el intervalo natural de distribución de la especie, a diferencia de aquellas del Atlántico norte reconocidas como verdaderas invasoras.

Historia florística. Pacífico. Howe (1911) describe la primera especie de *Gracilaria*, *G.vivesii* (= *G. textorii*) para el golfo de California. Trece años después, Setchell y Gardner (1924) describen 8 más. Dos décadas después, Dawson (1944) aumenta el número en 3 nuevas especies. Un lustro más adelante, el mismo autor (Dawson, 1949) describe otras 5 para *Gracilaria* y 2 más para su nuevo género, *Gracilariopsis*. Por último, 12 años después, en su monografía sobre el orden Gigartinales en el Pacífico mexicano (Dawson, 1961), este prolífico estudioso de las algas marinas mexicanas agrega otra nueva especie: *G. ascidiicola*, a la flora de la región. Hasta ahora, no ha habido nuevos aportes.

Golfo de México y Caribe mexicano. Aunque la historia de la exploración ficológica de la costa atlántica de México se inicia en la primera mitad de siglo XIX, con las descripciones de botánicos europeos y norteamericanos, la actividad preponderante de los ficólogos mexicanos ha sido la identificación usando los textos de Taylor (1928, 1935, 1960). En esta región la primera y única especie descrita para la familia Gracilariaceae es *Gracilariopsis cata-luziana* Gurgel, Fredericq y J. Norris (Gurgel et al., 2003b).

Con base en estas investigaciones, el número de especies para cada género de Gracilariaceae son:

Gracilaria 21, 16 para el Pacífico y 5 para el golfo de México y Caribe mexicano. No hay especies comunes a ambos litorales. *Gracilariopsis* 6, 3 en el golfo de México (el género no se distribuye en el Caribe mexicano), 2 para el Pacífico y 1 (*Gracilariopsis lemaneiformis*) común a los 2 litorales. Los registros de *G. lemaneiformis* para el Pacífico mexicano, golfo de México y Caribe mexicano deben ser confirmados usando marcadores moleculares (Gurgel et al., 2003a, b, 2004). *Hydropuntia* 4 especies restringidas al golfo de México y Caribe mexicano. Una de ellas, *Hydropuntia crassissima*, restringida a la costa de Quintana Roo y mar Caribe.

Literatura citada

Bellorin, A. M., M. C. Oliveira y E. C. Oliveira. 2004. *Gracilaria vermiculophylla*: a western Pacific species of Gracilariaceae (Rhodophyta) first recorded from the eastern Pacific. Phycological Research 52:69-79.

Bold, H. C. y M. J. Wynne. 1985. Introduction to the Algae. Structure and Reproduction. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. 720 p.

Buss, L. W. 1987. The Evolution of Individuality. Princeton University Press. New Jersey. 175 p.

Dawes, C. J. y A. C. Mathieson. 2008. The Seaweeds of Florida. University Press of Florida. Gainesville. 591 p.

Dawson, E. Y. 1944. Marine Algae of the Gulf of California. Allan Hancock Pacific Expedition 3:189-453.

Dawson, E. Y. 1949. Studies of northeast Pacific Gracilariaceae. Allan Hancock Foundation Publications, Occasional Papers 7:1-105.

Dawson, E. Y. 1961. Marine red algae of Pacific Mexico. Part 4: Gigartinales. Pacific Naturalist 2:191-343.

Dreckmann, K. M. 1998. Clasificación y nomenclatura de las algas marinas bentónicas del Atlántico mexicano. Conabio. México, D. F. 140 p.

Dreckmann, K. M. 2002. El género *Gracilaria* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en el Pacífico centro-sur mexicano. *In* Monografías ficológicas, A. Sentíes y K. M. Dreckmann (eds.). UAM Iztapalapa y Red Latinoamericana de Botánica. p. 77-118.

Dreckmann, K. M. 2012. Los géneros *Gracilaria* e *Hydropuntia* (Gracilariaceae, Rhodophyta) en las costas mexicanas del golfo de México y Caribe. *In* Monografías ficológicas, A. Sentíes y K. M. Dreckmann (eds.) Vol. 4. UAM-Iztapalapa, México y Universidad de La Laguna, Tenerife. p. 111-204.

Dreckmann, K. M. y A. Sentíes. 2009. *Gracilaria*, subgenus *Textoriella* (Gracilariaceae, Rhodophyta) in the Gulf of Mexico and the Mexican Caribbean. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:593-601.

Fredericq, S. y M. H. Hommersand. 1990. Diagnosis and key to the genera of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta). Hydrobiologia 204/205:173-178.

García-Rodríguez, L. D., R. Riosmena-Rodríguez, S. Y. Kim, M. López-Meyer, J. Orduña-Rojas, J. M. López-Vivas y S. M. Boo. 2013. Recent introduction of *Gracilaria parvispora* (Gracilariales, Rhodophyta) in Baja California, México. Botanica Marina 56:143-150.

Guiry, M. D. y G. M. Guiry. 2013. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org; última consulta: 21.II.2013.

Gurgel, C. F. D., L. Liao, S. Fredericq y M. H. Hommersand. 2003a. Systematics of *Gracilariopsis* (Gracilariales, Rhodophyta) bases on *rbc*L sequence analyses and morphological evidence. Journal of Phycology 39:154-171.

Gurgel, C. F. D., S. Fredericq y J. N. Norris. 2003b. *Gracilariopsis silvana* sp. nov., *G. hommersandii* sp. nov., and *G. cataluziana* sp. nov., three new species of Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta) from the Westen Atlantic. Hidrobiológica 13:57-68.

Gurgel, C. F. D. y S. Fredericq. 2004. Systematics of the Gracilariaceae (Gracilariales, Rhodophyta): a critical assessment based on rbcL sequence analysis. Journal of Phycology 40:138-159.

Hawkes, M. W. 1990. Reproductive strategies. *In* Biology of the red algae, K. M. Cole y R. G. Sheath (eds.). Cambridge University Press. Cambridge. p. 455-476.

Howe, M. A. 1911. Phycological studies, VI. Some marine algae from Lower California, Mexico. Bulletin Torrey Botanical Club 38:489-514.

Jackson, J. B. C. y L. W. Buss. 1985. Population biology and evolution of clonal organisms. Yale University Press. New Haven y London. 548 p.

Norton, T. A., M. Melkonian y R. A. Andersen. 1996. Algal biodiversity. Phycologia 35:308-325.

Norris, J. N. 1985. Studies on *Gracilaria* Grev. (Gracilariaceae, Rhodophyta) from the Gulf of California, Mexico. Taxonomy of Economic Seaweeds 1:123-135.

Ortega, M. M., J. L. Godínez y G. Garduño-Solórzano. 2001. Catálogo de algas bentónicas de las costas mexicanas del golfo de México y Mar Caribe. Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM, 34. p. 1-594.

Pedroche, F. F. y A. Sentíes. 2003. Ficología marina mexicana. Diversidad y problemática actual. Hidrobiológica 13:23-32.

Pedroche, F. F., P. C. Silva, L. E. Aguilar y R. Aguilar-Rosas. 2013. Catálogo de las Algas Marinas Bentónicas del Pacífico de México. III. Rhodophyta. Universidad Autónoma Metropolitana (en prensa).

Santelices, B. 2002. Recent advances in fertilization ecology of macroalgae. Journal of Phycology 38:4-10.

Saunders, G. W. 2009. Routine DNA barcoding of Canadian Gracilariales (Rhodophyra) reveals the invasive species *Gracilaria vermiculophylla* in British Columbia. Molecular Ecology Resources 9(Suppl. 1):140-150.

Setchell, W. A. y N. L. Gardner. 1924. New Marine algae from the Gulf of California. Proceedings California Academy of Sciences 12:695-949.

South, G. R. y A. Whittick. 1987. Introduction to Phycology. Blackwell Scientific Publishing, Bath. 320 p.

Taylor, W. R. 1928. The marine algae of Florida with special

reference to the Dry Tortugas. Publications of the Carnegie Institute Washington 379:1-220.

Taylor, W. R. 1935. Marine algae from the Yucatan Peninsula. Publications of the Carnegie Institute Washington 461:115-124.

Taylor, W. R. 1945. Pacific marine algae of the Allan Hancock Expeditiion to the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expedition 12:1-528.

Taylor, W. R. 1960. Marine algae of the eastern tropical and subtropical coast of the Americas. University of Michigan Press. Ann Harbor. 870 p.

Van Den Hoek, C., D. G. Mann y H. M. Jahns. 1995. Algae. An introduction to Phycology. Cambridge University Press. Cambridge. 627 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S76-S81, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33649

Biodiversidad de hongos en México

Biodiversity of fungi in Mexico

Elvira Aguirre-Acosta[1], Miguel Ulloa[1], Samuel Aguilar[1], Joaquín Cifuentes[2] y Ricardo Valenzuela[3]✉

[1]*Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Herbario FCME, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Apartado postal 70-181, 04510 México, D. F., México.*
[3]*Laboratorio de Micología, Departamento de Botánica, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Prolongación de Carpio y Plan de Ayala, Santo Tomás, Delegación Miguel Hidalgo, 11340 México, D. F., México.*
✉ *rvalenzg@ipn.mx*

Resumen. Se presenta un análisis del conocimiento de la diversidad de hongos en México basado en revisiones bibliográficas disponibles, así como una estimación comparativa de las especies de macro- y microhongos que se conocen tanto en México como a nivel mundial. Actualmente se estima que en nuestro país hay 200 000 especies de hongos y tomando en cuenta los datos analizados para este trabajo, el conocimiento es de aproximadamente el 5%. La entidad federativa con mayor número de registros es Veracruz, seguida de Jalisco y Estado de México. Se discute la problemática para cuantificar las especies y se recomiendan algunas estrategias para solucionarla, como son la realización de estudios sistemáticos de todos los biomas del país, tomando en cuenta los hábitats y microhábitats presentes en cada uno de ellos, la formación de muchos más taxónomos especializados en micología y el fortalecimiento de las colecciones de hongos, entre otras estrategias.

Palabras clave: Fungi, inventario, estimación de la diversidad, número de especies.

Abstract. An analysis of the state of knowledge of the biodiversity of fungi in Mexico is presented, based upon the available bibliographic reviews, as well as a comparative estimation of the macro- and microfungi that are known in Mexico and in the world. In Mexico it is estimated that 200 000 fungal species occur, taking into account the data analyzed for the present work, only about 5% have been studied. The states of Veracruz and Jalisco have the highest number of species registered, followed by the state of Mexico. The problems to quantify the fungal species and some strategies to resolve this issue are considered, such as the need for systematic studies of all biomes of the country, taking into consideration the habitats and microhabitats present in them, the formation of many more taxonomists specialized in mycology, and the strengthening of fungal collections, among others strategies.

Key words: Fungi, inventory, estimation of diversity, number of species.

Introducción

El reino Fungi representa una de los más grandes acervos de biodiversidad con actividades ecológicas cruciales en todos los ecosistemas y con una gran variabilidad en morfología y ciclos de vida. Los organismos incluidos en la categoría de hongos son tan diversos que es difícil dar una diagnosis diferencial concisa, pero pueden ser descritos como organismos, en su mayoría, filamentosos con crecimiento apical, eucariónticos, aclorófilos, heterótrofos por absorción, con reproducción asexual y sexual por medio de esporas, y con pared celular principalmente constituida por quitina o celulosa (Herrera y Ulloa, 1990).

Recibido: 27 septiembre 2012; aceptado: 17 abril 2013

Con los avances continuos en la investigación de los hongos, comprendiendo estudios estructurales y ultraestructurales, bioquímicos, y especialmente de biología molecular, la clasificación de estos organismos está cambiando frecuentemente y son actualmente considerados como polifiléticos (esto es con diferentes filogenias), y están referidos a 3 reinos distintos, según Ulloa y Hanlin (2012): *1)*, reino Fungi, que incluye los phyla Chytridiomycota, Blastocladiomycota, Neocallimastigomycota (con zoosporas, cuyo flagelo no tiene mastigonemas, y colocados posteriormente en las zoosporas), Zygomycota (con esporas inmóviles y cigosporas), Glomeromycota (especies micorrízicas), Ascomycota (con ascomas y ascosporas), Basidiomycota (con basidiomas y basidiosporas), y el phylum Microsporidia

(formas parásitas, con esporas flageladas, relacionado con los Protozoa); *2)*, reino Chromista, con los phyla Oomycota (con zoosporas biflageladas, con un flagelo de tipo látigo y otro mastigonemado, colocados ventralmente o posteriormente en las zoosporas), Hyphochytriomycota (con zoosporas que tiene el flagelo mastigonemado y colocado anteriormente) y Labyrinthulomycota (con redes viscosas y zoosporas biflageladas), y *3)*, reino Protozoa (cuyas mixamebas se nutren por fagocitosis y absorción), que comprende los phyla Cercozoa, Percolozoa, Amoebozoa y Choanozoa (con plasmodios y mixamebas, que son la fase trófica de estos organismos, con cuerpos fructíferos diversos y con esporas inmóviles).

El reino Fungi agrupa a un inmenso número de individuos distribuidos en una gran diversidad de especies, muchas de ellas desconocidas, sobre todo las microscópicas (levaduras y mohos, que incluyen varios miles o millones de hongos), aunque también en la actualidad se siguen describiendo muchas especies nuevas de hongos macroscópicos. Los hongos saprobios tienen distribución cosmopolita, pero hay especies y formas de distribución restringida o endémica, en particular las simbióticas y parásitas, todas ellas ligadas a un determinado hábitat. Con fines ilustrativos, se presentan 4 fotografías de hongos de diferentes phyla (Figs. 1-4).

Diversidad mundial. Actualmente los científicos conocen más acerca de la sistemática de las estrellas, que la de los organismos sobre la Tierra, ya que ésta última es un tema muy amplio y complejo, y el saber cuáles y cuantas especies de organismos existen puede crear especulaciones o controversias. Según Halffter (1998), la variedad de propuestas sobre como medir la biodiversidad es en sí una prueba de la complejidad del problema y de las dificultades para diseñar estrategias que sean realizables en tiempos y con medios razonables. Creemos que es relevante el saber cifras acerca de las especies de hongos que existen en el planeta, pero también es de suma importancia el conocimiento biológico de cada uno de estos organismos.

Kirk et al. (2008) mencionaron que hay 97 861 especies descritas de hongos en el mundo; tomando en cuenta estos datos y comparándolos con los registrados en la primera edición del diccionario de los hongos (Ainsworth y Bisby, 1943), Blackwell (2011) estimó que el conocimiento de especies de hongos se ha triplicado en los últimos 65 años, describiéndose en este período más de 60 000 especies.

En cuanto a la estimación de la diversidad de hongos en el planeta, los estudios que se han realizado desde 1991 a la fecha se basan en parámetros que revelan cifras muy variables, que van desde 500 000 hasta 9.9 millones de especies. La hipótesis de trabajo más utilizada para calcular cuántos hongos hay en la Tierra es la de Hawksworth (1991, 2001), que sostiene la existencia de 1.5 millones de especies; sin embargo, esta hipótesis ha sido cuestionada por micólogos contemporáneos, quienes han sugerido la utilización de otros parámetros como la distribución geográfica, endemismos, especificidad de hospederos, diversidad de micro- y macrohongos sobre material vegetal en diversos hábitats, así como su asociación con otros organismos (Schmit y Müeller, 2007), o bien realizar este tipo de evaluaciones para la conservación de la biodiversidad, manejo y planeación del uso y aprovechamiento del suelo, entre otros temas (Müeller y Schmit, 2007). Resultado de estas evaluaciones indican que existen por lo menos 700 000 especies de hongos en el mundo, de los cuales más del 80% son hongos microscópicos, lo que equivale al conocimiento entre el 4% (según Hawksworth) o 10.5% (según Schmit y Müeller) del total de hongos del planeta. Para el caso sólo de macrohongos a nivel mundial, Müeller et al. (2007) mencionaron que se han descrito 21 679 especies, y estiman que debe haber entre 53 000 y 110 000 especies.

O'Brien et al. (2005) realizaron un análisis de ADN ambiental y de una comunidad fúngica de suelos en Carolina del Norte, EUA, revelando un alto grado de acumulación de nuevas especies en el sitio; estos datos soportan una estimación global de 3.5 a 5.1 millones de especies de hongos.

Hibbett et al. (2011) señalaron que se necesitarían 1 170 años para describir 1.4 millones de hongos basándose en Hawksworth (1991) y de 2 840 a 4 170 años para describir 3.4 a 5 millones de hongos siguiendo el criterio de O'Brien et al. (2005).

Diversidad

México se considera un país megadiverso en cuanto a grupos de organismos, ocupando el quinto lugar en el mundo por su gran número de especies y endemismos, y cuenta con el 10% de la diversidad terrestre del planeta. Su situación geográfica, así como su accidentada topografía con variedad de altitudes y climas han contribuido a formar un mosaico de condiciones ambientales y microambientales que promueven una gran variedad de hábitats y formas de vida, lo que le confiere a México una elevada diversidad biológica (Mittermeier y Goettsch, 1992; Conabio, 1998).

En lo que se refiere al conocimiento de la diversidad de hongos en México, Guzmán (1998a) hace un análisis del desarrollo de los estudios micológicos, y menciona que desde el siglo XVI a mediados del siglo XX se habían publicado 665 trabajos relacionados con los hongos; el 70% de ellos fueron realizados por autores extranjeros y citaron aproximadamente 1 000 especies; asimismo, señala

Figuras 1-4. Especies representativas de hongos en México. 1, esporangio difluente de *Phycomyces blakesleeanus* (Zygomycota), aislado de excremento de ratón, x 360 (*M. Ulloa*); 2, peritecio de *Guanomyces polythrix* gen. et sp. nov. (Ascomycota), aislado de guano de murciélago, x 15 (*M. Ulloa*); 3, basidiomas de *Campanophyllum proboscideum* gen. nov. (Basidiomycota), x 1 (*R. Valenzuela*) y 4, basidioma de *Aseroë rubra* (Basidiomycota), x 1 (*R. Valenzuela*).

que el desarrollo de la micología en México se da a partir de la década de 1970, porque el 82.4% de los artículos publicados ya es de autores mexicanos.

Se han realizado diversos análisis para poder tener una aproximación acerca del conocimiento y la cantidad de especies de hongos que se han registrado en el país. Guzmán (1998a) estima que se conocen 4 500 especies de macrohongos y 2 000 de microhongos, esto basado en revisiones bibliográficas y especímenes de colecciones; estos datos representan el 6.6% de lo que se conoce en el mundo tomando en cuenta lo señalado por Kirk et al. (2008). Considerando las propuestas de estimación de Hawksworth, se calcula que en México habría más de 200 000 especies de hongos (Guzmán, 1998a, b), por lo que sólo se conoce el 3.2% de las que crecen en el país. Si tomamos en cuenta que según Hawksworth los macrohongos representan casi 10% de los hongos a nivel global y que recientemente Müeller et al. (2007)

han propuesto que la relación macrohongos-plantas es diferente entre regiones templadas (1:2) y tropicales (1:5), podemos estimar para México, con base en el número de especies de plantas y tipos de vegetación, que el número de macrohongos estaría entre 9 000 y 11 000 especies y por lo tanto el total de especies de hongos lo ubicaríamos entre 90 000 y 110 000 especies.

Catálogos validados, como el de Cifuentes (2008), dan 2 135 registros de especies de hongos para México, agrupados en Basidiomycota (1 486 especies en 353 géneros y 87 familias), Ascomycota (646 especies en 275 géneros y 86 familias, incluyendo líquenes), Zygomycota (2 especies) y Oomycota (1 especie). Sin embargo, estos datos no reflejan con exactitud el número real de especies que se han citado para el país, porque muchas de éstas no están incluidas en bases de datos que la Conabio ha recopilado, particularmente para Zygomycota y Oomycota.

Según datos mencionados por Guzmán (1998a), hay aproximadamente 2 000 registros de microhongos, de los cuales 1 500 son hongos fitopatógenos, 120 mohos del suelo, 100 hongos de granos almacenados, 70 mohos de bebidas fermentadas, 30 patógenos del hombre y/o animales, 30 hongos acuáticos, 30 hongos parásitos de invertebrados, 20 mohos del estiércol y 10 hongos del aire. Por otro lado, Heredia-Abarca et al. (2008) mencionaron que hay 1 353 registros de hongos anamorfos, de los cuales 21 son acuáticos, 806 del suelo y 526 de restos vegetales, siendo los estados de Veracruz y Tabasco los más estudiados. En la revisión bibliográfica a través de las bases de datos de las revistas electrónicas nacionales e internacionales de 2008 a la fecha, para microhongos se encontraron 127 registros, de los cuales hay 34 hongos fitopatógenos, 26 mohos del suelo, 12 hongos de granos almacenados, 18 patógenos del hombre y/o animales y 33 hongos acuáticos; de estos registros, sólo 18 son nuevas especies.

Con respecto a la distribución que tienen las especies de hongos por entidades federativas aún no se conoce totalmente; sin embargo, del 47% de ellas se tiene datos publicados recientemente, como es el caso de Veracruz, estado con mayor número de especies, habiéndose registrado 1 517 (Guzmán et al., 2003), siguiéndole Jalisco con 1 040 (Sánchez-Jácome y Guzmán-Dávalos, 2011), Estado de México con 726 (Frutis-Molina y Valenzuela, 2009), Sonora con 658 (Esqueda et al., 2010), Michoacán con 652 (Gómez-Peralta y Gómez-Reyes, 2005), Querétaro con 633 (Valenzuela et al., en prensa [a]), Durango con 614, Chihuahua con 580 (ambos de Valenzuela et al., en prensa [b]), Tamaulipas con 563 (García-Jiménez y Guevara-Guerrero, 2005), Morelos con 480 (Contreras-MacBeath et al., 2006), Quintana Roo con 447 (Yuridia-López et al., 2011), Aguascalientes con 372 (Pardavé-Díaz et al., 2007), Puebla con 181 (Vázquez-Mendoza y Valenzuela, 2010), Campeche con 154 (Ancona-Méndez et al., 2010) y Yucatán con 153 (Yuridia-López et al., 2011). De las entidades restantes (17), no se tienen datos que mencionen el total de las especies conocidas para cada una de ellas, aunque sí hay publicaciones que citan especies de lugares o regiones de estos estados.

Guzmán (1998a) indica que la diversidad fúngica mexicana es mayor en los bosques tropicales y subtropicales que en los bosques de encinos y coníferas de zonas templadas, y menor en las zonas áridas. Hyde y Hawksworth (1997) recomiendan que para hacer un inventario de hongos completo en un bosque tropical, se deben de tomar en cuenta más de 30 tipos de hábitats y microhábitats, así como la participación de más de 21 especialistas en diferentes grupos taxonómicos de hongos. En México, si consideramos este criterio, el porcentaje de especies por describir en este tipo de ecosistemas y la escasez de taxónomos especializados, se requerirían cientos de años para completar el registro total de las especies que se desarrollan en estas regiones.

Con los datos analizados anteriormente, podemos decir que el conocimiento de la diversidad de hongos en México es aún incipiente y las cifras que han mencionado diversos autores no reflejan con exactitud el número real de especies que se conocen. Por lo tanto, se recomienda realizar estudios taxonómicos de los diferentes grupos de hongos de todos los biomas presentes en el país y sobre todo de aquellas entidades de las que se tienen pocos registros. Es urgente que todos los hongos sean numerados para cada zona geográfica considerando que muchos hábitats se están perdiendo rápidamente; una estrategia para conservar la diversidad de hongos, es la creación de más reservas naturales. Del mismo modo, es necesario hacer una depuración exhaustiva de las especies que se han registrado, ya que probablemente muchas determinaciones no son exactas y en muchos de los listados publicados no se menciona material de referencia depositada en las colecciones biológicas; para el fortalecimiento de éstas, es conveniente la interacción de especialistas con los herbarios para avanzar en la curación del material depositado en ellos. Para el caso particular de los microhongos, sería necesario promover la creación de colecciones locales para conservar este capital biológico invaluable.

Agradecimientos

Los autores agradecen el apoyo otorgado por la UNAM dentro del proyecto PAPIIT IN207311. También se agradece a Georgina Ortega Leite por la búsqueda y obtención de información bibliográfica. Particularmente, Valenzuela reconoce el apoyo otorgado por la COFAA e IPN dentro del proyecto SIP-20130034.

Literatura citada

Ainsworth, G. C. y G. R. Bisby. 1943. Dictionary of the Fungi. Imperial Mycological Institute, Kew, Reino Unido. 359 p.

Ancona-Méndez, L., G. Cetz-Zapata y P. Garma-Baéz. 2010. Hongos. *In* La biodiversidad en Campeche. Estudio de estado, G. J. Villalobos-Zapata y J. Mendoza-Vega (coord.). Conabio, Gobierno del estado de Campeche, Universidad de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur, México. p. 186-189.

Blackwell, M. 2011. The Fungi: 1, 2, 3 … 5.1 million species? American Journal of Botany 98:426-438.

Cifuentes, J. 2008. Hongos. Catálogo taxonómico de especies de México. *In* Capital natural de México, Vol. 1: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. CD1.

Conabio, 1998. La diversidad biológica de México: estudio de país, 1998. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 341 p.

Contreras-MacBeath, J., F. Jaramillo-Monroy y J. C. Boyás-Delgado (eds.). 2006. La diversidad biológica en Morelos. Estudio de estado. Conabio, UAEM. p. 40.

Esqueda, M., M. Coronado, A. Gutiérrez, R. Valenzuela, S. Chacón, R. L. Gilbertson. T. Herrera, M. Lizárraga, G. Moreno, E. Pérez-Silva y T. R. Van Devender. 2010. Hongos. *In* Diversidad biológica de Sonora, F. E. Molina-Freaner y T. R. Van Devender (eds.). UNAM, Conabio, México, D. F. p. 189-205.

Frutis-Molina, I. y R. Valenzuela. 2009. Macromicetos. *In* La diversidad biológica del Estado de México. Estudio de estado, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López-Cano, M. J. Muñozcano-Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Gobierno del Estado de México, Biblioteca Mexiquense del Bicentenario, Toluca. p. 243-249.

García-Jiménez, J. y G. Guevara-Guerrero. 2005. Macromicetos (Hongos Superiores) de Tamaulipas. *In* Biodiversidad Tamaulipeca, Vol. 1, L. Barrientos-Lozano, A. Correa-Sandoval, J. V. Horta-Vega y J. García-Jiménez (eds.). Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria. Cd. Victoria. p. 67-79.

Gómez-Peralta, M. y V. M. Gómez-Reyes. 2005. Hongos y líquenes. *In* La biodiversidad en Michoacán. Estudio de estado, G. L. E. Villaseñor (ed.). Gobierno del Estado de Michoacán, Secretaría Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia. p. 64-67.

Guzmán, G. 1998a. Análisis cualitativo y cuantitativo de la diversidad de los hongos en México (Ensayo sobre el inventario fúngico del país). *In* La diversidad biológica de Iberoamérica II, G. Halffter (ed.). Acta Zoológica Mexicana, nueva serie vol. Especial, CYTED e Instituto de Ecología, Xalapa. p. 111-175.

Guzmán, G. 1998b. Inventorying the fungi of Mexico. Biodiversity and Conservation 7:369-384.

Guzmán, G., F. Ramírez-Guillén y P. Munguía. 2003. Introducción a la micobiota del estado de Veracruz (México). Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid 27:223-229.

Halffter, G. 1998. Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje. *In* La diversidad biológica de Iberoamérica II, G. Halffter (ed.). Acta Zoológica Mexicana, nueva serie vol. Especial, CYTED e Instituto de Ecología, Xalapa. p. 3-17.

Hawksworth, D. L. 1991. Fungal dimension of biodiversity: magnitude, significance and conservation. Mycological Research 95:641-655.

Hawksworth, D. L. 2001. The magnitude of fungal diversity: 1.5 million species estimate revisited. Mycological Research 105:1422-1432.

Heredia-Abarca, G., R. M. Arias-Mota y C. I. Becerra-Hernández. 2008. Análisis del conocimiento de los hongos anamorfos saprobios en México. *In* Tópicos sobre diversidad, ecología y usos de los hongos microscópicos en Iberoamérica, G. Heredia (ed.). Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo (CYTED) e Instituto de Ecología, Xalapa. p. 81-101.

Herrera, T. y M. Ulloa. 1990. El Reino de los Hongos, micología básica y aplicada. UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, D. F. 552 p.

Hibbett, D. S., A. Ohman, D. Glotzer, M. Nuhn, P. Kirk y R. H. Nilsson. 2011. Progress in molecular and morphological taxon discovery in Fungi and options for formal classification of environmental sequences. Fungal Biology Reviews 25:38-47.

Hyde, K. D. y D. L. Hawksworth. 1997. Measuring and monitoring the biodiversity of microfungi. *In* Biodiversity of tropical microfungi, K. D. Hyde (ed.). Hong Kong. p. 11-28.

Kirk, P. M., P. F. Canon, D. W. Minter y J. A. Stalpers (eds.). 2008. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. 10 ed. International Mycological Institute, CAB International, Wallingford. 784 p.

Mittermeier, R. y C. Goettsch. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. *In* México ante los retos de la biodiversidad, J. Sarukhán y R. Dirzo (comps.). Conabio, México, D. F. p. 63-73.

Müeller, G. M. y J. P. Schmit. 2007. Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? Biodiversity and Conservation 16:1-5.

Müeller, G. M., J. P. Schmit, P. R. Leacock, B. Buyck, J. Cifuentes, D. E. Desjardin, R. E. Halling, K. Hjortstam, T. Iturriaga, K. H. Larsson, D. J. Lodge, T. W. May, D. Minter, M. Rajchenberg, S. A. Redhead, L. Ryvarden, J. M. Trappe, R. Watling y Q. Wu. 2007. Global diversity and distribution of macrofungi. Biodiversity and Conservation 16:37-48.

O'Brien, H. E., J. L. Parrent, J. A. Jackson, J. M. Moncalvo y R. Vilgalys. 2005. Fungal community analysis by large-scale sequencing of environmental samples. Applied and Environmental Microbiology 71:5544-5550.

Pardavé-Díaz, L. M., L. Flores-Pardavé, V. Franco-Ruiz Esparza y M. Robledo-Cortés. 2007. Contribución al conocimiento de los hongos (macromicetos) de la Sierra Fría, Aguascalientes. Investigación y Ciencias de la Universidad Autónoma de Aguascalientes 37:4-12.

Sánchez-Jácome, M. R. y L. Guzmán-Dávalos. 2011. Hongos

citados para Jalisco, II. Ibugana 16:25-60.

Schmit, J. P. y G. M. Müeller. 2007. An estimate of the lower limit of global fungal diversity. Biodiversity and Conservation 16:99-111.

Ulloa, M. y R. T. Hanlin. 2012. Illustrated Dictionary of Mycology, Second Edition. APS Press, St. Paul, Minnesota. 782 p.

Valenzuela, R., J. García-Jiménez, T. Raymundo y C. I. Silva-Barrón. En prensa [a]. Los macromicetos de Querétaro. *In* Historia natural del estado de Querétaro, R. Jones y J. Malda (eds.). Conabio-UAQ.

Valenzuela, R., T. Raymundo, M. Esqueda, J. García-Jiménez, F. Garza-Ocañas, R. Díaz-Moreno y M. Lizárraga. En prensa [b]. Los macrohongos de la Sierra Madre Occidental. Conabio-IPN.

Vázquez-Mendoza, S. y R. Valenzuela-Garza. 2010. Macromicetos de la Sierra Norte del estado de Puebla, México. Naturaleza y Desarrollo 8:46-61.

Yuridia-López, C., G. Guevara-Guerrero y J. I. Alonso Riverol. 2011. Hongos macromicetos. *In* Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación. Tomo 2, C. Pozo (ed.). El Colegio de la Frontera Sur, Conabio, Gobierno del estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PFC), México, D. F. p. 24-29.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S82-S99, 2014
DOI: 10.7550/rmb.37003

Biodiversidad de líquenes en México

Biodiversity of lichens in Mexico

Ma. de los Ángeles Herrera-Campos[1]✉, Robert Lücking[2], Rosa Emilia Pérez-Pérez[3], Ricardo Miranda-González[1], Norberto Sánchez[1], Alejandrina Barcenas-Peña[1], Abraham Carrizosa[1], Angel Zambrano[4], Bruce D. Ryan[5] y Thomas H. Nash III[6]

[1]*Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Deparment of Botany, The Field Museum Chicago. 1400 South Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605-2496, USA.*
[3]*Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Edificio 12-A, Ciudad Universitaria, 72570 Puebla, México.*
[4]*Instituto Mexicano de Petróleo, Eje Central Lázaro Cárdenas 152, San Bartolo Atepehuacan, 07730 México, D. F., México.*
[5]*Plant Biology Department, Arizona State University, Tempe, Arizona 85287, USA.*
[6]*Botany Department, College of Letters and Science, University of Wisconsin-Madison, 1308 W. Dayton St., Madison, Wisconsin 53715-1149, USA.*
✉ *mahc@ibiologia.unam.mx*

Resumen. La riqueza de especies de líquenes de México no se conoce con certeza. Se estima, por ejemplo, que sólo en la porción tropical del país puede haber 3 600 especies que es la mitad de las calculadas para todo el neotrópico. Si se toma en cuenta que México es también diverso en climas y tipos de vegetación no tropicales, el número de especies de líquenes quizás alcance las 5 000. De ser así, el país ocuparía el segundo lugar en este rubro entre los países neotropicales, después de Brasil (4 900 especies, sólo en sus partes tropicales) y representaría del 18-37% de las especies de líquenes a nivel mundial, que es estimado entre 13 500 y 20 000. Pero el conocimiento de la flora liquenológica de México está todavía lejos de completarse. Se estima que a la fecha hay registro de alrededor del 50% de las especies de líquenes del país. El objetivo es presentar un conteo actualizado de las especies de líquenes conocidas para México. En este trabajo se contabilizaron 2 722 especies y 111 categorías infraespecíficas. Están agrupadas en 2 divisiones, 2 subdivisiones, 6 clases, 21 órdenes, 84 familias y 364 géneros. El 90% de las especies son clorolíquenes y el resto cianolíquenes. La mayoría de ellas tienen forma de crecimiento costrosa (62%), les siguen las foliosas (28%) y las fruticosas (11%). El sustrato más común donde crecen es la corteza de los árboles (46%), seguido por las rocas (34%), hojas (11%) y suelo (10%). El tipo de vegetación con más riqueza de líquenes es el bosque templado (947especies), seguido por el matorral xerófilo (544), el bosque tropical húmedo (391), el bosque estacionalmente seco (386) y el bosque húmedo de montaña (230). Los estados con más especies de líquenes son Baja California (710), Veracruz (700), Sonora (516), Chihuahua (515) y Baja California Sur (511), y aquellos con menos especies son Campeche (17), Aguascalientes (2) y Tabasco (1), pero esto refleja más la disparidad de los estudios liquenológicos entre estados que sus diferencias reales en diversidad de líquenes.

Palabras clave: líquenes, biodiversidad, México.

Abstract. Mexican lichen species richness is not known with certainty. It is estimated, for example, that 3 600 species could occur only on its tropical parts, which is half of the total estimated for the Neotropics. Considering Mexico's climate and non-tropical vegetation diversity, the number of lichen species, as some authors estimate, may reach 5 000. Therefore, the country would be only second to Brazil (4 900 lichen species in its tropical parts) among the Neotropical countries and it could harbor between 18-37% of the 13 500 to 20 000 estimated species worldwide. We consider that only near 50% of the Mexican lichen species have been recorded. The goal is to present an updated account of the known lichen species for Mexico. Herein, 2 722 species and 111 infraspecific categories grouped in 2 divisions, 2 subdivisions, 6 classes, 21 orders, 84 families, and 64 genera are recorded. Ninety percent of the species are chlorolichens and the remaining 10% cyanolichens. Crustose lichens are the most frequent growth form (62%), followed by foliose (28%), and fruticose forms (11%). The most common substrate is bark (46%), followed by rocks (34%), leaves (11%) and soil (10%). Temperate forest is the species richest type of vegetation (947 species), followed by xerophytic scrubland (544), tropical humid forest (391), seasonal dry forest (386) and humid mountain forest (230). The states with higher number of lichen species are Baja California (710), Veracruz (700), Sonora (518), Chihuahua (515) and Baja California Sur (511), and those with less species are Campeche (17), Aguascalientes (2) and Tabasco

Recibido: 12 abril 2013; aceptado: 20 septiembre 2013

(1). However, these figures reflect more the disparity in the number of studies conducted in each state than real differences in lichen diversity among states.

Key words: lichens, biodiversity, Mexico.

Introducción

Los líquenes son formas de vida simbiótica estables formadas por organismos de 2 o 3 diferentes reinos biológicos. Siempre están constituidos por un hongo (micobionte) y 1 o 2 autótrofos algales y/o cianobacteriales (fotobiontes) en una unidad morfofisiológica distinta a sus componentes de vida libre. Entre los componentes del liquen, y entre éste y el ambiente, se mantiene un flujo de agua, carbono, nitrógeno y otros elementos esenciales (Lawrey, 1984). Este tipo de simbiosis es considerada como mutualista; es decir, con beneficio mutuo para los 2 o 3 componentes (Scott, 1973; Hale, 1983; Honegger, 1998, 2008; Nash, 2008a), pero ocasionalmente ha sido calificada como un parasitismo controlado por parte del micobionte, el cual se beneficia de los carbohidratos producidos por el fotobionte, provocando que éste crezca más lentamente que en vida libre (Ahmadjian, 1993). Los líquenes también se han conceptualizado como ecosistemas en miniatura con un productor primario (el fotobionte), un consumidor primario (el micobionte) y, en ciertos casos, con descomponedores, como cuando un liquen es parasitado por otro hongo (Tehler, 1996; Nash, 2008a).

Los líquenes producen sustancias orgánicas a partir del metabolismo primario y del metabolismo secundario. Los primeros son metabolitos intracelulares encontrados también en hongos no liquenizados, algas y plantas vasculares como aminoácidos, proteínas, polioles, polisacáridos, carotenoides y vitaminas (Hawksworth y Hill, 1984; Elix y Stocker-Wörgöter, 2008). Los segundos representan el mayor número de compuestos orgánicos liquénicos. Son producidos por el micobionte y depositados en el exterior de las paredes hifales. Se conocen más de 1 000, de los cuales sólo una mínima cantidad (~ 50) ha sido identificada también en hongos no liquenizados o en plantas superiores. Incluyen ácidos alifáticos, para y meta-depsidas, depsidonas, bencil ésteres, dibenzofuranos, ácidos úsnicos, xantonas, antraquinonas, terpenoides y ácido pulvínico y sus derivados (Hawksworth y Hill, 1984; Elix y Stocker-Wörgöter, 2008; Huneck y Yoshimura, 1996). La importancia farmecéutica de estas sustancias radica en sus propiedades antibióticas, antitumorales y/o anti-VIH (Richardson, 1988; Hirabayashi et al., 1989; Pereira, 1998).

La utilidad de los metabolitos secundarios en la taxonomía de los líquenes está bien establecida (Culberson, 1969, 1970; Hawksworth y Hill, 1984; Hafellner, 1988; Elix, 1996). Su estudio ha permitido, en conjunción con la morfología, anatomía, los análisis de la distribución geográfica y filogenéticos, la delimitación e interpretación de relaciones a nivel de especie, género, suborden y familia como en *Letharia*, Parmeliaceae y Pertusariaceae (Culberson, 1969, 1970, 1986; Hawksworth y Hill, 1984; Hafellner, 1988; Elix, 1996; Schmitt y Lumbsch, 2004).

La liquenización es una estrategia de vida muy antigua y exitosa, como lo demuestran su existencia desde por lo menos el Devónico Temprano (≈ 400 millones de años) y su diversidad actual estimada entre 13 500 y 20 000 especies a nivel mundial, que podría alcanzar 30 000 al estudiarse regiones inexploradas, principalmente del Neotrópico (Tehler, 1983; Ahmadjian y Paracer, 1986; Ahmadjian, 1987; Poelt, 1994; Yuan et al., 2005; Feuerer y Hawksworth, 2007; Lücking et al., 2009; Lumbsch et al., 2011). El nombre de las especies de los líquenes se asigna al hongo y, por lo tanto, son clasificados dentro del Reino Fungi.

La diversidad de los líquenes en México es un tema todavía abierto. El avance en esta materia ha sido muy lento y esporádico desde tiempos coloniales hasta fechas recientes, dependiendo más del interés de exploradores, colectores e investigadores de instituciones extranjeras que de los mexicanos. La cronología del desarrollo de la liquenología en México desde la colonia hasta la penúltima década del siglo pasado está relatada en Godínez y Ortega (1989). El primer conteo de las especies conocidas de líquenes de México fue publicado por Imshaug (1956), quien dio la cifra de 1 000 especies. Un segundo recuento lo hicieron Ryan et al. (1996), quienes detectaron varios nombres no válidos en Imshaug (1956) y contabilizaron más de1 300 especies conocidas para México.

En este capítulo se presenta un tercer conteo actualizado y desglosado de las especies y categorías supraespecíficas de los hongos liquenizados de México. Se partió del catálogo de Ryan et al. (1996) añadiendo datos de la literatura aparecida entre 1996 y 2012. Adicionalmente se consultaron las bases de datos de la colección de líquenes de MEXU, del Consorcio de Herbarios de Líquenes de Norteamérica (CNALH, por sus siglas en inglés, http//: lichenportal.org/portal/index.php), las listas del herbario de líquenes de la Universidad Estatal de Arizona (http://nhc.asu.edu/lherbarium) y la información de proyectos en curso del Laboratorio de Líquenes del Instituto de Biología, UNAM. La clasificación taxonómica de los nombres recopilados fue revisada en línea durante el

año 2012 en Mycobank (http://www.mycobank.org) y el Index Fungorum (http://www.indexfungorum.org). Es preciso señalar que estas bases de datos no tienen actualización inmediata, por lo que pueden no reflejar los avances más recientes, por ejemplo la sinonimización de Thelotremathaceae y Graphidaceae (Mangold et al., 2008), o la inclusión en esta última de Gomphillaceae (Rivas Plata et al., 2012).

Descripción morfológica del grupo. En los líquenes hay una gran variedad de estructuras, tamaños y colores que evidencian el papel de esta simbiosis en la generación de novedades evolutivas, apreciables particularmente en la radiación morfológica de los ascomicetos (Büdel y Scheidegger, 2008). La diversidad morfológica de los líquenes se explica parcialmente por adaptación a los muy variados microambientes donde habitan (Hawksworth, 1988b). Los líquenes varían considerablemente en tamaño desde apenas milímetros de diámetro hasta varios metros de longitud y colorean llamativamente los sustratos donde crecen. Los colores de los líquenes pueden ser verdes de tonos muy variados, blanquecinos, grises, cafés, negros y una gran gama de brillantes colores amarillos, anaranjados o rojos, debidos ya sea a los pigmentos fotosintéticos del fotobionte o a las propiedades ópticas de los metabolitos secundarios producidos por el micobionte.

A los líquenes con fotobionte algal se les conoce como clorolíquenes y a los que tienen fotobionte cianobacteriano como cianolíquenes. El grado de liquenización o integración de los hongos con su fotobionte se refiere al tipo de contacto entre ellos (Nash, 2008a). Este contacto se da a través de las paredes celulares con o sin distintos tipos de haustorios o apresorios y una capa fúngica hidrofóbica que se extiende sobre la pared celular del fotobionte (Honegger, 2008). El fotobionte estimula al hongo para formar un talo diferenciado, pero la apariencia de la mayoría de los líquenes está determinada por los tejidos fúngicos (Jahns, 1988; Büdel y Scheidegger, 2008). Algunos autores consideran al micobionte como el "habitante externo" (exhabitant) y el fotobionte el "habitante interno" (inhabitant) de esta simbiosis (Hawksworth, 1988b).

En los líquenes más sencillos, las hifas se entrelazan laxamente envolviendo a las células del fotobionte (Caliciales), o forman un talo algal gelatinoso surcado por hifas o un talo con apariencia capilar como en *Coenogonium*, *Cystocoleus* y *Ephebe* (Jahns, 1988; Hawksworth y Hill, 1984; Büdel y Scheidegger, 2008). Los talos más complejos son estratificados, con el fotobionte localizado en una capa interna por debajo de una cubierta fúngica, estos talos son más frecuentes en los macrolíquenes.

Los talos liquénicos anatómicamente se subdividen en homómeros o heterómeros, de acuerdo con su organización y su diferenciación "tisular". Los primeros son homogéneos, sin estratificación alguna y con los fotobiontes dispersos al azar en el tapete fúngico. En los segundos hay capas fúngicas definidas: una corteza superior, una médula -que incluye a la capa algal- y una corteza inferior también fúngica. Los pseudotejidos o plencténquimas de estas capas son de 2 tipos generales: *a)* pseudoparénquima (paraplecténquima), caracterizado por hifas más o menos isodiamétricas con paredes soldadas, indistinguibles individualmente e irregularmente orientadas, y *b)* prosénquima (prosoplecténquima) cuyas hifas son alargadas, distinguibles entre sí, con paredes gruesas y orientadas paralela y/o perpendicularmente al eje del talo.

Por la forma de crecimiento del talo de los líquenes, se distinguen 3 tipos morfológicos generales (Fig. 1): costrosos (microlíquenes), foliosos y fruticosos (ambos macrolíquenes) aunque hay también algunas formas con características intermedias o que combinan 2 de los tipos generales, por ejemplo, una porción costrosa o foliosa y otra fruticosa. Las formas de crecimiento no tienen valor taxonómico. Por ejemplo, algunos taxa incluyen tanto formas costrosas como foliosas y/o fruticosas, como el género *Caloplaca* y las familias Roccellaceae y Teloschistaceae.

Los microlíquenes forman talos con apariencia de costras más o menos circulares y adheridas totalmente al sustrato. Pueden ser homómeros o heterómeros y miden de unos milímetros a unos cuantos centímetros cuadrados de superficie. Algunas especies costrosas desarrollan un margen (protalo) de color variable, como *Rhizocarpon* y *Cryptothecia*.

Existen diversas variantes de líquenes costrosos: pulverulentos o leprosos (*Lepraria*), escuamulosos (*Psora, Catapyrenium, Toninia*), peltados (*Peltula*), pulvinados (*Mobergia*), lobulados (*Caloplaca, Lecanora*), efigurados (*Dimelaena*, *Acarospora*, *Pleopsidium*) y subfruticosos (algunas especies de *Caloplaca*) (Büdel y Scheidegger, 2008). Algunos líquenes costrosos crecen dentro de las rocas (endolíticos, *Verrucaria*), o son endofleódicos (*Graphis*), cuya corteza superior presenta fragmentos del sustrato donde crecen, como cristales de roca (litocorteza) o células epidérmicas de hojas (filocorteza, *Strigula)* o de corteza (fleocorteza).

Los líquenes foliosos se caracterizan por tener talos laminares adheridos total o parcialmente al sustrato mediante rizinas u ombligos. Miden desde unos cuantos centímetros de diámetro hasta 30 cm. La mayoría de estos talos son de clorolíquenes y son heterómeros, con excepción de los cianolíquenes, que son homómeros y de consistencia gelatinosa (*Collema, Leptogium)*. Se distinguen 2 subtipos de talos foliosos: *a)* los laciniados o lobulados, cuyos lóbulos pueden ser aplanados y sólidos o cilíndricos y

Figura 1. Formas de crecimiento de los talos liquénicos. A, costroso, *Arthonia redingeri* Grube, foto R. Miranda. B, folioso, *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm., foto J. Aguilar. C, fruticoso, *Teloschistes exilis* (Michx.) Vain., foto J. Aguilar. D, fruticoso compuesto, *Cladonia macilenta* Hoffm., foto J. Aguilar.

huecos como en *Hypogymnia* y *Menegazia*; con patrones de ramificación variable y superficie inferior con rizinas, cilios o tomento (*Parmelia, Heterodermia, Parmotrema, Peltigera, Sticta, Lobaria,* etc.) y *b)* los umbilicados, que son circulares o multilobulados con ramificación escasa y que se reconocen porque se fijan al sustrato en un punto central que por la cara superior del talo tiene un aspecto de ombligo (*Dermatocarpon*, *Umbilicaria*). Hay un tipo peculiar de líquenes foliosos conocidos como vagrantes, que nunca se fijan al sustrato y son desplazados por el viento (*Xanthoparmelia convoluta, X. vagrans*). Estos líquenes son más comunes en zonas áridas y semiáridas, son higroscópicos y su fuente de humedad es el rocío. En estado seco se enrollan exponiendo la superficie inferior del talo, y al hidratarse se extienden exponiendo la superficie superior (Büdel y Sheidegger, 2008).

Los talos fruticosos tienen apariencia arbustiva o filamentosa, pueden ser erectos o péndulos, su tamaño oscila desde unos cuantos centímetros a varios metros de longitud (*Usnea longissima*). Sus patrones de ramificación son variables y las ramas pueden ser aplanadas (*Evernia*) o cilíndricas (*Usnea*). Todos estos talos son siempre heterómeros, con tejidos de soporte externos o internos (*Cladonia*, *Alectoria*, *Usnea*). Algunos líquenes fruticosos tienen talos compuestos o bifásicos; es decir, una porción horizontal vegetativa foliosa o escuamulosa y una porción vertical reproductiva, los llamados podecios (*Cladonia*) o pseudopodecios (*Stereocaulon*) que portan las estructuras de reproducción sexual.

Ciclo de vida. Los hongos liquenizados tienen una fase sexual (teleomorfo) y una asexual (anamorfo). Las divisiones taxonómicas de los líquenes están definidas por sus estructuras de reproducción sexual: Ascomycota o Basidiomycota. En la primera división se agrupan los líquenes que producen ascas y ascosporas en 2 tipos de cuerpos fructíferos: peritecios y apotecios. Los peritecios son fructificaciones cerradas, globosas o en forma de frasco, sin el himenio expuesto y con un tubo que desemboca en el ostiolo, por donde liberan las ascosporas. Los apotecios, en cambio, son estructuras abiertas con forma de disco o copa, tienen el himenio expuesto y distintos mecanismos de dehiscencia de las ascas para liberar las ascosporas. Por su parte, los basidiomicetos liquenizados forman basidiomas que son típicos de los Aphyllophorales y los Agaricales.

Las estructuras asexuales de los líquenes comprenden distintos conidiomas que forman conidiosporas o esporas asexuales y una enorme variedad de propágulos vegetativos. Los conidiomas más comunes de los hongos liquenizados son picnidios, campilidios e hifóforos, estos 2 últimos característicos de los líquenes foliícolas. Los propágulos vegetativos liquénicos son muy diversos, incluyen fragmentos de talo, isidios, soredios, filidios, esquizidios, entre otros. El grado de diferenciación de estos propágulos es muy variable, pueden consistir sólo de células del fotobionte envueltas por el micobionte (soredios) o presentar las distintas capas del talo, como en el caso de los isidios, esquizidios y filidios.

A diferencia de la reproducción sexual del hongo mediante esporas, que requiere de la re-liquenización o encuentro en el ambiente del componente fúngico con su fotobionte compatible, la reproducción por propágulos vegetativos compuestos por ambos simbiontes permite la dispersión y el establecimiento de los talos sin necesidad de un proceso de re-liquenización.

Hábitats. En condiciones naturales, los hongos liquenizados sólo se encuentran como biotrofos simbióticos ecológicamente obligados (Honegger, 2008). Los líquenes crecen en sustratos naturales o sobre materiales antropogénicos. Sus sustratos naturales más comunes son: el suelo (edafícolas), las rocas (saxícolas), las cortezas vegetales (corticícolas, epi o endofleódicos) y las hojas (foliícolas), pero también pueden crecer sobre animales. La gama de sustratos artificiales donde crecen es muy amplia, se les observa creciendo sobre vidrio, lámina, plástico y asbesto, entre muchos otros materiales.

Los líquenes pueden ser considerados como extremistas ambientales por su presencia en ambientes que son adversos para muchas otras formas de vida, como los desiertos más secos y cálidos o los fríos. No obstante, algunas especies de líquenes son muy sensibles a presiones ambientales como la radiación solar ultravioleta, la sequía, el calor, el congelamiento y los cambios abruptos producidos por la deforestación (Hawksworth y Hill, 1984; Kappen, 1994; Lücking, 1998, 2001). La sensibilidad de muchas especies de líquenes a contaminantes ambientales como el dióxido de azufre, metales y diversos compuestos nitrogenados, entre otros, ha sido ampliamente documentada (Nash, 2008d). Más recientemente se ha estudiado la respuesta de los líquenes al calentamiento global (Herk et al., 2002; Hollister et al., 2005; Sancho et al., 2007; Cezanne et al., 2008).

Los líquenes son componentes indispensables en los ecosistemas templados y tropicales. Contribuyen a los procesos ecosistémicos como productores primarios, descomponedores, formadores de suelo y en los ciclos del agua y los nutrientes (Jones, 1988; Lange et al., 2000; Nadkarni, 2000; Nash, 2008a, b, c; Seaward, 2008). Los nutrientes esenciales para los seres vivos, como el N, K, P y S, son obtenidos por los líquenes directamente del aire y los incorporan al ecosistema. Se ha estimado que algunos ecosistemas forestales consiguen vía los líquenes hasta 25% del N (Fritz-Sheridan, 1988; Knops y Nash, 1996; Seaward, 2008). Los líquenes son también importantes

captadores de agua desde fuentes atmosféricas, la cual pueden absorber en cantidades de hasta 3 000% su peso seco. Estos organismos forman parte sustancial o complementaria de la dieta de diversos herbívoros vertebrados e invertebrados y constituyen un hábitat para microorganismos y artrópodos (Seaward, 1988; Longton, 1992). Algunas aves los utilizan como material de construcción para sus nidos.

Clasificación. Los hongos liquenizados son clasificados en el reino Fungi en las divisiones Ascomycota y Basidiomycota. Representan más del 20% de las especies conocidas de hongos. Su diversidad mundial se estima entre 13 500 hasta 20 000 especies; pero cálculos predictivos más recientes establecen que se pueden alcanzar hasta 28 000 especies (Lücking et al., 2009). La gran mayoría de los líquenes son ascomicetos y representan el 46% del total de especies de este grupo de hongos, mientras que los basidiolíquenes constituyen sólo el 0.3% de las especies conocidas de basidiomicetos (Hawksworth, 1988a, 2001; Hawksworth et al., 1995; Sipman y Aptroot, 2001; Feuerer y Hawksworth, 2007). Los fotobiontes de los líquenes son mucho menos diversos, pues sólo se conocen alrededor de 100 especies de 50 géneros, siendo los más comunes *Trebouxia* y *Trentepohlia*, entre los clorolíquenes, y *Nostoc* y *Scytonema* en los cianolíquenes (Lücking et al., 2009). Los nombres de los líquenes son asignados al micobionte. Los fotobiontes se nombran y clasifican por separado.

La clasificación y el estudio de la evolución de los líquenes es abordado con las mismas técnicas de análisis cladístico y molecular que los hongos no liquenizados, cuyo avance progresivo ha generado cambios continuos en el sistema de clasificación y en la forma de entender las relaciones filogenéticas de los hongos (Tehler, 1988; Eriksson et al., 2002; Lutzoni et al., 2004; James et al., 2006; Miądlikowska et al., 2006; Hibbett et al., 2007).

La alta diversidad resultante y la presencia de hongos liquenizados y no liquenizados en grupos como los Ostropales llevaron a considerar a los primeros como polifiléticos (Gargas et al., 1995; Lutzoni y Vilgalys, 1995a, b; Tehler, 1996). Sin embargo, hallazgos recientes sugieren que la mayoría de los líquenes forman un grupo monofilético del cual se derivaron líneas no liquenizadas como los Eurotiomycetes (que incluye los géneros *Aspergillus* y *Penicillium*) y los Chaetothyriomycetes (Lutzoni et al., 2001; James et al., 2006; Miądlikowska et al., 2006).

Estudios de líquenes en México. Hasta el año 1930, el conocimiento de los líquenes de México se debió casi exclusivamente a recolectas e identificaciones de estudiosos europeos, con la participación creciente de los norteamericanos desde la segunda mitad del siglo XIX. Esto se aprecia en la literatura referida por Imshaug (1956), quien hizo el primer catálogo de los líquenes mexicanos. El desarrollo de la florística de los líquenes de México desde tiempos de la colonia hasta la década de 1980 se encuentra descrito en el trabajo de Godínez y Ortega (1989).

En un resumen breve, el inicio del conocimiento formal de los líquenes de nuestro país se puede fechar en la segunda década del siglo XIX, cuando el botánico alemán Carl Segismund Kunth identificó los ejemplares mexicanos recolectados por los exploradores Alexander von Humboldt y Aimé Bonpland en el período 1803-1806 (Godínez y Ortega, 1989). Durante todo el siglo XIX, los principales promotores del conocimiento de los líquenes mexicanos siguieron siendo europeos, ya sea como colectores o como taxónomos. Entre ellos se puede citar a liquenólogos famosos como Nylander, Krempelhuber, Vainio, Liebman y Müller Argoviensis. En la segunda mitad de ese siglo, empiezan a figurar autores norteamericanos como Schott, Smith, Brunner y Pringle (Godínez y Ortega, 1989).

La recolecta sistemática de líquenes mexicanos, no obstante, comenzó durante las 3 primeras décadas del siglo XX. Los primeros estudios en México con características de floras locales o regionales son los trabajos de Bouly de Lesdain (1914, 1929, 1933). En la década de 1930 se hizo el primer estudio de los líquenes del valle de México como trabajo de tesis de maestría (Gibert, 1935) y los del valle Actopan y valle del Mezquital en Hidalgo por Ruiz-Oronoz (1936, 1937). Para la siguiente década se publicó un trabajo de Ruiz-Oronoz y Herrera (1948) que incluyó líquenes, entre otros organismos, de Cuicatlán, Oaxaca.

Hacia la segunda mitad del siglo XX y hasta la actualidad, la participación extranjera en el conocimiento de la flora liquenológica de México no ha decaído. Entre los trabajos más conocidos sobre este tema se encuentran los de Hale (1965, 1967, 1977), Wirth y Hale (1963), Hale y Kurokawa (1964) y Hale y Wirth (1971). El trabajo hecho en este campo por mexicanos recibió un considerable impulso a partir de 1970 con los aportes de Gastón Guzmán y colaboradores (Brizuela y Guzmán, 1971; Dávalos de Guzmán et al., 1972; Guzmán y González de la Rosa, 1976; González de la Rosa y Guzmán, 1976; Welden et al., 1979; Coutiño y Mojica, 1982, 1985; Guzmán-Dávalos y Álvarez, 1987; Álvarez y Guzmán-Dávalos, 1988; Patrón et al., 1985).

No obstante, el primer tratamiento profundo y moderno de los líquenes mexicanos es indiscutiblemente el de la flora liquénica del Desierto Sonorense, iniciado por Thomas H. Nash III, en la década de 1990, que abarcó un área de 600 000 km^2 de México y los Estados Unidos. Este proyecto involucró aproximadamente a 100 liquenólogos de 23 países (Bates y Bungartz, 2012), produjo cerca de 200 publicaciones que dan cuenta de más de 1 900 especies y 341 géneros y una obra de 3 volúmenes “Lichen Flora of

the Great Sonoran Desert Region" (Nash et al., 2002, 2004, 2007). Estas especies representan alrededor del 40% de las reportadas en la lista de líquenes de Norteamérica (Esslinger, 2012). Por ello la región noroeste de México no sólo es la más estudiada liquenológicamente del país sino una de las mejor conocidas del mundo en este aspecto. El proyecto mencionado ha sido sin duda la más grande contribución al conocimiento de la diversidad de los líquenes mexicanos y un modelo de colaboración científica multinacional.

Desde mediados de la década de 1990 se han realizado distintos estudios sobre biodiversidad y ecología de líquenes de México que han ampliado el conocimiento de la riqueza de estos organismos. Entre ellos se encuentran los trabajos con líquenes de hábito foliícola de Veracruz, Puebla y Oaxaca (Herrera-Campos y Lücking, 2002, 2003, 2004; Herrera-Campos et al., 2004a, b, 2005; Barcenas-Peña, 2004, 2007), los macrolíquenes corticícolas de Oaxaca (Pérez-Pérez y Herrera-Campos, 2004), los líquenes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (Herrera-Campos y Lücking, 2009), los microlíquenes de Querétaro y Jalisco (Miranda, 2008, 2012), del género *Usnea* (Clerc y Herrera-Campos, 1997; Herrera-Campos, 1998; Herrera-Campos et al., 1998, 2001) y el primer estudio de delimitación de especies de este género combinando caracteres de la taxonomía clásica y moleculares (Ament, 2012).

Además de los trabajos florístico-taxonómicos, se han realizado algunos estudios ecológicos con diferentes enfoques. Por ejemplo, se ha investigado la sucesión de insectos en comunidades de líquenes y briofitas (Mojica y Johansen, 1990) y la ecoquímica de líquenes sobre rocas mineras (Rodríguez y Rosales, 1995). Los líquenes son ampliamente utilizados en muchos países del mundo como bioindicadores de la calidad del aire, como indicadores de continuidad ecológica o estado de conservación de bosques y para identificar sitios críticos de biodiversidad. Sin embargo, en México y otros países tropicales estos enfoques se han visto limitados por los faltantes de conocimiento taxonómico y ecológico sobre estos organismos en la región. Los únicos trabajos mexicanos con estos enfoques son los de Zambrano et al. (2000, 2002), quienes utilizaron líquenes como indicadores de la calidad del aire en la Cuenca de México, y los de Pérez-Pérez (2005) y Pérez-Pérez et al. (2011) sobre el impacto del manejo forestal en la riqueza de los macrolíquenes de Oaxaca.

En el presente trabajo se contabilizó un total de 506 especies de líquenes descritas para México entre 1850 y 2012 (Fig. 2). De la segunda mitad del siglo XIX, se encontró registro documental de 69 especies, siendo sus autores principales W. Nylander y J. Müller Argoviensis, con 35 y 16 especies, respectivamente. En el siglo XX se alcanzó un total de 310 especies. La figura 2 muestra que hubo 2 períodos importantes de adición de especies: uno entre los años 1910-1930 y otro en los años noventa. Durante los 30 años del primer período destaca la contribución de B. de Lesdain, quien describió aproximadamente el 42% de las especies. El pico de registros en la década de 1990 se explica por el proyecto de la liquenobiota del Desierto Sonorense. En este lapso, se describieron 46 especies con autorías de 34 liquenólogos, entre los que aparecen los primeros autores mexicanos de especies de líquenes. En la primera década del presente siglo el número de especies descritas para el país alcanzó su máximo histórico, 118. Sus autores suman alrededor de 47, entre los que destacan F. Bungartz, O. Breuss, E. Timdal, T. Esslinger, M. A. Herrera-Campos y R. Lücking. Con este último autor se realizó la descripción del mayor número de especies mexicanas de líquenes, 23%, en particular de hábito foliícola; algunas de ellas en co-autoría por primera vez

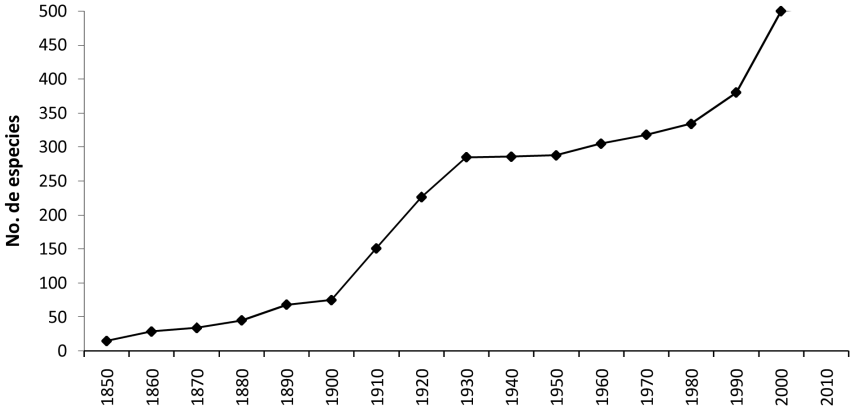


Figura 2. Curva de acumulación de especies originalmente descritas para México durante las décadas de 1850 y 2010.

con las estudiantes mexicanas A. Barcenas-Peña y P. Martínez-Colín. También en este período se estableció en el Instituto de Biología de la UNAM el primer laboratorio mexicano dedicado a los líquenes. En lo que va de la segunda década de este siglo se han descrito 7 nuevas especies, de los autores mencionados y de R. E. Pérez-Pérez, R. Miranda, T. Esslinger y T. H. Nash.

La pendiente ascendente de la curva de acumulación de especies de líquenes descritas originalmente para México (Fig. 2) es un fuerte indicio de que la recolecta y la descripción de nuevas especies están lejos de haber concluido. Las últimas 3 especies mexicanas descritas aparecen en Lumbsch et al. (2011). Estos autores estiman en alrededor de 10 mil las especies liquénicas no descritas a nivel mundial, gran parte de las cuales se espera encontrarlas en áreas y hábitats poco explorados, principalmente en latitudes tropicales.

Diversidad

El número de especies de líquenes en México es todavía muy incierto por la carencia de trabajo taxonómico para la mayor parte del territorio. El catálogo de líquenes mexicanos de Imshaug (1956) contenía cerca de 1 000 nombres específicos, de los cuales sólo la mitad correspondía a nombres válidos aceptados (Ryan et al., 1996). Estos últimos autores actualizaron ese catálogo y añadieron la información publicada durante los siguientes 40 años, lo que resultó en más de 1 300 nombres específicos válidos. Subsecuentemente se reportaron 500 especies (Ahti, 2000; Ryan et al., 2000; Herrera-Campos et al., 2004a, b, 2005) para un total aproximado de 1 800 especies de líquenes en el país.

Considerando que las investigaciones liquenológicas en México siguen siendo escasas y que hay pocos grupos de líquenes monografiados, es probable que el número de especies conocidas subestime por mucho el número real. Por ejemplo, Lücking et al. (2009) calculan que nada más en la parte tropical del país hay 3 600 especies. Esto significa la mitad de las especies esperadas para todo el Neotrópico (7 200 especies), el mismo número de especies de líquenes que Colombia, y ligeramente debajo de las de Perú (3 700), Bolivia y Venezuela tienen 4 200 y Brasil 4 900 sólo en sus partes tropicales. Sin embargo, si se toma en cuenta que México se caracteriza por una alta variedad de tipos de vegetación y mezclas de climas tropicales y templados, se puede conservadoramente suponer la existencia de alrededor de 5 000 especies liquénicas, una cifra por debajo únicamente de Brasil, entre los países neotropicales. Si la estimación de 5 000 especies de líquenes en México es una buena aproximación, su flora liquénica podría representar entre el 18 y el 37% respecto al mundo y 70% en comparación con el Neotrópico.

Resultados. A continuación se resumen los hallazgos de este estudio sobre la riqueza de especies conocida hasta ahora de los líquenes mexicanos. Esta recopilación arrojó un total de 2 833 taxa: 2 722 especies y 111 categorías infraespecíficas (18 subespecies, 68 variedades y 25 formas). Estas corresponden taxonómicamente a 2 divisiones, 2 subdivisiones, 6 clases, 21 órdenes, 84 familias y 364 géneros. (Cuadro 1, con un género *incertae sedis* en la categoría de subdivisión y otro en la de clase).

La gran mayoría de las especies de líquenes conocidas para México son ascomicetos (2 829 vs. 2 basidiomicetos), lo cual es consistente con la partición mundial de los líquenes a nivel de división. Asimismo, la clase más diversa en especies y otras categorías supraespecíficas es la de los Lecanoromycetes. Esta clase agrupa alrededor del 96% de los hongos liquenizados y es la más diversa en el reino Fungi (Miądlikowska et al., 2006). Se caracteriza por el desarrollo ascohimenial de los apotecios y de los peritecios; la presencia de ascas amiloides o hemialoides, funcionalmente unitunicadas con distintas estructuras apicales y por la producción de una gran variedad

Cuadro 1. Resumen taxonómico de los líquenes mexicanos

División	*Subdivisión*	*Clase*	*Órdenes*	*Familias*	*Géneros*	*Especies*	*Endémicas*
Basidiomycota	Agaricomycotina	Agaricomycetes	1	1	1	2	
Ascomycota	Pezizomycotina	Arthoniomycetes	1	4	33	162	7
		Dothideomycetes	2	8	13	49	1
		Eurotiomycetes	4	7	31	171	6
		Lecanoromycetes	11	59	266	2 383	93
		Lichinomycetes	2	5	19	64	6
Incertae sedis					1	2	
Totales			21	84	364	2 833	113

de metabolitos secundarios (Lumbsch et al., 2004; Miądlikowska et al., 2006; Schmitt, 2011).

Del total de especies documentadas, 113, casi 4%, son endémicas para el país, las cuales incluyen, además de las 108 consideradas en el cuadro 2, 5 especies endémicas más de las familias Gloeoheppiaceae (2), Haematommataceae (1), Peltulaceae (1) y Psoraceae (1).

Cuadro 2. Riqueza de géneros, especies y endemismos de las familias más diversas de líquenes mexicanos. Entre paréntesis, las iniciales de los órdenes a los que pertenecen

Familia	*Núm. de géneros*	*Núm. de especies*	*Núm. de especies endémicas*
Parmeliaceae (Lec)	48	519	17
Physciaceae (Lec)	24	290	20
Graphidaceae (Ost)	19	175	
Teloschistaceae (Tel)	6	142	6
Lecanoraceae (Lec)	12	138	11
Ramalinaceae (Lec)	8	114	10
Verrucariaceae (Ver)	18	96	6
Gomphillaceae (Ost)	14	88	11
Roccellaceae (Art)	23	87	5
*Collemataceae (Lec)	3	85	
Cladoniaceae (Lec)	3	79	
Arthoniaceae (Art)	6	67	2
Porinaceae (Ost)	2	62	2
Lecideaceae (Lec)	3	56	
Pilocarpaceae (Lec)	9	53	4
Pertusariaceae (Per)	2	51	1
*Lobariaceae (Pel)	4	46	3
Pyrenulaceae (Pyr)	4	42	
Thelotremataceae (Ost)	7	42	
Bacideaceae (Lec)	6	39	1
*Lichinaceae (Lich)	14	39	3
Acarosporaceae (Asc)	3	36	2
Catillariaceae (Lec)	3	28	2
Strigulaceae (Is)	2	28	1
*Peltigeraceae (Pel)	2	23	
Megasporaceae (Lec)	3	24	1
Ectolechiaceae (Lec)	6	21	
Coenogoniaceae (Ost)	1	20	
*Stereocaulaceae (Lec)	2	20	
Umbilicariaceae (Umb)	2	20	

*Cianolíquenes. (Asc)= Acarosporales, (Art)= Arthoniales, (Is)= Incertae sedis, (Lec)= Lecanorales, (Lich)= Lichinales, (Ost)= Ostropales, (Pel)= Peltigerales, (Per)= Pertusariales, (Pyr)= Pyrenulales, (Tel)= Teloschistales, (Umb)= Umibilicariales, (Ver)= Verrucariales.

La mayoría de las especies conocidas (2 554, 90%) son clorolíquenes y el 10% restante (279) son cianolíquenes. La forma de crecimiento mejor representada en el país (1 716 especies, 60% del total) es la de los líquenes costrosos. Le siguen las formas foliosas (805, 28%) y las fruticosas con 228 especies (8%). Las formas compuestas están representadas por 101 especies. Algunas especies pueden presentar formas de crecimiento intermedias entre las anteriores. El tipo de sustrato con más especies de líquenes es la corteza vegetal, seguido por rocas, hojas y suelo. El 12% de las especies crece en madera o sobre musgo (sin ser foliícolas). Se tienen registros muy escasos en el país de especies de líquenes parásitos o liquenícolas (Fig. 3).

El orden más grande y diverso es Lecanorales con 1 573 especies, que representan 55.5% del total registrado hasta ahora. Le siguen en diversidad de especies Ostropales (14%), Arthoniales (5.7%), Teloschistales (5.1%), Verrucariales (3.3%), Peltigerales (2.9%), Pertusariales (2.8%), Pyrenulales (2.4%), Lichinales (2.1%), Acarosporales (1.2%) y Umbilicariales (0.7%).

Las familias con más de 20 especies concentran el 60% de las especies totales (Cuadro 2). Las familias más ricas de los clorolíquenes son: Parmeliaceae (18.3%), Physciaceae (10.2%), Graphidaceae (6%), Teloschistaceae (5%) Lecanoraceae (4.8%), Ramalinaceae (4.0%) y con 3% Verrucariaceae, Gomphilaceae y Roccellaceae. Entre los cianolíquenes: Collemataceae (3%), Lobariaceae (1.6%) y Lichinaceae (1. 3 %). En el cuadro 3 se muestran los géneros con más de 20 especies en México y sus familias. *Lecanora, Caloplaca* y *Graphis* rebasan las 100 especies. Les siguen con más de 80 especies las Parmeliaceae *Usnea, Xanthoparmelia* y *Parmotrema.* Entre las Cladoniaceae, el género mejor representado es *Cladonia*. Dentro de la familia Physciaceae son *Buellia, Physcia* y *Rinodina*. Los cianolíquenes con más especies son *Collema* y *Sticta*, Collemataceaea y Lobariaceae, respectivamente.

Distribución por tipos de vegetación. En este trabajo se tomó como base la clasificación y agrupación de los tipos de vegetación de México que hace Villaseñor (2013), la cual sintetiza la de Rzedowski (1978), a saber: *1)* bosque estacionalmente seco (BES); *2)* bosque húmedo de montaña (BHM); *3)* bosque templado (BTE); *4)* bosque tropical húmedo (BTH) y *5)* matorral xerófilo (MXE). En la figura 4 se comparan los números de especies registradas por tipo de vegetación. La mayoría de especies (947) se ha recolectado en los bosques templados de coníferas y de encinos (BTE). Las familias más frecuentes son Parmeliaceae, Physciaceae, Lecanoraceae, Ramalinaceae, Colletamataceae, Cladoniaceae, Lobariaceae y Stereocaulaceae y microlíquenes de Verrucariaceae. En

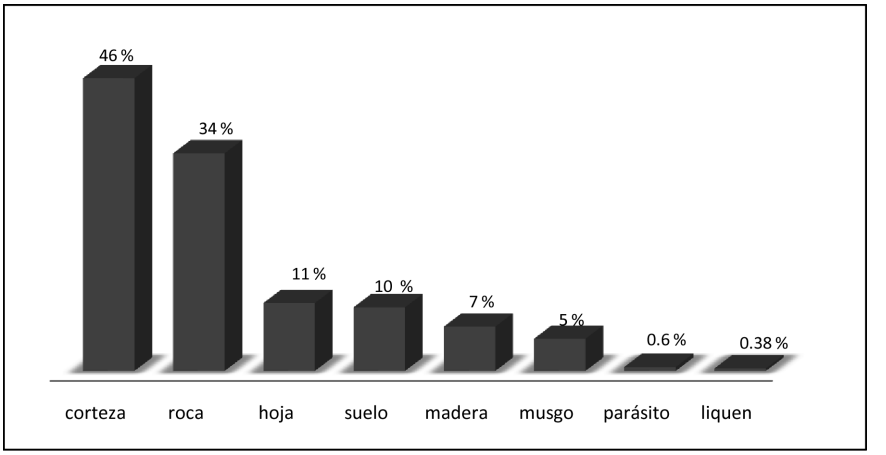


Figura 3. Riqueza porcentual de especies de líquenes por sustrato en México.

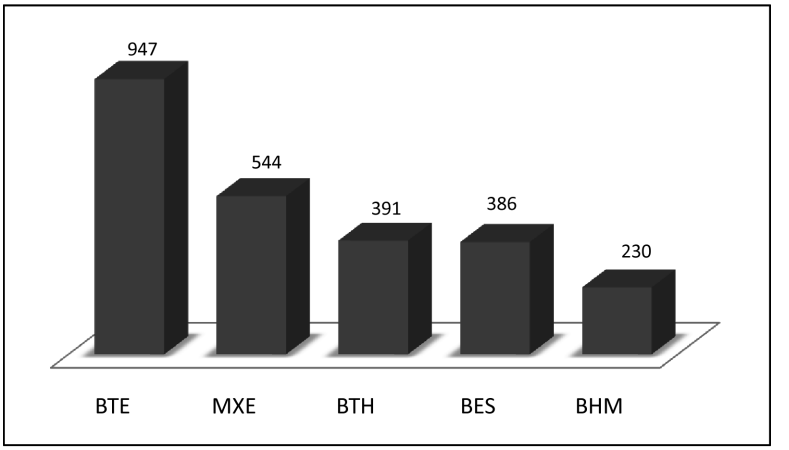


Figura 4. Riqueza de especies de líquenes por tipo de vegetación en México.

el matorral xerófilo (MXE) que incluye al chaparral, matorral desértico y zonas alpinas, se han reportado 544 especies, principalmente de las familias Teloschistaceae, Lichinaceae y Acarosporaceae.

La vegetación con más recolectas del bosque tropical húmedo (BTH) es el tropical perennifolio. De ahí se reportan 391 especies de microlíquenes, principalmente foliícolas de las familias Pilocarpaceae, Gomphillaceae, Roccellaceae, Strigulaceae, Ectolechiaceae, Coenogoniaceae y Catillariaceae. En el bosque estacionalmente seco (BES) se han recolectado 386 especies sobre todo del bosque tropical caducifolio. Sobresalen las familias Graphidaceae, Arthoniaceae y Pertusariaceae. Finalmente, del bosque húmedo de montaña (BHM), que incluye a los bosques mesófilo de montaña, de neblina y *Liquidambar*, se han reportado 230 especies de líquenes, con algunas localidades próximas a bosque de coníferas o bosque tropical húmedo, por lo que las especies pueden extenderse a éstos. Las familias de macrolíquenes mejor representadas en el BHM son las Parmeliaceae, Physciaceae, Collemataceae, Cladoniaceae, Lobariaceae Peltigeraceae, y entre los microlíquenes, Bacideaceae.

Catorce familias son comunes a todos los tipos de vegetación mencionados, aunque tienden a ser más diversas en 1 o 2 de ellos. Por ejemplo, algunas bien representandas en BTE: Parmeliaceae, Physciaceae, Verrucariaceae, Porinaceae y Peltigeraceae, son también muy frecuentes en el MXE; Collemataceae y Lobariaceae, ambas de cianolíquenes, son comunes además en BHM, y Ramalinaceae ha sido recolectada también por igual en BTH y MXE. Por su parte, la familia Lichinaceae (cianolíquenes) que es muy común en MXE, también ha sido ampliamente recolectada en BES. En este último tipo de vegetación, las familias más comunes son Graphidaceae,

Cuadro 3. Géneros más diversos de líquenes mexicanos

Género	*Núm. de especies*
Lecanora[8]	116
Caloplaca[21]	114
Graphis[7]	109
Usnea[12]	87
Xanthoparmelia[12]	86
Parmotrema[12]	82
Cladonia[4]	72
Hypotrachyna[12]	67
Buellia[14]	64
Heterodermia[14]	55
**Leptogium*[6]	55
Ramalina[18]	54
Arthonia [2]	53
Porina[16]	47
Physcia[14]	44
Pyrenula[17]	38
Lecidea[9]	36
Pertusaria[13]	36
Acarospora[1]	32
Opegrapha[19]	31
Rinodina[14]	31
**Collema*[6]	29
Bacidia[18]	28
Verrucaria[22]	28
Fellhanera[15]	25
**Sticta*[10]	25
Strigula[20]	24
Aspicilia[11]	20
**Coenogonium*[5]	20
Toninia[3]	20

*Cianolíquenes. [1]Acarosporaceae, [2]Arthoniaceae, [3]Catillariaceae, [4]Cladoniaceae, [5]Coenogoniaceae, [6]Collemataceae, [7]Graphidaceae, [8]Lecanoraceae, [9]Lecideaceae, [10]Lobariaceae, [11]Megasporaceae, [12]Parmeliaceae, [13]Pertusariaceae, [14]Physciaceae, [15]Pilocarpaceae, [16]Porinaceae, [17]Pyrenulaceae, [18]Ramalinaceae, [19]Roccellaceae, [20]Strigulaceae, [21]Teloschistaceae, [22]Verrucariaceae.

Pertusariaceae y Arthoniaceae. Las 2 primeras también son abundantes en MXE, mientras que Arthoniaceae tiene una representación importante además en BTH. Dos familias dominantes en este bosque, Gomphillaceae y Roccellaceae, también están bien representadas en bosque templado. No se ha determinado hasta qué punto la riqueza de especies conocidas por tipo de vegetación refleja las diferencias reales en diversidad de líquenes, el esfuerzo de recolecta o ambas cosas. Por ejemplo, si se suman las especies de los 2 tipos de vegetación más estudiados en tiempos recientes, BES (386 especies) y en MXE (544 especies), tenemos que las zonas áridas del país tienen un número de especies registradas de 930, que es muy cercano a las 947 especies reportadas para el bosque templado hasta ahora.

En resumen, en el cuadro 4 se comparan los tipos de vegetación en donde se reportan las familias con más de 20 especies. Se utilizó una escala de 1 a 5, donde el valor 1 indica la representación más alta y el 5 la más baja. Por ejemplo, Graphidaceae es más común en BES (1) y en MXE (2), que en BTE (3) y aparece menos en BTH (4) y BHM (5). Mientras que Cladoniaceae es más frecuente en BTE (1) y BHM (2) y menos en MXE (3). Los espacios en blanco se deben a que las especies de dicha familia no se desarrollan en esos sitios o se desconoce su presencia porque los colectores no incluyeron información relativa a la vegetación (alrededor del 30% de las especies recopiladas).

Distribución por entidades federativas. El conocimiento de la flora liquénica es muy desigual entre los estados y regiones de México (Fig. 5). En los estados del noroeste como: Baja California, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Durango y Chihuahua, que abarcan el 38% de la superficie (Inegi, 2005), hay 1 342 especies, lo que representa aproximadamente el 47% del total para el país. En contraste, para la región noreste (Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas) hay registradas sólo 295 especies. La región centro-norte (Aguascalientes, Guanajuato, Querétaro, San Luis Potosí y Zacatecas) tiene el menor número de especies reportadas (216), sobresaliendo la falta de registros en Aguascalientes, con sólo 2 especies. Estas 2 regiones del norte de México, que son predominantemente semiáridas, suman 511 especies, el 38% de las conocidas en el noroeste. Los estados occidentales (Nayarit, Jalisco, Colima y Michoacán) registran 575 especies, con mejor representación de Jalisco y Michoacán. En el oriente, en Puebla, Veracruz, Tlaxcala e Hidalgo, se detectaron 975 especies, por lo cual esta región es la segunda mejor conocida del país, siendo Veracruz el que presenta más especies (700). Las 3 entidades de la región centro-sur, Morelos, Estado de México y Distrito Federal concentran 446 especies, siendo el DF el que registra el mayor número (280); pero es necesario mencionar que se requiere una revisión más detallada de los reportes de especies realizados para la capital durante las primeras décadas del siglo XX. Para la región suroeste (Guerrero, Oaxaca y Chiapas) se conocen 732 especies, de las cuales 74

Cuadro 4. Presencia de las familias con más de 20 especies por tipo de vegetación

Familia	*BTE*	*BHM*	*BES*	*BTH*	*MXE*
Parmeliaceae	1	5	4	3	2
Physciaceae	1	5	3	2	4
Graphidaceae	3	5	1	4	2
Teloschistaceae	2		3		1
Lecanoraceae	1	4	3		2
Ramalinaceae	1	4	3	2	2
Verrucariaceae	1	3	4	4	2
Gomphillaceae	2	3	4	1	5
Roccellaceae	2	4	4	1	3
Collemataceae	1	2	3	3	4
Cladoniaceae	1	2			3
Arthoniaceae	4	5	1	2	3
Porinaceae	1	3	3	4	2
Lecideaceae	1	3	2	4	
Pilocarpaceae	2	3	4	1	
Pertusariaceae	3	4	1	3	2
Lobariaceae	1	2	3	4	4
Pyrenulaceae	1			3	2
Thelotremataceae	1			2	1
Bacideaceae	2	1		2	3
Lichinaceae	2	4	4	3	1
Acarosporaceae	3		2		1
Catillariaceae			3	1	2
Strigulaceae	2	3	4	1	
Peltigeraceae	1	4	3	4	2
Megasporaceae	1				2
Ectolechiaceae	2	3		1	
Coenogoniaceae	2	3	3	1	
Stereocaulaceae	1			2	
Umbilicariaceae	1				2

corresponden al estado de Guerrero, el cual es un estado muy poco explorado en materia de líquenes. Finalmente, la región sureste del país (Tabasco, Campeche, Quintana Roo y Yucatán) es la menos estudiada, con reportes únicamente de 112 especies.

Los números de la figura 5 reflejan los resultados de algunos estudios liquenológicos en México, principalmente los del Desierto Sonorense y proyectos en curso sobre microlíquenes de bosques secos y húmedos, así como sobre la familia Parmeliaceae. Estos trabajos han aportado información que permite entrever la enorme riqueza de las especies de líquenes del país. Sin embargo, también ponen en evidencia que se requiere realizar estudios en: 1, regiones o estados donde o no se ha recolectado o las recolectas son muy escasas; son los casos de Tabasco, Campeche, Quintana Roo y Yucatán en el sureste, y Aguascalientes y Querétaro en la región centro norte; 2, regiones conocidas por su riqueza biológica y/o por la presencia de muchas especies endémicas, como el Eje Neovolcánico, la Sierra Madre del Sur y la península de Yucatán; y 3, tipos de vegetación con recolectas escasas de líquenes, como el bosque húmedo de montaña y otros bosques tropicales húmedos como selvas medianas y manglares en diferentes estados del país.

Este trabajo agrega 1 424 especies conocidas a las 1 408 del catálogo de Ryan et al. (1996) y 12 familias cuya existencia en México se desconocía en aquel entonces: Aspidotheliaceae, Brigantiaeaceae, Eremithallaceae, Loxosporaceae, Mycoblastaceae, Microtheliopsidaceae, Mycocaliciaceae, Naetrocymbaceae, Patellariaceae, Phyllobatheliaceae, Pyrenothrichaceae y Thrombiaceae.

Conclusión. Con base en los resultados de esta revisión de la literatura liquenológica y bases de datos especializadas, en México se conocen 2 833 taxa específicos e infraespecíficos de líquenes. Es claro que existen grandes diferencias en riqueza de especies de estos organismos por tipo de vegetación, región y estados, aunque no se puede determinar todavía en qué medida se deben a desigualdades reales en la diversidad de sus líquenes o la diferente intensidad de los estudios en ellos.

Los tipos de vegetación con más especies de líquenes reportadas son el BTE (947) y el MXE (544). Les sigue el BTH (391), el bosque tropical caducifolio del BES (391) y el BHM (230).

La región más estudiada liquenológicamente es el noroeste del país, que concentra casi la mitad (47%) de las especies registradas hasta ahora para México. Le sigue el oriente con 975 especies, el suroeste (732 especies), oeste (575) y el centro-sur (446), por lo que el conocimiento de la flora liquénica en estas regiones se puede considerar como en fase intermedia. Es más escaso para las regiones NE (295 especies), centro-norte (216) y, todavía menor para el SE, con apenas 112 especies reportadas. Los datos obtenidos muestran también grandes desigualdades entre estados. Los estados con más especies de líquenes conocidas son Baja California (710 especies) y Veracruz (700), seguidos por Chihuahua, Baja California Sur y Sonora con más de 500 especies cada uno. En contraste, las cifras para Campeche (17), Aguascalientes (2) y Tabasco (1), son un fuerte indicio de que estos estados han sido muy poco explorados en cuanto a los líquenes.

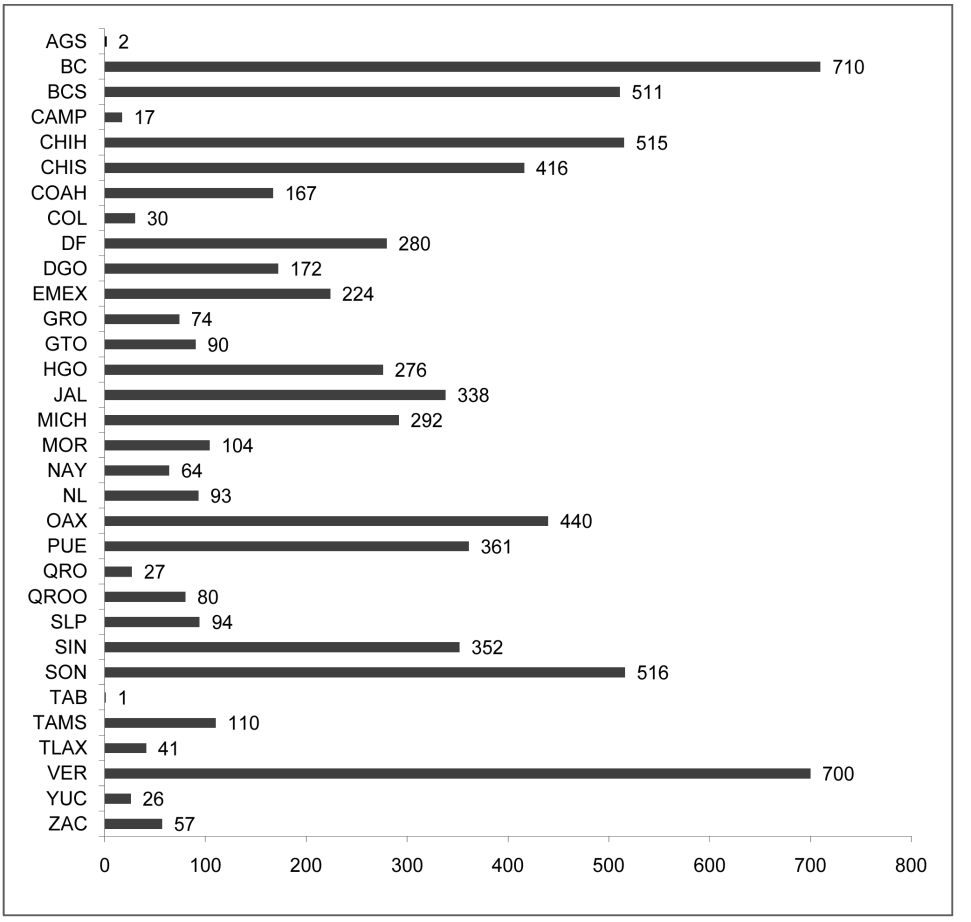


Figura 5. Especies de líquenes conocidas por estado de la República Mexicana.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Fernando Álvarez Noguera, editor responsable de la RMB, por la invitación para presentar esta contribución. A la M. en C. Ma. Antonieta Arizmendi, editora técnica de RMB, la asesoría y recomendaciones para mejorarla. A la Lic. Georgina Ortega Leite por su ayuda en la búsqueda y recuperación de material bibliográfico. Al D. G. Julio César Montero Rojas su asesoría en la elaboración de las figuras. Asimismo, expresamos nuestro agradecimiento al Instituto de Biología, UNAM, a Arizona State University y a The Field Museum por el apoyo logístico otorgado durante años a la investigación de los líquenes de México. Agradecemos el financiamiento recibido de los proyectos: BSR-920-111NSF, 35008-V CONACYT, IN025808 e IN210811-3 PAPIIT. Al Dr. Claudio Delgadillo por sus oportunos comentarios a lo largo del desarrollo de este trabajo. Por la revisión del manuscrito al Dr. Mario Sousa Peña y a 2 revisores anónimos por su aporte para mejorarlo. Esta contribución no habría sido posible sin el trabajo liquenológico realizado por el Dr. Bruce Ryan (ASU) en México, lo incluimos como un reconocimiento póstumo.

Literatura citada

Ahti, T. 2000. Cladoniaceae. Flora Neotropica Monograph 78. Organization for Flora Neotropica and New York Botanical Garden, Bronx. 362 p.

Ahmadjian, V. 1987. Coevolution in lichens. Annals of New York Academy of Sciences 503:307-315.

Ahmadjian, V. 1993. The lichen photobiont –What can it tell us about lichen systematics? Bryologist 96:310-313.

Ahmadjian, V. y S. Paracer. 1986. Symbiosis. An introduction to biological associations. Hanover University Press, New England. 212 p.

Álvarez, I. y L. Guzmán-Dávalos. 1988. Nuevos registros de líquenes de Jalisco. Revista Mexicana de Micología 4:89-96.

Ament, L. 2012. Diversidad genética y delimitación de especies de *Usnea* (Parmeliaceae, Ascomycetes liquenizados) en

bosques templados de México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 197 p.

Barcenas-Peña, A. 2004. Los líquenes foliícolas como indicadores de la zonación altitudinal y efecto de elevación de masas en el Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca. 48 p.

Barcenas-Peña, A. 2007. Comparación de la zonación altitudinal de los líquenes foliícolas en los volcanes San Martín Tuxtla y Santa Marta, Veracruz, México. Tesis maestría, Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 47 p.

Bates, S. T. y F. Bungartz. 2012. Introduction: Tom H. Nash III at 65 years: a lichenological legacy. *In* Biomonitoring, ecology, and systematics of lichens, S. T. Bates, F. Bungartz, R. Lücking, M. A. Herrera-Campos y A. Zambrano (eds.). Festschrift Thomas H. Nash III. J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchandulung, Stuttgart. Bibliotheca Lichenologica 106:V-XVI.

Brizuela, F. y G. Guzmán. 1971. Estudios sobre los líquenes de México. II. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 5:79-103.

Büdel, B. y C. Scheidegger. 2008. Thallus morphology and anatomy. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 40-68.

Cezanne, R., M. Eichler, U. Kirschbaum y U. Windisch. 2008. Flechten als Anzeiger des Klimawandels. Lichens as indicators of climate change. Sauteria 15:159-174.

Clerc, P. y M. A. Herrera-Campos. 1997. Saxicolous species of *Usnea* subgenus *Usnea* (Lichenized Ascomycetes) in North America. Bryologist 100:281-301.

CNALH (Consortium of North American Lichen Herbaria). http//:lichenportal.org/portal/index.php. última consulta 30.IV.2013.

Coutiño, B. y A. Mojica. 1982. Estudio de líquenes cortícolas de bosque mesófilo de montaña y de coníferas del estado de Hidalgo. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 17:166-180.

Coutiño, B. y A. Mojica. 1985. Líquenes de la región del Cofre de Perote-Xalapa. Revista Mexicana de Micología 1:379-399.

Culberson, W. L. 1969. Chemical and botanical guide to lichen products. Chapel Hill. The University of Carolina Press. Chapel Hill. 628 p.

Culberson, W. L. 1970. Chemosystematics and ecology of lichen-forming fungi. Annual Review of Ecology and Systematics 1:153-170.

Culberson, W. L. 1986. Chemistry and sibling speciation in the lichen-forming fungi: ecological and biological considerations. Bryologist 89:123-131.

Dávalos-de Guzmán, L., F. Brizuela y G. Guzmán. 1972. Estudios sobre los líquenes de México, I. Notas sobre algunas especies. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 19:9-20.

de Lesdain, B. M. 1914. Lichens du Mexique (Etats de Puebla et de Michoacan) recueilles par le Frére Arsène Brouard. Imprenta Escalante, S.A., México. 31 p.

de Lesdain, B. M. 1929. Lichens du Mexique. Deuxième Supplément. Lichens recueilles par le Frére Amable St. Pierre. Annales de Cryptrogamie Exotique 2:217-254.

de Lesdain, B. M. 1933. Lichens du Mexique. Troisième Supplément. Annales de Cryptrogamie Exotique 6:99-130.

Eriksson, O. E., H. O. Baral, R. S. Currah, K. Hansen, C. P. Kurtzman, T. Laessoe y G. Rambold. 2002: Notes on Ascomycete systematics Nos. 3303-3579. Myconet 8:1-26.

Esslinger, T. L. 2012. A cumulative checklist for the lichen-forming, lichenicolous and allied fungi of the continental United States and Canada. North Dakota State University: http://www.ndsu.edu/pubweb/~esslinge/chcklst/chcklst7.htm (First Posted 1 December 1997, Most Recent Version (#18) 13 December 2012), Fargo, North Dakota. última consulta: 30.IV.2013.

Elix, J. A. 1996. Biochemistry and secondary metabolites. *In* Lichen biology, T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 154-180.

Elix, J. A. y E. Stocker-Wörgöter. 2008. Biochemistry and secondary metabolites. *In* Lichen Biology. 2nd. ed., T. H Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 104-133.

Feuerer, T. y D. L. Hawksworth. 2007. Biodiversity of lichens, including a worldwide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions. Biodiversity and Conservation 16:85-98.

Fritz-Sheridan, R. P. 1988. Nitrogen fixation on a tropical volcano, La Soufriere: nitrogen fixation by the pioneer lichen *Dictyonema glabratum*. Lichenologist 20:96-100.

Gargas, A., P. T. Depriest, M. Grube y A. Tehler. 1995. Multiple origins of lichen symbioses in fungi suggested by SSU rDNA phylogeny. Science 268:1492-1495.

Gibert, A. 1935. Líquenes del Valle de México. Tesis maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 160 p.

Godínez, J. L. y M. M. Ortega. 1989. Liquenología de México. Historia y bibliografía. Cuadernos del Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. 46 p.

González-de la Rosa, M. E. y G. Guzmán. 1976. Estudios sobre líquenes de México, III. Observaciones sobre especies no consideradas anteriormente. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 10:27-64.

Guzmán-Dávalos, L. e I. Álvarez. 1987. Observaciones sobre líquenes de Jalisco y Chiapas. Revista Mexicana de Micología. 3:217-230.

Guzmán, G. y M. E. González-de la Rosa. 1976. Estudios sobre líquenes de México, IV. Especies de *Usnea* citadas por Motyka en 1936-1938 de México. Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 10:65-70.

Hafellner, J. 1988. Principles of classification and main taxonomic groups. *In* Handbook of Lichenology. Vol. III, M. Galun (ed.). CRC Press, Boca Raton. p. 41-55.

Hale, M. E., Jr. 1965. A monograph of *Parmelia* subgenus *Amphigymnia*. Contributions from the U.S. National Herbarium 36:193-358.

Hale, M. E., Jr. 1967. New taxa in *Cetraria*, *Parmelia*, and *Parmeliopsis*. Bryologist 70:414-422.

Hale, M. E., Jr. 1977. New species in the lichen genus *Parmotrema* Mass. Mycotaxon 5:432-448.

Hale, M. E., Jr. 1983. The biology of lichens. Edward Arnold. London. 190 p.

Hale, M. E., Jr. y S. Kurokawa. 1964: Studies on *Parmelia* subgenus *Parmelia*. Contributions from the U.S. National Herbarium 36:1121-191.

Hale, M. E., Jr. y M. Wirth. 1971. Notes on *Parmelia* subgenus *Everniiformes* with descriptions of six new species. Phytologia 22:36-40.

Hawksworth, D. L. 1988a. The fungal partner. *In* Handbook of Lichenology. Vol. III, M. Galun (ed.). CRC Press. Boca Raton. p. 35-38.

Hawksworth, D. L. 1988b. The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. Botanical Journal of the Linnean Society 96:3-20.

Hawksworth, D. L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. Mycological Research 105:1422-1432.

Hawksworth, D. L. y D. J. Hill. 1984. The Lichen-Forming Fungi. Blackie, Glasgow y London. 158 p.

Hawksworth, D. L., P. M. Kirk, B. C. Sutton y D. N. Pegler. 1995. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 8th ed. CAB International, Wallingford. 616 p.

Herrera-Campos, M. A. 1998. Revisión sistemática del género *Usnea* (Hill 1753) en México. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 221 p.

Herrera-Campos, M. A., P. Clerc y T. H. Nash III. 1998. Pendulous species of *Usnea* from temperate forests in Mexico. Bryologist 101:303-329.

Herrera-Campos, M. A, T. H. Nash III y A. G. Zambrano. 2001. Preliminary study of the *Usnea fragilescens* aggregate in Mexico. Bryologist 104:235-259.

Herrera-Campos, M. A. y R. Lücking. 2002. The foliicolous lichen flora of Mexico. I. New species from Los Tuxtlas Tropical Biology Station. Lichenologist 34:211-222.

Herrera-Campos, M. A. y R. Lücking. 2003. The foliicolous lichen flora of Mexico II. New species from the montane forest in Oaxaca and Puebla. Bryologist 106:1-8.

Herrera-Campos, M. A. y R. Lücking. 2004. The foliicolous lichen flora of Mexico. III. New species from Volcán San Martín Tuxtla (Sierra de Los Tuxtlas), Veracruz, with notes on *Fellhanera santessonii*. Phyton (Horn) 44:167-183.

Herrera-Campos, M. A., R. Lücking y S. Huhndorf. 2004a. The foliicolous lichen flora of Mexico. IV: a new species of Pyrenothrix. Mycologia 97:356-361.

Herrera-Campos, M. A., R. Lücking, R. E. Pérez, A. Campos, P. M. Colín y A. B. Peña. 2004b. The foliicolous lichen flora of Mexico. V. Biogeographical affinities, altitudinal preferences, and an updated checklist of 293 species. Lichenologist 36:309-327.

Herrera-Campos, M. A., S. Huhndorf y R. Lücking. 2005. The foliicolous flora of Mexico IV: a new, foliicolous species of *Pyerenothrix* (Chaetothyriales: Pyrenothricaceae). Mycologia 97:356-361.

Herrera-Campos, M. A. y R. Lücking. 2009. Líquenes. *In* Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel, Z. Cano-Santana y A. Lot (eds.). UNAM. México, D. F. p. 81-94.

Herk, C. M., A. Aptroot y H. F. Dobben. 2002: Long-term monitoring in the Netherlands suggests that lichens respond to global warming. Lichenologist 34:141-154.

Hibbett, S. D., M. Binder, J. F. Bischoff, M. Blackwell, P. F. Cannon, O. E. Eriksson, S. Huhndorf, T. James, P. M. Kirk, R. Lücking, H. T. Lumbsch, F. Lutzoni, P. B. Matheny, D. J. Mclaughlin, M. J. Powell, S. T. Redhead, C. L. Schoch, J. W. Spatafora, J. A. Stalpers, R. Vilgalys, M. C. Aime, A. Aptroot, R. Bauer, D. Begerow, G. L. Benny, L. A. Castlebury, P. W. Crous, Y. C. Dai, W. Gams, D. M. Geiser, G. W. Griffith, C. Gueidan, D. L. Hawksworth, G. Hestmark, K. Hosaka, R. A. Humber, K. D. Hyde, J. E. Ironside, U. Kõljalg, C. P. Kurtzman, K. H. Larsson, R. Lichtwardt, J. Longcore, J. Miądlikowska, A. Miller, J. M. Moncalvo, S. Mozley-Standridge, F. Oberwinkler, E. Parmasto, V. Reeb, J. D. Rogers, C. Roux, L. Ryvarden, J. P. Sampaio, A. Schüßler, J. Sugiyama, R. G. Thorn, L. Tibell, W. A. Untereiner, C. Walker, Z. Wang, A. Weir, M. Weiss, M. M. White, K. Winka, Y. J. Yao y N. Zhang. 2007. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi. Mycological Research 111:509-547.

Hirabayashi, K., S. Iwata, M. Ito, S. Shigeta, T. Narui, T. Mori y S. Shibata. 1989. Inhibitory effect of a lichen polysaccharide sulfate, GE-3-S, on replication of human immuno-deficiency virus (HIV) in vitro. Chemical and Pharmaceutical Bulletin 37:2410-2412.

Hollister, R. D., P. J. Webber y C. E. Tweedie. 2005. The response of Alaskan arctic tundra to experimental warming; differences between short and long term responses. Global Change Biology 11:525-536.

Honegger, R. 1998. The lichen symbiosis —What is so spectacular about it? Lichenologist 30:193-212.

Honegger, R. 2008. Morphogenesis. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 69-93.

Huneck, S. e I. Yoshimura 1996. Identification of lichen substances. Springer-Verlag. Berlin. 493 p.

Index Fungorum (http://www.indexfungorum.org 2008 Index Fungorum Partnership). última consulta: 30.IV.2013.

Inegi. 2005. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. http://www.inegi.org.mx. última consulta: 30.IV.2013.

Imshaug, H. 1956. Catalogue of Mexican lichens. Revue Bryologique et Lichènologique 25:321-385.

Jahns, H. M. 1988. The lichen thallus. *In* Handbook of Lichenology. Vol. I, M. Galun, (ed.). CRC Press Inc., Boca Raton. p. 95-143.

James, T. Y., F. Kauff, C. L. Schoch, P. B. Matheny, V. Hofstetter, C. J. Cox, G. Celio, C. Gueidan, E. Fraker, J. Miądlikowska, H. T. Lumbsch, A. Rauhut, V. Reeb, A. E. Arnold, A. Amtoft, J. E. Stajich, K. Hosaka, G. H. Sung, D. Johnson,

B. O'Rourke, M. Crockett, M. Binder, J. M. Curtis, J. C. Slot, Z. Wang, A. W. Wilson, A. Schüßler, J. E. Longcore, K. O'Donnell, S. Mozley-Standridge, D. Porter, P. M. Letcher, M. J. Powell, J. W. Taylor, M. M. White, G. W. Griffith, D. R. Davies, R. A. Humber, J. B. Morton, J. Sugiyama, A. Y. Rossman, J. D. Rogers, D. H. Pfister, D. Hewitt, K. Hansen, S. Hambleton, R. A. Shoemaker, J. Kohlmeyer, B. Volkmann-Kohlmeyer, R. A. Spotts, M. Serdani, P. W. Crous, K. W. Hughes, K. Matsuura, E. Langer, G. Langer, W. A. Untereiner, R. Lücking, B. Büdel, D. M. Geiser, A. Aptroot, P. Diederich, I. Schmitt, M. Schultz, R. Yahr, D. S. Hibbett, F. Lutzoni, D. J. McLaughlin, J. W. Spatafora y R. Vilgalys. 2006. Reconstructing the early evolution of the fungi using a six gene phylogeny. Nature 443:818-822.

Jones, D. 1988. Lichens and pedogenesis. *In* Handbook of Lichenology. Vol. III, M. Galun (ed.). CRC Press Inc., Boca Raton. p. 109-124.

Kappen, L. 1994. The lichen, a mutualistic system -some mainly ecophysiological aspects-. Cryptogamic Botany 4:193-202.

Knops, J. M. H. y T. H. Nash III. 1996. The influence of epiphytic lichens on the nutrient cycling of an oak woodland. Ecological Monographs 66:159-179.

Lange, O. L., B. Büdel, A. Meyer, H. Zellner y G. Zotz. 2000. Lichen carbon gain under tropical conditions: water relations and CO_2 exchange of three *Leptogium* species of a lower montane rainforest in Panama. Flora 195:172-190.

Lawrey, D. J. 1984. Biology of lichenized fungi. Praeger, New York. 408 p.

Longton, R. E. 1992. The role of bryophites and lichens in terrestrial ecosystems. *In* Bryophytes and lichens in a changing environment, B. W. Bates y A. M. Farmer (eds.). Oxford University Press. Oxford. p. 32-76.

Lücking, R. 1998. Ecology of foliicolous lichens at the Botarrama trail (Costa Rica), a neotropical rain forest site. II. Patterns of diversity and area cover and their dependence on microclimate and phorophyte species. Ecotropica 4:1-24.

Lücking, R. 2001. Lichens on leaves in tropical rainforests: life in a permanently ephemerous environment. *In* Life forms and dynamics in tropical forests. Dissertationes Botanicae, G. Gottsberger y S. Liede (eds.). J. Cramer, Berlin-Stuttgart. p. 41-77.

Lücking, R., E. Rivas-Plata, J. L. Chaves, L. Umaña y H. J. M. Sipman. 2009. How many tropical lichens are there... really? Bibliotheca Lichenologica 100:399-418.

Lumbsch, H. T., I. Schmitt, Z. Palice, E. Wiklund, S. Ekman y M. Wedin. 2004. Supraordinal phylogenetic relationships of Lecanoromycetes based on a Bayesian analysis of combine nuclear and mitochondrial sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 31:822-832.

Lumbsch, H. T., T. Ahti, S. Altermann, G. Amo-De Paz, A. Aptroot, U. Arup, A. Bárcenas-Peña, P. A. Bawingan, M. N. Benatti, L. Betancourt, C. R. Björk, K. Boonpragob, M. Brand, F. Bungartz, M. E. S. Cáceres, M. Candan, J. L. Chaves, P. Clerc, R. Common, B. J. Coppins, A. Crespo, M. Dal-Forno, P. K. Divakar, M. V. Duya, J. A. Elix, A. Elvebakk, J. D. Fankhauser, E. Farkas, L. I. Ferraro, E. Fischer, D. J. Galloway, E. Gaya, M. Giralt, T. Goward, M. Grube, J. Hafellner, J. E. Hernández, M. A. Herrera-Campos, K. Kalb, I. Kärnefelt, G. Kantvilas, D. Killmann, P. Kirika, K. Knudsen, H. Komposch, S. Kondratyuk, J. D. Lawrey, A. Mangold, M. P. Marcelli, B. Mccune, M. I. Messuti, A. Michlig, R. Miranda-González, B. Moncada, A. Naikatini, M. P. Nelsen, D. O. Øvstedal, Z. Palice, K. Papong, S. Parnmen, S. Pérez-Ortega, C. Printzen, V. J. Rico, E. Rivas-Plata, J. Robayo, D. Rosabal, U. Ruprecht, N. Salazar-Allen, L. Sancho, L. Santos-De Jesus, T. Santos-Vieira, M. Schultz, M. R. D. Seaward, E. Sérusiaux, I. Schmitt, H. J. M. Sipman, M. Sohrab, U. Søchting, M. Z. Søgaard, L. B. Sparrius, A. Spielmann, T. Spribille, J. Sutjaritturakan, A. Thammathaworn, A. Thell, G. Thor, H. Thüs, E. Timdal, C. Truong, R. Türk, L. Umaña Tenorio, D. K. Upreti, P. Van Den Boom, M. Vivas-Rebuelta, M. Wedin, S. Will-Wolf, V. Wirth, N. Wirtz, R. Yahr, K. Yeshitela, F. Ziemmeck, T. Wheeler y R. Lücking. 2011. One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity. Phytotaxa 18:1-127.

Lutzoni, F. y R. Vilgalys. 1995a. *Omphalina* (Basidiomycota, Agaricales) as a model system for the study of coevolution in lichens. Cryptogamic Botany 5:71-81.

Lutzoni, F. y R. Vilgalys. 1995b. Integration of morphological and molecular data sets in estimating fungal phylogenies. Cryptogamic Botany 73 (Supp. 1):S649-S659.

Lutzoni, F., M. Pagel y V. Reeb. 2001. Major fungal lineages are derived from lichen symbiotic ancestors. Nature 411:937-940.

Mangold, A., M. P. Martin, R. Lücking y H. T. Lumbsch. 2008. Molecular phylogeny suggests synonymy of Thelotremataceae within Graphidaceae (Ascomycota: Ostropales). Taxon 57:476-486.

Miądlikowska, J., F. Kauff, V. Hofstetter, E. Fraker, M. Grube, J. Hafellner, V. Reeb, B. P. Hodkinson, M. Kukwa, R. Lücking, G. Hestmark, M. Garcia-Otalora, A. Rauhut, B. Büdel, C. Scheidegger, E. Timdal, S. Stenroos, I. Brodo, G. B. Perlmutter, D. Ertz, P. Diederich, J. C. Lendemer, P. May, C. L. Schoch, A. E. Arnold, C. Gueidan, E. Tripp, R. Yahr, C. Robertson y F. Lutzoni. 2006. New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes. Mycologia 98:1088-1103.

Miranda, G. R. 2008. Riqueza de líquenes saxícolas como indicadora de la salud de determinados ecosistemas en el Municipio de Querétaro. Tesis, Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Autónoma de Querétaro. Querétaro. 80 p.

Miranda, G. R. 2012. Líquenes costrosos de la Estación de Biología Chamela, una análisis de diversidad y composición de especies en diferentes microhábitats. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología Ambiental), Posgrado de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 101 p.

Mojica, A. y R. M. Johansen. 1990. Successional studies of

thrips (Insecta) in lichens and mosses from five localities at the Sierra Madre Oriental from the state of Hidalgo, Mexico. Anales del Instituto de Biología. Serie Zoología. Universidad Nacional Autónoma de México 61:197-256.

Mycobank (http://www.mycobank.org). última consulta: 30.IV.2013.

Nadkarni, N. M. 2000. Colonization of stripped branch surfaces by epiphytes in a lower montane cloud forest, Monteverde, Costa Rica. Biotropica 32:358-363.

Nash III, T. H., B. D. Ryan, C. Gries y F. Bungartz (eds.). 2002. Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Vol. I. Lichens Unlimited. Thomas-Shore, Inc. Dexter. 532 p.

Nash III, T. H., B. D. Ryan, P. Diederich, C. Gries y F. Bungartz (eds.). 2004. Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Vol. II. Lichens Unlimited. Thomas-Shore, Inc. Dexter. 142 p.

Nash III, T. H., C. Gries y F. Bungartz (eds.). 2007. Lichen flora of the greater Sonoran desert region. Vol. III. Lichens Unlimited. Thomas-Shore, Inc. Dexter. 567 p.

Nash III, T. H. 2008a. Introduction. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 1-8.

Nash III, T. H. 2008b. Nitrogen, its metabolism and potential contribution to ecosystems. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press. Cambridge y Nueva York. p. 216-233.

Nash III, T. H. 2008c. Nutrients, elemental accumulation, and mineral cycling. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 234-251.

Nash III, T. H. 2008d. Lichen sensitivity to air pollution. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 299-314.

Patrón, E., N. Ayala y G. Guzmán. 1985. Los líquenes de la Península de Baja California, I. Las especies conocidas. Revista Mexicana de Micología 1:451-463.

Pérez-Pérez, R. E. y M. A. Herrera-Campos. 2004. Macrolíquenes de los bosques de la Sierra de Juárez. *In* Biodiversidad de Oaxaca, A. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. A. Briones (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza- World Wildlife Fund (WWF), México. p. 327-332.

Pérez-Pérez, R. E. 2005. Impacto del manejo forestal en los macrolíquenes cortícolas de *Pinus patula* (SCLH. & CHAM) en la Sierra de Juárez, Oaxaca. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Cuernavaca. 97 p.

Peréz-Peréz, R. E., H. Quiroz Castelán, M. A. Herrera-Campos y R. García Barrios. 2011. Scale-dependent effects of management on the richness and composition of corticolous macrolichens in pine-oak forests of Sierra de Juárez, Oaxaca, Mexico. *In* Biomonitoring, ecology, and systematics of lichens, S. T. Bates, F. Bungartz, R. Lücking, M. A. Herrera-Campos y A. Zambrano (eds.). Festschrift Thomas H. Nash III. J. Cramer in der Gebr. Borntraeger Verlagsbuchandulung, Stuttgart. Bibliotheca Lichenologica 106:243-258.

Pereira, E. C. 1998. Lichens from northeast Brazil: studies and applications. *In* Lichenology in Latin America. History, current knowledge and application, M. P. Marcelli y M. R. D. Seaward (eds.). CETESB. São Paulo. p. 65-70.

Poelt, J. 1994. Different species types in lichenized Ascomycetes. *In* Ascomycetes systematics: problems and perspectives, D. L. Hawskworth (ed.). Plenum Press, New York. p. 273-278.

Richardson, D. H. S. 1988. Medicinal and other economic aspects of lichens. *In* Handbook of Lichenology, Volume III, M. Galun (ed.). CRC Press, Boca Raton. p. 93-108.

Rivas-Plata, E., R. Lücking y H. T. Lumbsch. 2012. A new classification for the family Graphidaceae (Ascomycota: Lecanoromycetes: Ostropales). Fungal Diversity 52:107-121.

Rodríguez, V. A. y S. R. Rosales. 1995. Estudio químico de líquenes procedentes de una zona minera abandonada en Michoacán, México. Revista Forestal Venezolana 1:38.

Ruiz-Oronoz, M. 1936. Contribución al conocimiento de los líquenes del Valle de Actopan. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 7:241-249.

Ruiz-Oronoz, M. 1937. Contribución al conocimiento de los líquenes del Valle del Mezquital. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 8:117-131.

Ruiz-Oronoz, M. y T. Herrera. 1948. Levaduras, hongos macroscópicos, líquenes y hepáticas colectadas en Cuicatlán, Oax. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 19:299-316.

Ryan, B. D., T. H. Nash III y M. A. Herrera-Campos. 1996. Catalog of the Lichens and Lichenicolous Fungi of Mexico. http://lichen.la.asu.edu. última consulta: 02.XII.2009.

Ryan, B. D., T. H. Nash III, M. A. Herrera-Campos, J. Hafellner, H. T. Lumbsch, R. Moberg, L. Tibell, T. Ahti, H. J. M. Sipman y O. Breuss. 2000. New records of lichens from Mexico. Nova Hedwigia 70:79-106.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa, México, D. F. 432 p.

Sancho L. G., T. G. A. Green y A. Pintado. 2007. Slowest to fastest: extreme range in lichen growth rates supports their use as an indicator of climate change in Antarctica. Flora 202:667-673.

Schmitt, I. 2011. Fruiting body evolution in the Ascomycota: a molecular perspective integrating lichenized and non-lichenized groups. *In* Evolution of Fungi and fungal-like organisms. XIV, S Pöggeler y J. Wöstesmeyer (eds.). Springer -Verlag Berlin Heidelberg. p. 186-204.

Schmitt, I. y H. T. Lumbsch. 2004. Molecular phylogeny of the Pertusariaceae supports secondary chemistry as an important systematic character set in lichen-forming Ascomycetes. Molecular Phylogenetics and Evolution 33:43-55.

Scott, G. D. 1973. Evolutionary aspects of symbiosis. *In* The lichens, V. Ahmadjian y M. E., Hale Jr. (eds.). Academic Press. New York. p. 581-598.

Seaward, M. R. D. 1988. Contribution of lichens to ecosystems.

In Handbook of Lichenology. Vol. II, M. Galun (ed.). CRC Press, Boca Raton. p. 107-132.

Seaward, M. R. D. 2008. Environmental role of lichens. *In* Lichen biology. 2nd. ed., T. H. Nash III (ed.). Cambridge University Press, Cambridge y Nueva York. p. 274-298.

Sipman, H. J. M. y A. Aptroot. 2001. Where are the missing lichens? Mycological Research 105:1433-1439.

Tehler, A. 1983. The genera *Dirina* and *Roccellina* (Roccellaceae). Opera Botanica 70:1-86.

Tehler, A. 1988. A cladistic outline of the Eumycota. Cladistics 4:227-277.

Tehler, A. 1996. Systematics, phylogeny and classification. *In* Lichen biology, T. H. Nash III (ed.) Cambridge University Press, Cambridge. p. 217-239.

Villaseñor, J. L. y E. Ortiz. 2013. Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México. Revista Mexicana de Biodiversidad, DOI: 10.7550/rmb.31987. Fecha de publicación: 17 de abril de 2013.

Welden, A. L., L. Dávalos y G. Guzmán. 1979. Segunda lista de los hongos, líquenes y mixomicetos de las regiones de Uxpanapa, Coatzacoalcos, Los Tuxtlas, Papaloapan y Xalapa (México). Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología 13:151-161.

Wirth, M. y M. E. Hale Jr. 1963: The lichen family Graphidaceae in Mexico. Contributions from the U.S. National Herbarium 36:63-119.

Yuan X., S. Xiao y T. N. Taylor. 2005. Lichen-like symbiosis 600 million years ago. Science 308:1017-1020.

Zambrano, G. A., T. H. Nash III y M. A. Herrera-Campos. 2000. Lichen decline in Desierto de los Leones (Mexico City). Bryologist 103:428-441.

Zambrano, G. A., T. H. Nash III y M. A. Herrera-Campos. 2002. Lichen and air pollution in the forests surrounding Mexico City. *In* Urban air pollution and forests: resources at risk in the Mexico City air basin, M. Fenn, L. I. De Bauer y T. Hernández-Tejeda (eds.). Springer Verlag, New York. p. 283-297.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S100-S105, 2014
DOI: 10.7550/rmb.30953

Biodiversidad de Bryophyta (musgos) en México

Biodiversity of Bryophyta (mosses) in Mexico

Claudio Delgadillo-Moya

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México. moya@unam.mx

Resumen. Los musgos (Bryophyta) están representados por alrededor de 12 800 especies en el mundo. En México se reconocen 984 especies y variedades por registros en la literatura y por ejemplares depositados en el Herbario Nacional (MEXU). En los estados del sur y en los situados a los largo del Eje Neovolcánico, la riqueza de especies de musgos es mayor, pero la exploración en los otros estados todavía puede ser fructífera. La proporción de endemismos es baja en todos los tipos de vegetación, excepto en la flora alpina donde alcanza el 17%, mientras que en el país apenas llega al 8%. La diversidad florística se concentra en 25 de las 75 familias reconocidas para la flora, las que contienen 792 especies y variedades (80% de la flora); las más diversas son las Pottiaceae con 158 especies y variedades. La facilidad de dispersión y su longevidad son responsables del bajo nivel de endemismo de los musgos en México. Sólo 6 especies se reconocen oficialmente como raras o en peligro, pero muchas están en riesgo por la perturbación de los bosques y de su microhábitat, por el hombre.

Palabras clave: Bryophyta, distribución, endemismo, flora de musgos, México.

Abstract. Mosses (Bryophyta) comprise about 12 800 species in the world. In Mexico, 984 species and varieties are recognized from literature records and specimens in the Bryophyte Collection of the National Herbarium (MEXU). The southern states and those along the Neovolcanic Belt are the richest in terms of number of species, but the botanical exploration elsewhere may still produce many records. The proportion of endemic taxa is low in most vegetation types, except in the alpine areas where it reaches 17% while it is only 8% at the national level. Moss diversity is concentrated in 25 out of 75 families that contain 792 species and varieties (80% of the moss flora); the most diverse family is the Pottiaceae with 158 species and varieties. Ease of dispersal and longevity are considered responsible for the low level of moss endemism in Mexico. Only 6 species are officially recognized as rare or endangered, but many others are at risk because of forest and microhabitat disturbance by man.

Key words: Bryophyta, distribution, endemism, Mexico, moss flora.

Introducción

Los musgos son plantas verdes, generalmente pequeñas, miden desde unos milímetros hasta 20-30 cm, aunque en algunas formas erectas o con tallos colgantes alcanzan en ocasiones casi 1 metro. Viven sobre el suelo, rocas o como epífitos, en sitios húmedos, arraigados o flotando en cuerpos de agua dulce; no son marinos. La parte más conspicua de cualquier musgo es el gametofito que consiste en un tallo con 3 a 5 hileras de hojas en un arreglo radial. Por su anatomía, los tallos y las hojas son estructuras simples; los primeros pueden tener un eje o cordón central de células más pequeñas rodeadas por varias capas de células parenquimatosas más grandes que a su vez están rodeadas por una o varias capas de células epidérmicas de paredes gruesas que forman una esclerodermis. En ciertos casos, la epidermis está formada por células grandes de pared delgada que se conoce como hialodermis. Los tallos pueden estar más o menos cubiertos por filamentos uniseriados o ramificados llamados parafilios o llevar otras estructuras especiales, los pseudoparafilos, para proteger las zonas meristemáticas. Por su parte, las hojas son con frecuencia láminas de una célula de espesor, excepto en la parte media donde puede encontrarse un nervio con células de sostén y de conducción. Las células foliares pueden exhibir formas y tamaños diversos; sus ornamentaciones o engrosamientos les confieren propiedades mecánicas o fisiológicas especiales, particularmente relacionadas con la economía del agua o con la fotosíntesis. Los tallos llevan rizoides lisos o papilosos en la base o a lo largo de su cuerpo, a veces en tal abundancia que forman un tomento. Los rizoides son filamentos multicelulares, con las paredes transversales oblicuas. Los órganos sexuales –arquegonios y anteridios– están protegidos por hojas modificadas y por parafisos entremezclados que ayudan a mantener la humedad. Los arquegonios se forman en posición apical o

Recibido: 29 marzo 2012; aceptado: 10 octubre 2012

lateral, mientras que los anteridios varían en posición en tallos monoicos o dioicos.

El ciclo de vida de los musgos es haplo-diplobióntico, heteromórfico, donde el gametofito haploide alterna con el esporofito diploide; éste último es el resultado de la fecundación de la célula sexual femenina u oosfera. Los anterozoides biflagelados nadan hacia el arquegonio hasta llegar a la oosfera. Después de la fecundación, las divisiones sucesivas dan lugar a las 3 estructuras fundamentales del esporofito: pie, seta y cápsula. El pie ancla el esporofito al cuerpo del gametofito; la seta es el pedicelo que eleva la cápsula por encima del gametofito para facilitar la diseminación de las esporas. Las esporas producidas por meiosis, son liberadas a través de la boca de la cápsula y al geminar producen un cuerpo filamentoso o laminar denominado "protonema". Inicialmente, la boca está cubierta por el opérculo; por debajo de él, los procesos filiformes del peristoma, en combinación con la forma de la cápsula, regulan el número de esporas liberadas en cada evento de diseminación. La pared de la cápsula tiene estomas que pueden ser funcionales en los esporofitos inmaduros o verdes.

A pesar de su aparente sencillez, el gametofito y el esporofito exhiben numerosas variantes estructurales. Muchas se utilizan como argumentos taxonómicos para separar grupos en familias o divisiones diferentes; otros ayudan a explicar el comportamiento ecológico y fisiológico de los musgos. De manera similar a las hepáticas y a los antocerotes, los musgos son plantas muy antiguas que se cuentan entre las primeras en ocupar el ambiente terrestre; precedieron a las plantas vasculares y sus adaptaciones son comparativamente simples pero efectivas para colonizar tales ambientes. Su persistencia en los ecosistemas terrestres indica su éxito ecológico; su diversidad de especies refleja la existencia de estrategias adaptativas que les han permitido ocupar hábitats no disponibles para otras plantas.

Las siguientes referencias contienen información general sobre diversos aspectos de la biología de las Bryophyta: Crum (2001), Delgadillo y Cárdenas (1990), Goffinet y Shaw (2009), Richardson (1981), Schofield (1985) y Vanderporten y Goffinet (2009).

Diversidad

De acuerdo con Sharp et al. (1994) o en LATMOSS 2011 (Delgadillo, 2011), la flora de musgos de México incluye 984 especies y variedades. Además, en la Colección de Briofitas del Herbario Nacional de México (MEXU) están depositados ejemplares que representan especies no citadas en otras fuentes y que deben ser confirmados para nuestra flora. Considerando esos registros potenciales, se estima que los musgos en la flora de México suman alrededor de 1 000 especies, casi 8% de la flora mundial. Crosby et al. (1999) reconocen 12 800 especies, mientras que Goffinet et al. (2009) estiman que existen alrededor de 13 000 en el mundo.

Las contribuciones a la flora de musgos de México (Sharp et al., 1994) describen e ilustran las especies conocidas hasta esa fecha; sus datos de distribución local, sin embargo, no son exhaustivos pues dejan fuera colecciones importantes de muchos herbarios o de algunas regiones del país. Es probable que haya especies sin descubrir en sitios alejados de los centros de población o poco explorados por los colectores. Por ello, las áreas de distribución de las especies conocidas, todavía no están bien delimitadas. La recolección por estado amplía invariablemente el área de distribución nacional conocida de muchos musgos. Por ejemplo, en Guanajuato, Delgadillo y Cárdenas (1996) registraron 114 especies aunque los estudios previos sólo citaban 20; en Querétaro, Herrera-Paniagua et al. (2008) listaron 212 especies y variedades que incluyen 44 previamente conocidas de ese estado. La flora de musgos de México (Sharp et al., 1994) registró unas 58 especies para Zacatecas; en cambio, Delgadillo y Cárdenas (1987) citaron 115 especies y variedades para ese estado. Los musgos de Aguascalientes y la flora de áreas de Baja California, Sonora, Chihuahua y Coahuila, solamente se conocen por la recolección incidental de pocas muestras.

Los musgos de los estados del centro y del sur del país parecen mejor conocidos. El Eje Neovolcánico abarca varios estados que en conjunto reúnen alrededor de 596 especies de musgos (Villaseñor et al., 2006). Sus relaciones geográficas se han discutido en varias publicaciones (p. ej., Delgadillo, 1985, 1987, 1988, 2009) pues se considera que la distribución de los musgos puede ser fuente de información fitogeográfica y para entender la historia de ocupación por plantas en esta región. Por otra parte, los musgos de Veracruz, Oaxaca y Chiapas también son comparativamente bien conocidos. No se cuenta con un inventario de especies del último estado, pero para Veracruz, Delgadillo (2011) enlista 536 especies y variedades mientras que para Oaxaca, Delgadillo y Cárdenas (2011) reconocen 459 especies. Es probable que por su clima benigno, por ser parte de rutas comerciales o por sus atractivos turísticos, esos estados hayan recibido mayor atención por parte de colectores desde hace muchos años.

El endemismo en la flora de musgos de México es bajo. Datos previos (Delgadillo, 1994) indicaban que el porcentaje de endemismo era de más de 10% (103 especies). No obstante, con la mejor exploración en México y en otros países y el avance en la revisión de géneros y familias, el número de especies restringidas se ha reducido. Actualmente se reconocen alrededor de 77 especies (ca. 8%) restringidas al territorio nacional.

A nivel local, los estudios florísticos regionales o por tipo de vegetación muestran que el número de especies restringidas es pequeño. El llamado bosque de *Liquidambar*, la flora de Zacatecas, la del Valle de Tehuacán, de la península de Yucatán o del estado de Chiapas contienen una proporción muy reducida de especies endémicas. Sólo la flora alpina parece contener un porcentaje importante de especies restringidas: alrededor del 17% (Delgadillo, 1987). No existe evidencia directa de las causas del mayor nivel de endemismo en la flora alpina, pero se sugiere que aunque existen presiones selectivas que promueven la especiación, los taxa formados han tenido el tiempo y la longevidad suficientes para dispersarse ampliamente o para mantener sus áreas de distribución. El género *Hypnodontopsis* se ha registrado en los depósitos de ámbar desde el Eoceno de Europa; *H. mexicana* (Thér.) H. Rob. parece abundante en esos depósitos, pero su distribución actual sólo incluye México y Uganda (Frahm, 2005). En contraste, las zonas alpinas de México son geológicamente recientes y por ello conservan muchas de sus especies endémicas; en el caso de otras regiones, la mayoría de las especies endémicas tienen un área de distribución pequeña, circunscrita a unos cuantos estados circunvecinos. La exploración botánica fragmentaria también puede ser responsable del desconocimiento del área de distribución real de muchos taxa. El ejemplo de *Streptopogon matudianus* podría ilustrar el caso de una especie considerada como endémica por mucho tiempo; fue descrita en 1952 (Crum, 1952) y, a pesar de tener una morfología distintiva, pasó inadvertida por casi 50 años. Hacia fines del siglo XX, Matteri y Schiavone (1998) la registraron de Argentina.

El cuadro 1 muestra datos sobresalientes de la riqueza florística de musgos mexicanos. Aunque la flora comprende 75 familias, el número mayor de especies está concentrado en 25 de ellas, es decir, un tercio de las familias incluyen el 80% de las especies registradas para México. La familia más importante es Pottiaceae, con alrededor del 16% del total de las especies, seguida por las Bryaceae, Dicranaceae, Fissidentaceae y Orthotrichaceae. Las Pottiaceae son musgos de ambientes extremos (Zander, 1993) por lo que su distribución en México está generalizada. Con respecto a las especies endémicas, el cuadro 1 muestra que el 74% de ellas pertenece a 19 familias y que a pesar de que las Pottiaceae están representadas en la flora por 53 géneros

Cuadro 1. Riqueza de especies en las familias de musgos mexicanos. Se listan solamente las familias con más de 10 taxones específicos o infraespecíficos y el número correspondiente de especies de distribución restringida a México

Familias	*Géneros*	*Especies y variedades*	*Especies endémicas*
Amblystegiaceae	12	22	2
Bartramiaceae	6	33	3
Brachytheciaceae	9	30	1
Bryaceae	12	86	9
Calymperaceae	3	24	0
Cryphaeaceae	5	11	0
Daltoniaceae	4	12	0
Dicranaceae	17	60	4
Ditrichaceae	10	19	4
Entodontaceae	2	12	1
Fissidentaceae	1	52	1
Funariaceae	3	17	2
Grimmiaceae	5	27	3
Leskeaceae	8	17	1
Meteoriaceae	9	15	1
Neckeraceae	9	22	2
Orthotrichaceae	8	47	2
Pilotrichaceae	11	39	5
Polytrichaceae	6	19	1
Pottiaceae	53	158	13
Pterobryaceae	9	14	0
Pylaisiadelphaceae	8	15	2
Sematophyllaceae	7	17	1
Sphagnaceae	1	13	0
Thuidiaceae	3	11	0
Total 25/75	221/325	792/984	58/77

y un número alto de especies, el número de endemismos también es comparativamente pequeño.

En contraste con los anteriores, los datos recíprocos que derivan del cuadro 1 son igualmente interesantes. En las 50 familias menos diversas apenas se reúnen 192 especies, y en 56 de ellas sólo hay 17 especies endémicas. La explicación de la disparidad de datos seguramente está ligada a la edad geológica y a la historia y distribución principal de cada familia. Algunas familias como las Calymperaceae, Leucobryaceae, Meteoriaceae y Pterobryaceae son fundamentalmente tropicales, en tanto que otras como las Amblystegiaceae, Grimmiaceae, Hypnaceae y Polytrichaceae, son principalmente templadas. Además de carecer de evidencias sobre su edad, con los criterios taxonómicos actuales es difícil explorar la afinidad geográfica de las familias. El último esquema de clasificación de los musgos (Goffinet et al., 2009) incorpora familias segregadas recientemente o que han experimentado rearreglos taxonómicos importantes, notablemente las Bryaceae, Hookeriaceae y Thuidiaceae, entre otras. Los comentarios adicionales sobre la diversidad taxonómica de la flora de musgos de México podrían revisarse nuevamente cuando los estudios moleculares que han promovido el rearreglo de las familias y géneros ofrezcan mayor estabilidad taxonómica.

Con excepción de las endémicas, las demás especies de musgos mexicanos tienen áreas de distribución en 2 o más países, en franjas altitudinales y latitudinales frecuentemente amplias. Podría suponerse que por estar representados en varios países, los musgos no requerirían protección especial para su conservación. Sin embargo, la pérdida de la cubierta vegetal en muchas zonas, el cambio de uso del suelo, la contaminación ambiental y el cambio climático son importantes en la región y determinantes para la permanencia o en la reducción del área de distribución de muchas especies. La información sobre especies de México en categorías de riesgo es virtualmente nula (véase Hallingbäck y Hodgetts, 2000), aunque el Diario Oficial del 6 de mayo de 1994, en respuesta a la preocupación del Instituto Nacional de Ecología, publicó los nombres de 6 musgos raros o en peligro (Delgadillo, 1996). Esta última publicación incorpora también los nombres de otros musgos mexicanos que requieren protección especial. Es bien conocido el uso de varias especies durante la época navideña o como parte de arreglos florales. Gómez-Peralta y Wolf (2001) documentaron la extracción de 50 toneladas de peso fresco de briofitas de la Reserva de la Biosfera en la Sierra Chincua de Michoacán durante una estación de recoleccción. Además del retiro de las "carpetas" de musgo, los autores mencionan la remoción accidental de 11 000 plántulas de *Abies* y otras plantas herbáceas. Varias especies de *Hypnum*, *Thuidium*, *Bryum* y *Mironia* no reconocidas como en riesgo, formaban parte de las carpetas, pero considerando los volúmenes extraídos y los efectos sobre las comunidades vegetales de esa zona y sobre la micro-fauna asociada a los musgos, también requieren vigilancia y protección legal. En esta zona y en todo el país, dicha protección se debe extender a los musgos cuyo tamaño, cobertura o biomasa los hace blanco de recolección o uso indebido. Sin embargo, la mejor protección a los musgos radica en la preservación de los bosques y de su microhábitat.

Agradecimientos

A Susana Guzmán de la UNIBIO, Instituto de Biología, UNAM, por la obtención de las imágenes digitales de musgos mexicanos que ilustran este trabajo y a Ángeles Cárdenas por la selección de los ejemplares idóneos. También se agradecen las observaciones de dos revisores anónimos.

Literatura citada

Crosby, M. R., R. E. Magill, B. Allen y S. He. 1999. A checklist of the mosses. Missouri Botanical Garden, St. Louis. 306 p.

Crum, H. A. 1952. Two new species of Mexican mosses collected by A. J. Sharp. Bryologist 55:51-58.

Crum, H. 2001. Structural diversity of bryophytes. University of Michigan Herbarium, Ann Arbor. 379 p.

Delgadillo, C. 1985. The Neovolcanic Belt of Mexico as a barrier and route of migration for mosses. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 11:41-44.

Delgadillo, C. 1987. Moss distribution and the phytogeographical significance of the Neovolcanic Belt of Mexico. Journal of Biogeography 14:69-78.

Delgadillo, C. 1988. Floristic corridors for moss distribution across the Neovolcanic Belt of Mexico. I. The Tuxpan corridor. Journal of Bryology 15:165-175.

Delgadillo, C. 1994. Endemism in the neotropical moss flora. Biotropica 26:12-16.

Delgadillo, C. 1996. Moss conservation in Mexico. Anales de Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 67:177-181.

Delgadillo, C. 2009. Floristic corridors for moss distribution across the Neovolcanic Belt of Mexico. IV. The Toluca and Chalco corridors. Journal of Bryology 31:30-40.

Delgadillo, C. 2011. Los musgos, Veracruz y el Corredor Florístico del Golfo. *In* La biodiversidad en Veracruz. Estudio de estado, volumen II, A. Cruz-Angón (ed.). CONABIO, México, D. F. p. 89-96.

Delgadillo, C. 2011. Latmoss 2010. http://www.ibiologia.unam.mx/briologia/www/index/; última consulta: 2.III.2012.

Delgadillo, C. y A. Cárdenas. 1987. Musgos de Zacatecas,

México. III. Síntesis y fitogeografía. Boletín de la Sociedad Botánica de México 47:13-24.

Delgadillo, C. y A. Cárdenas. 1990. Manual de briofitas, segunda edición. Cuadernos 8. Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. 135 p.

Delgadillo, C. y A. Cárdenas. 1996. A preliminary checklist of the mosses of Guanajuato, Mexico. Flora del Bajío y Regiones Adyacentes, Fascículo complementario XI:1-14.

Delgadillo, C. y A. Cárdenas. 2011. Bryophyta (Musci). *In* Diversidad florística de Oaxaca: de musgos a angiospermas, A. J. García-Mendoza y J. A. Meave (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 65-66; 137-148.

Frahm, J. P. 2005. The genus *Hypnodontopsis* (Bryopsida, Rhachitheciaceae) in Baltic and Saxon amber. Bryologist 108:228-235.

Goffinet, B. y A. J. Shaw (eds.). 2009. Bryophyte biology, second edition. Cambridge University Press, Cambridge. 565 p.

Goffinet, B., W. R. Buck y A. J. Shaw. 2009. Morphology, anatomy, and classification of the Bryophyta. *In* Bryophyte biology, B. Goffinet y A. J. Shaw (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. p. 55-138.

Gómez-Peralta, M. y J. H. D. Wolf. 2001. Commercial bryophyte harvesting in the Monarch Butterfly Biosphere Reserve, Sierra Chincua, Michoacán, Mexico. Bryologist 104:517-521.

Hallinbäck, T. y N. Hodgetts (comps.). 2000. Status survey and conservation action plan for bryophytes. mosses, liverworts, and hornworts. IUCN/SSC Bryophyte Specialist Group, IUCN, Gland. 106 p.

Herrera-Paniagua, P., C. Delgadillo, J. L. Villaseñor e I. Luna. 2008. Floristics and biogeography of the mosses of the state of Querétaro, México. Bryologist 111:41-56.

Matteri, C. M. y M. M. Schiavone. 1998. Sobre el género *Streptopogon* (Pottiaceae, Musci) en Argentina subtropical. Tropical Bryology 14:11-19.

Richardson, D. H. S. 1981. The biology of mosses. Blackwell Scientific, Oxford. 220 p.

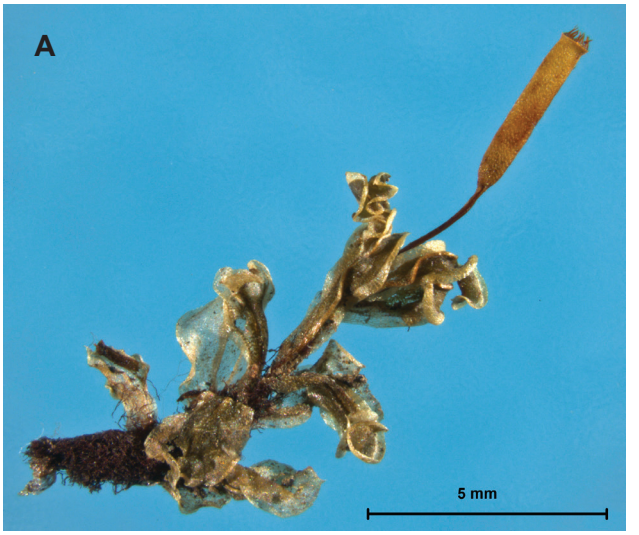
Schofield, W. B. 1985. Introduction to bryology. Macmillan, New York. 431 p.

Sharp, A. J., H. A. Crum y P. M. Eckel (eds.). 1994. The moss flora of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 69:1-1113.

Vanderpoorten, A. y B. Goffinet. 2009. Introduction to bryophytes. Cambridge University Press, Cambridge. 303 p.

Villaseñor, J. L., C. Delgadillo y E. Ortiz. 2006. Biodiversity hotspots from a multigroup perspective: mosses and senecios in the Transmexican Volcanic Belt. Biodiversity and Conservation 15:4045-4058.

Zander, R. H. 1993. Genera of the Pottiaceae: Mosses of harsh environments. Bulletin of the Buffalo Society of Natural Sciences 32:1-378.



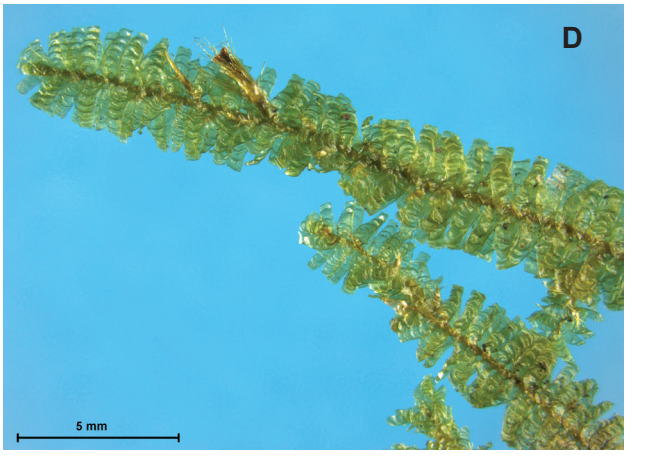


Figura 1. A, tallo seco de *Brachymitrion cochabambae* (Müll. Hal.) A. Kop. con esporofito. El peristoma en la boca de la cápsula se observa con claridad. B, **t**allo seco de *Cryphaea patens* Hornsch. con esporofitos casi sésiles en posición lateral. C, tallos secos de *Fissidens polypodioides* Hedw. El tallo de la derecha lleva un esporofito apical con peristoma rojizo y la caliptra todavía unida a la cápsula y D, ramas de *Neckeropsis undulata* (Hedw.) Reichardt mostrando, ventralmente, un esporofito.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S106-S109, 2014
DOI: 10.7550/rmb.30954

Biodiversidad de Anthocerotophyta y Marchantiophyta en México

Biodiversity of Anthocerotophyta and Marchantiophyta in Mexico

Claudio Delgadillo-Moya✉ y Catalina Juárez-Martínez

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-233, 04510 México, D. F., México.
✉ *moya@unam.mx*

Resumen. No existe suficiente información florística sobre los antocerotes y las hepáticas mexicanas, pero en una evaluación preliminar se reconocen 9 especies de Anthocerotophyta, incluyendo 3 endémicas de México. Entre las Marchantiophyta mexicanas se reconocen 592 especies y variedades que incluyen 105 endémicas. Los números iniciales se modificarán substancialmente con los datos de revisiones y monografías recientes que incluyan taxa de la flora mexicana.

Palabras clave: antocerotes, diversidad briológica, hepáticas, México.

Abstract. There is insufficient floristic information on Mexican hornworts and liverworts, but a preliminary evaluation recognizes 9 species of Anthocerotophyta, including 3 Mexican endemics. There are 592 species and varieties of Mexican Marchantiophyta, including 105 endemic taxa. These preliminary numbers will certainly change with data from recent taxonomic revisions and monographs that contain information on the Mexican flora.

Key words: bryological diversity, hornworts, liverworts, Mexico.

Introducción

Las Anthocerotophyta (antocerotes) y las Marchantiophyta (hepáticas) son grupos de plantas casi desconocidos en México. En ausencia de especialistas nacionales, la mayor parte de los datos acerca de estos grupos provienen de investigaciones externas, por lo que resulta difícil determinar con certeza el número de especies en nuestra flora, sus áreas de distribución o los taxa endémicos. Además de su pequeño tamaño y escaso uso práctico o valor comercial, sin un microscopio, son plantas poco vistosas. No obstante, en muchas comunidades vegetales tienen un alto valor ecológico y con frecuencia se les considera trascendentales en la colonización de la Tierra y en la evolución de otras plantas terrestres (Vanderpoorten y Goffinet, 2009; Villarreal et al., 2010).

En sistemas de clasificación antiguos, los antocerotes y las hepáticas se clasificaban, junto con los musgos, dentro del Phylum Bryophyta (véase Watson, 1964: 22-23). En los esquemas modernos, con el apoyo de datos moleculares, se les reconoce como phyla independientes, pero sus relaciones filogenéticas todavía parecen inciertas (Goffinet, 2000). Es probable que la semejanza superficial entre los gametofitos de los antocerotes y los de formas taloides de hepáticas sea responsable de la confusión, pues aún morfológicamente,hay profundas diferencias entre estos grupos de plantas. En seguida se ofrecen datos generales sobre la identidad de cada uno.

Los antocerotes y las hepáticas tienen un ciclo de vida haplo-diplobióntico, heteromórfico, con el gametofito haploide y el esporofito diploide. Los detalles de su morfología pueden consultarse en Crum (2001), Delgadillo y Cárdenas (1990), Renzaglia et al. (2009), o en Schofield (1985), entre otros, pero se resumen en los párrafos que siguen.

El gametofito de los antocerotes es una lámina lobulada verde obscuro de unos cuantos centímetros de diámetro o de largo, dependiendo de su crecimiento como banda irregularmente lobada o como roseta, pero carece de alguna diferenciación anatómica importante. La superficie ventral lleva rizoides unicelulares lisos, mientras que en el lado dorsal se abren los arquegonios, que están embebidos en el cuerpo del gametofito, y los anteridios, en grupos o individualmente, crecen en cámaras anteridiales bajo la superficie del talo. El cuerpo del gametofito consta de varias capas de células en las que quedan algunas cámaras intercelulares que se comunican al exterior por poros ventrales; tales cámaras se llenan de mucílago y con frecuencia están ocupadas por colonias de *Nostoc*. Las células superficiales llevan 1 o varios cloroplastos grandes en los que puede haber 1 pirenoide.

En comparación con los antocerotes, el gametofito de las hepáticas es más complejo y variable en forma y estructura. Existen 2 formas de crecimiento: taloide y

Recibido: 29 marzo 2012; aceptado: 12 octubre 2012

foliosa. Las formas taloides son aplanadas, con una zona meristemática distal cuya división puede producir ramificaciones dicotómicas sucesivas. Los órganos sexuales se encuentran inmersos en el cuerpo, a veces en cavidades especiales o en ramas dorsales especializadas. La superficie ventral generalmente lleva los rizoides unicelulares lisos o tuberculados y escamas que se sitúan a uno y otro lado de la línea media. La estructura anatómica puede consistir de varias capas de células parenquimatosas hasta un talo con cámaras aéreas con tejido fotosintético y un parénquima de reserva.

A diferencia de las formas taloides, las hepáticas foliosas muestran un tallo cuya estructura anatómica es muy simple; las hojas son generalmente uniestratificadas, lobadas, en 2 hileras dorsales y, a veces, una hilera ventral. Las hojas dorsales maduras tienen una inserción oblicua sobre el tallo, mientras que las hojas ventrales se insertan transversalmente. En algunos grupos (*e.g.* Frullaniaceae) las plantas presentan lóbulos foliares en forma de saco. Las hepáticas, a diferencia de los antocerotes y los musgos, presentan trígonos —engrosamientos triangulares en la pared celular— y cuerpos oleíferos —cuerpos de aceite rodeados por una membrana—. Los arquegonios pueden encontrarse en los ápices de tallos o ramas; los anteridios se encuentran solos o en grupos, en la base de hojas modificadas que se denominan brácteas perigoniales.

Los anterozoides o espermatozoides biflagelados se producen dentro de anteridios pedicelados. Los arquegonios son estructuras independientes del cuerpo, excepto en los antocerotes. La oosfera o célula femenina, después de ser fecundada por un anterozoide se divide y forma el embrión; en la madurez, éste representa al esporofito que por meiosis produce las esporas. Los esporofitos de los antocerotes son estructuras muy diferentes a los de las hepáticas; en ellos, el esporofito tiene un pie que lo une al tejido del gametofito, pero no hay seta. En su lugar se encuentra un meristemo intercalar que forma la pared de varias capas de células, una epidermis con estomas y un eje central o columela de tejido estéril. Hacia la parte distal del esporofito se forman las esporas y unos filamentos estériles o pseudoelaterios que, por la actividad del meristemo intercalar, maduran progresivamente hacia el ápice del esporofito. La apertura de la cápsula se efectúa por 2 líneas de dehiscencia que separan 2 valvas; las esporas se liberan con la participación de movimientos higroscópicos de los pseudoelaterios.

En las hepáticas, el esporofito consta de 3 partes claramente diferenciadas: el pie, la seta y la cápsula. La seta es un filamento de tamaño variable que lleva la cápsula globosa o cilíndrica en el ápice; a diferencia de los antocerotes, las hepáticas no tienen columela ni estomas; las esporas están intercaladas con elaterios altamente higroscópicos y la cápsula se abre por 4 valvas.

Diversidad

Las Anthocerotophyta son un grupo pequeño de plantas. Renzaglia et al. (2009) reconocen alrededor de 14 géneros y unas 150 especies a nivel mundial, mientras que Villarreal et al. (2010) estiman que hay 200-250 especies en el mundo. Como se mencionó en la introducción, el grupo es virtualmente desconocido en México; la información bibliográfica (Hässel, 1989, 1990) y de herbario indica que existen unas 9 especies en 3 o 4 géneros (*Anthoceros, Nothoceros* y *Phaeoceros*; Cuadro 1). La presencia de *Megaceros* no se ha confirmado y podría descartarse si se acepta su redefinición como un taxon enteramente paleotropical (Villarreal et al., 2010). De las 9 especies de Anthocerotophyta, 3 son endémicas a México. Además de establecer con claridad los límites entre taxa, se requiere un muestreo intensivo de los antocerotes pues actualmente se les ha colectado principalmente en los estados del centro del país y en Oaxaca y Chiapas, pero el número de ejemplares en herbarios locales es muy reducido.

El volumen de información sobre hepáticas es más grande que el de las Anthocerotophyta. Bischler et al. (2005) y Fulford y Sharp (1990) y revisiones taxonómicas recientes pueden considerarse como punto de partida para catalogar y evaluar la riqueza de hepáticas en México. Al catálogo preliminar preparado con la información de estas publicaciones se le deben incorporar datos taxonómicos y de nomenclatura de otras monografías. A través de esta primera aproximación podemos establecer que nuestra flora comprende alrededor de 592 especies y variedades, es decir, casi el 12% de las hepáticas del mundo (5 000; Crandall-Stotler et al., 2009). Alrededor de 105 especies son endémicas de México (casi el 18% del total). En el Cuadro 2 se muestra una lista de 11 de las 42 familias de hepáticas mexicanas con más de 10 especies. El 83% (491) de las especies conocidas se concentran en un número pequeño de familias mientras que de las 105 especies endémicas, 96 están concentradas en 9 de esas familias de hepáticas. Excepto por la familia Lejeuneaceae con 48 géneros, la mayoría de las familias restantes están representadas por 1 género y excepcionalmente hasta por 7, como en las Scapaniaceae.

Sin duda, el número y distribución de especies y variedades de antocerotes y hepáticas se modificarán significativamente con la depuración de los catálogos a través de revisiones taxonómicas y monografías modernas, especialmente si se incluye una sinonimia completa. Por las mismas razones y con trabajos de exploración y

Cuadro 1. Información florística preliminar sobre las Anthocerotophyta mexicanas

Familia	*Géneros*	*Especies*	*Especies endémicas*
Anthocerotaceae	4	9	3

Cuadro 2. Familias de Marchantiophyta de México representadas por más de 10 especies y número de especies de distribución restringida

Familia	*Géneros*	*Especies*	*Especies endémicas*
Aytoniaceae	5	18	2
Cephaloziaceae	3	13	3
Frullaniaceae	1	53	13
Lejeuneaceae	48	183	37
Lepidoziaceae	4	27	
Lophocoleaceae	4	20	5
Metzgeriaceae	1	27	
Plagiochilaceae	1	87	31
Radulaceae	1	20	2
Ricciaceae	2	22	1
Scapaniaceae	7	21	2
*Total 11/42	77/122	491/592	96/105

* Total de taxa; total en las columnas /total conocido para la flora mexicana.

recolección en México, se espera una reducción en el número de especies endémicas. El mejor conocimiento de antocerotes y hepáticas es indispensable para evaluar su importancia científica y su participación en la economía de los bosques. Aunque en algunos países ya se les considera como sujetos de conservación (Hallingbäck et al., 1996), en México, en virtud de su desconocimiento, no hay iniciativas para su protección. No obstante, antes de establecer un marco legal para proteger a especies individuales de antocerotes o hepáticas, se requiere conservar su hábitat y sus comunidades como una forma de contribuir a preservar la salud de todo el bosque.

Agradecimientos

A Susana Guzmán, UNIBIO, Instituto de Biología, UNAM, por la obtención de imágenes digitales de las hepáticas mexicanas que ilustran este trabajo. Dos revisores anónimos hicieron sugerencias útiles para complementar el texto.

Literatura citada

Bischler-Causse, H., S. R. Gradstein, S. Jovet-Ast, D. Long y N. Salazar. 2005. Marchantiidae. Flora Neotropica 97:1-262.

Crandall-Stotler, B., R. E. Stotler y D. G. Long. 2009. Morphology and classification of the Marchantiophyta. *In* Bryophyte Biology, B. Goffinet y A. J. Shaw (eds.). Cambridge University Press. Cambridge. 1-54 p.

Crum, H. 2001. Structural diversity of bryophytes.University of Michigan Herbarium, Ann Arbor. 379 p.

Delgadillo, C. y A. Cárdenas. 1990. Manual de Briofitas, segunda edición. Cuadernos 8. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 135 p.

Fulford, M. y A. J. Sharp. 1990. The leafy hepaticae of Mexico: One hundred and twenty-seven years after C.M. Gottsche. Memoirs of the New York Botanical Garden 63:1-86.

Goffinet, B. 2000. Origin and phylogenetic relationships of bryophytes. *In* Bryophyte Biology, A. J. Shaw y B. Goffinet (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 124-149 p.

Hallingbäck, T., N. G. Hodgetts y E. Urmi. 1996. How to use the new IUCN Red list categories on bryophytes. Guidelines proposed by the IUCN SSC bryophyte specialist group. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 67:147-157.

Hässel de Menéndez, G. G. 1989. Las especies de *Phaeoceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. Candollea 44:715-739.

Hässel de Menéndez, G. G. 1990. Las especies de *Anthoceros* y *Folioceros* (Anthocerotophyta) de América del Norte, Sud y Central; la ornamentación de sus esporas y taxonomía. Candollea 45:201-220.

Renzaglia, K. S., J. C. Villarreal y R. J. Duff. 2009. New insights on the morphology, anatomy, and systematics of hornworts. *In* Bryophyte Biology, B. Goffinet y A. J. Shaw (eds.).

Cambridge University Press, Cambridge. 139-171 p.
Schofield, W. B. 1985. Introduction to bryology. Macmillan, New York. 431 p.
Vanderpoorten, A. y B. Goffinet. 2009. Introduction to bryophytes. Cambridge University Press, Cambridge. 303 p.
Villarreal, J. C., D. C. Cargill, A. Hagborg, L. Söderström y K. S. Renzaglia.2010. A synthesis of hornwort diversity: Patterns, causes and future work. Phytotaxa 9:150-166.
Watson, E. V. 1964. The structure and life of bryophytes. Hutchinson University Library, London. 192 p.

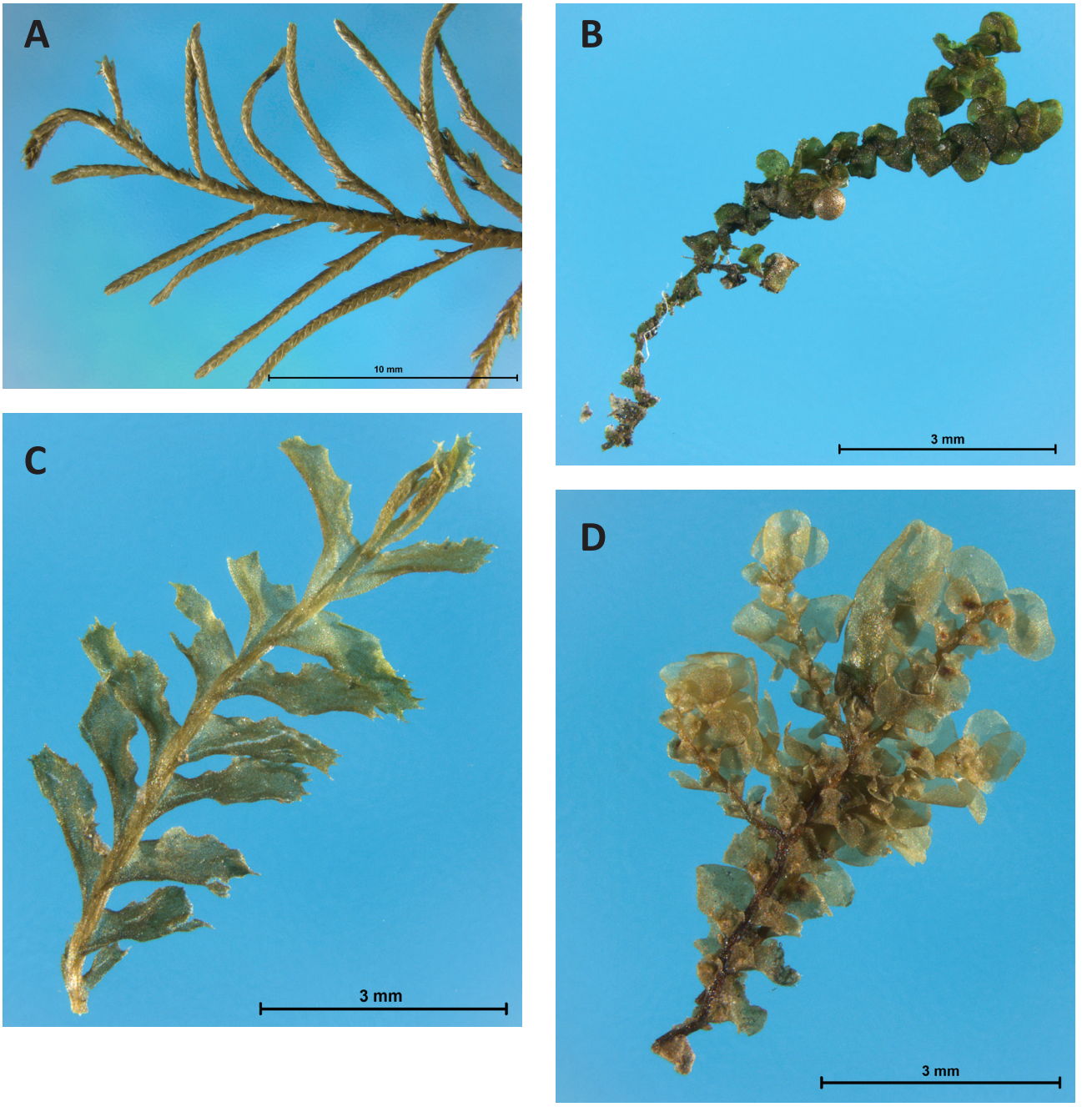


Figura 1. A, extremo distal de un tallo de la hepática foliosa *Bryopteris filicina* (Sw.) Nees. B, vista dorsal de un tallo de *Frullania pluricarinata* Gottsche. Las estructuras globosas son cápsulas de esporofitos. C, porción de un tallo de *Plagichila laetevirens* Lindenb. en vista dorsal. D, tallo de *Radula saccatiloba* Stephani en vista ventral. La estructura cilíndrica situada entre las ramas terminales es el perianto; en su interior se encuentra el esporofito.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S110-S113, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31827

Biodiversidad de Pteridophyta en México

Biodiversity of Pteridophyta in Mexico

Esteban Martínez-Salas[1]✉ y Clara H. Ramos[2]

[1]*Herbario Nacional de México, Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Av. Iman 580. Helios 101, Pedregal de Carrasco, 04700 México, D. F., México.*
✉ *ems@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Se presenta un resumen sobre la diversidad de las Pteridophyta *s. lat*. (Monilophyta y Lycophyta) y su importancia en la flora mexicana. El análisis está basado en publicaciones recientes, principalmente The Pteridophytes of México, el volumen I de la serie Flora Mesoamericana y el portal Tropicos.org., del Missouri Botanical Garden, EUA.

Palabras clave: Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoëtaceae, helechos eusporangiados, helechos leptosporangiados.

Abstract. A summary of the diversity of the Pteridophyta *s. lat*. (Monilophyta and Lycophyta) and its importance for the Mexican flora is presented. The analysis is based on recent publications, especially The Pteridophytes of Mexico, volume I Psilotaceae to Salviniaceae of Flora Mesoamericana and from the internet portal Tropicos.org, of the Missouri Botanical Garden, USA.

Key words: Lycopodiaceae, Selaginellaceae, Isoëtaceae, eusporangiate ferns, leptosporangiate ferns.

Introducción

Posición taxonómica. Los organismos que pertenecen al reino de las plantas se caracterizan por presentar cloroplastos, organelos casi siempre con pigmentos como las clorofilas, las xantofilas y los carotenoides. En sus mecanismos reproductores se presenta alternancia de generaciones, la generación haploide está constituida por los gametofitos, en los cuales se producen los gametos. La generación diploide, son los esporofitos que darán origen a las esporas, quienes al desarrollarse formarán los gametofitos.

El reino Plantae se ha dividido en 2 grupos: las Bryophyta que no presentan tejidos conductores especializados y las Tracheophyta o plantas vasculares que están provistas de ellos en el esporofito (Margulis y Schwartz, 1982). Los tejidos conductores son de 2 tipos, el xilema que conduce el agua con substancias en disolución y el floema que distribuye los nutrientes. Ambos son tejidos complejos formados por varias clases de células, los tipos celulares principales son las traqueidas y los vasos en el xilema y los tubos y vasos cribosos en el floema; en los helechos las células de vaso están ausentes. El xilema y el floema juntos constituyen el estele. Este concepto ha cambiado con el tiempo, pero el estudio del xilema y el floema sigue proveyendo caracteres útiles para trazar filogenias.

En las Tracheophyta el esporofito es la fase dominante y el gametofito es inconspicuo. Algunas de las Tracheophyta producen semillas y otras no lo hacen. Las Pteridophyta son plantas vasculares que no producen semillas. Difieren de las Bryophyta y de las plantas con semilla por su ciclo de vida donde tanto el esporofito como el gametofito son organismos independientes en su madurez.

Ciclo de vida. El ciclo de vida de una Pteridophyta consiste de una sucesión alternada de generaciones esporofíticas y gametofíticas. Esta alternancia puede estar acompañada por una multiplicación vegetativa de cualquier generación. Un gametofito puede dar origen a un esporofito sin unión de gametos y un esporofito puede dar origen a un gametofito sin producción de esporas, a estos fenómenos se les llama apogamia y aposporia, respectivamente. Usualmente el esporofito es producido por la unión de gametos originados en los gametofitos dentro de los anteridios y los arquegonios y los gametofitos a su vez son producidos por las esporas, macrosporas y microsporas procedentes de los esporangios del esporofito (la mayoría son homospóricos). En esta alternancia, el número de cromosomas se duplica cuando se unen los gametos y consecuentemente se reduce a la mitad cuando se forman las esporas.

Uno de los gametos es móvil (anterozoide) y se desplaza para alcanzar al del sexo opuesto (ovocélula),

Recibido: 09 mayo 2012; aceptado: 21 marzo 2013

para ésto se requiere de agua, así la distribución de las Pteridophyta depende grandemente de la presencia de este elemento. Generalmente se encuentran en ambientes muy húmedos y en la proximidad de corrientes. Algunas de sus especies son acuáticas. Sin embargo, también se distribuyen en zonas áridas pero dependen de la lluvia y las corrientes efímeras para su reproducción. Los detalles de los ciclos de vida son diferentes en cada uno de los grupos de Pteridophyta. La posición y morfología de los esporangios y las esporas son elementos utilizados para la indentificación de sus taxa (Smith, 1955).

Morfología. En este grupo encontramos en la misma especie individuos gametofíticos y esporofíticos. Los gametofitos son inconspicuos, la mayoría verdes, dorsoventralmente aplanados, acintados o acorazonados. Los órganos sexuales generalmente están en la superficie ventral, pero pueden ser dorsales; algunas veces, como en algunos licopodios, pueden carecer de clorofila y ser de hábito subterráneo, alimentándose por medio de micorrizas.

La mayoría de los esporofitos de las Pteridophyta presentan raíces, tallos y hojas. Pueden medir desde medio cm en *Salvinia* hasta 20 m en el género *Cyathea.* El diámetro de los individuos arborescentes es pequeño *ca*. 10 cm, aunque aparentan mucho más porque están cubiertos de raíces adventicias. Los esteles de los tallos de las Pteridophyta pueden ser protosteles, sifonosteles o dictiosteles; no ha podido establecerse una relación filogenética, tomando en cuenta solamente al estele, porque las especies de un mismo género pueden presentar diferentes clases (Smith, 1955).

La morfología de las hojas tiene gran importancia en la clasificación de este grupo; de manera que se han considerado 2 tipos. Las hojas llamadas microfilas generalmente son pequeñas, no presentan pecíolo y poseen solamente una nervadura que se desprende del cilindro central, sin que se observe alguna estructura relacionada. En las conocidas como megafilas o frondas, los haces vasculares se separan del cilindro vascular del tallo pasando por una estructura parenquimatosa hacia un pecíolo y de aquí a la lámina donde se ramifican. Cuando son jóvenes generalmente están enrolladas sobre su raquis, a esta posición característica se le llama circinada. Pueden ser láminas simples o compuestas y muy disectadas y también pueden estar especializadas para llevar los esporangios y entonces la planta exhibe dimorfismo foliar como por ejemplo *Anemia cicutaria* Poepp. *ex* Spreng. de la península de Yucatán. La mayoría de las especies presentan los esporangios en el envés y en los bordes de las láminas. El tamaño de las hojas varía desde algunos mm, hasta más de 20 m de longitud en los helechos con frondas de crecimiento indefinido como *Salpichlaena.*

Los intervalos de altitud y distancia en los que se distribuyen las especies son muy amplios, parece ser que factores como la temperatura o el sustrato no son muy importantes. Como ya ha sido notado por algunos investigadores, la distribución de las Pteridophyta parece estar regida principalmente por la presencia de humedad debido al modo de su reproducción.

Diversidad

Número de especies que se distribuyen en México. Davidse et al. (1995) y Mickel y Smith (2004) registran 1 008 especies. En una búsqueda actualizada se encontraron 6 especies adicionales, haciendo un total de 1 014. La mayor cantidad de especies se encuentra en los estados del sureste, donde el clima es más húmedo: Oaxaca, Chiapas y Veracruz; todos estos estados tienen más de 500 especies registradas. Se considera que uno de los más ricos en microambientes es Oaxaca y también contribuye a su riqueza pteridofítica el hecho de que Mickel recolectó intensivamente en su territorio (Mickel y Beitel, 1988). En Tabasco y Puebla que también pueden considerarse húmedos es notable la pobreza de especies, hecho que se puede atribuir a la falta de recolecta.

En los estados de la península de Yucatán encontramos que se tienen muy pocos registros. Esto puede ser debido a que el suelo calizo restringe la cantidad de humedad ambiental ya que por su naturaleza, no la conserva, pero también es posible que falten recolectas en el sur de Campeche y Quintana Roo. La pteridoflora de los estados centro-norte del país es menor, influye la escasa humedad; sin embargo, presentan una diversidad importante. Por ejemplo, el Estado de México tiene registrados 19 endemismos para el país, contrastando con Oaxaca que tiene 82, Veracruz 45 y Guerrero 41. Los estados con clima más árido tienen una pteridoflora pobre pero el porcentaje de endemismos es alto, como es el caso de Nuevo León que tiene 19 endémicas para México y 7 especies endémicas exclusivas de este estado.

Se observa en las distribuciones que muchas especies están descritas solamente de los tipos y también que hay grandes discontinuidades entre las recolectas, como *Notholaena rigida* Davenp., recolectada en Tamaulipas y Nuevo León y también en Chiapas y *Huperzia beiteliana* Mickel, mencionada de San Luis Potosí y Oaxaca. Se puede especular que la distribución altitudinal no es de importancia para este grupo, porque los intervalos de su distribución son muy amplios, a veces hasta 2 000 m, como en muchas especies del género *Adiantum.*

Nivel de endemismo. El total de especies registradas para México es de 1 014, de ellas 188 son endémicas, lo que representa el 18% (Cuadro 1). Este porcentaje puede

considerarse como muy alto porque las Pteridophyta son un grupo que tiene dispersión a larga distancia y por su fácil propagación.

En el mundo, según estimaciones de Mickel y Smith (2004), existen 10 000 especies. Brasil, como punto de comparación, tiene registradas 1 200 en la "Lista de Espécies da Flora do Brasil 2012". México, con 1 014 contiene alrededor del 10% de la diversidad mundial. Si tomamos en cuenta el concepto de Megaméxico utilizado por Rzedowski (1990), esta área posee el 20% de todas las especies del mundo (Mickel y Smith, 2004).

El estado con mayor cantidad de endemismos exclusivos es Oaxaca, con 13 especies, le siguen Chiapas con 8 y en tercer lugar Guerrero y Nuevo León con 7, Veracruz tiene 5 de esta categoría. Nuevo León y Veracruz son notables en cuanto a endemismo: Nuevo León poseyendo una pteridoflora pobre tiene más endemismos que Veracruz que posee mucho más especies.

Esperanza de nuevas especies. En nuestro país, las recolectas de pteridofitas en general son deficientes. Solamente se ha recolectado con énfasis en algunas áreas de Campeche, Chiapas, Jalisco, Oaxaca, Quintana Roo, Veracruz, Yucatán, el Valle de México y la cuenca del Balsas. Por otro lado, los grandes proyectos de recolecta han sido generales y no dirigidos a la pteridoflora. La recolecta de helechos es ocasional y frecuentemente se evita debido a la dificultad de identificación, ya que su morfología es diferente de las plantas con semilla.

Por otro lado, cuando se recolecta para trabajos de vegetación, la atención se dirige a los elementos que la determinan y las Pteridophyta no son dominantes.

Una búsqueda reciente arroja que no existe una actividad importante enfocada al estudio de las Pteridophyta en nuestro país después de la aparición de la obra "The Pteridophyte of Mexico", excepto algunos estudios sobre los géneros *Elaphoglossum* y *Polypodium.* Esta falta de estudios taxonómicos recientes se aprecia en la curva acumulativa de descripción de especies (Fig. 1), en donde es claro que el número de especies ha crecido de manera más o menos constante, pero no hay incremento en los últimos años. Sin embargo, el potencial de nuevos hallazgos en este grupo es muy grande. Riba (1998) estimó que el número de especies llegaría a 1 100, lo cual sugiere que estaría por descubrirse un 10% más de la pteridoflora de México.

Patrones poblacionales. En la zona norte y centro del país se encuentran las especies mejor adaptadas a la aridez pertencientes a géneros como *Pellaea* y *Notholaena*. En la zona sur se distribuyen especies que dependen de mayor humedad como las que se incluyen en los géneros *Hymenophyllum* y *Trichomanes.* La vertiente del golfo de México comparte las especies con Florida, Las Antillas, Centro y Sudamérica. La vertiente del Pacífico comparte las especies con Arizona y hasta Costa Rica. Las partes altas del Eje Neovolcánico, la sierra Madre Oriental y las montañas de Chiapas tienen una pteridoflora común, con elementos como *Nephrolepis cordifolia* y *Ophioglossum vulgatum.* Riba (1998) numeró las especies más comunes en cada tipo de vegetación de nuestro país, determinando estos tipos según el criterio de Rzedowski (1978) y

Cuadro 1. Número de especies y endemismos de las familias de helechos presentes en México

Familia	*Especies en México*	*Especies endémicas*
Aspleniaceae	89	20
Athyriaceae	43	9
Azollaceae	2	0
Blechnaceae	19	1
Cyatheaceae	14	1
Dennstaedtiaceae	25	4
Dicksoniaceae	4	1
Dryopteridaceae	166	31
Equisetaceae	3	0
Gleicheniaceae	7	0
Grammitidaceae	37	3
Hymenophyllaceae	48	1
Isoëtaceae	6	2
Lindsaeaceae	8	0
Lophosoriaceae	1	0
Lycopodiaceae	20	1
Marattiaceae	6	0
Marsileaceae	8	0
Metaxyaceae	1	0
Ophioglossaceae	14	2
Osmundaceae	2	0
Plagiogyriaceae	1	0
Polypodiaceae	92	18
Psilotaceae	2	0
Pteridaceae	218	46
Salviniaceae	2	0
Schizaeaceae	26	10
Selaginellaceae	80	30
Thelypteridaceae	70	8
Totales	1 014	188

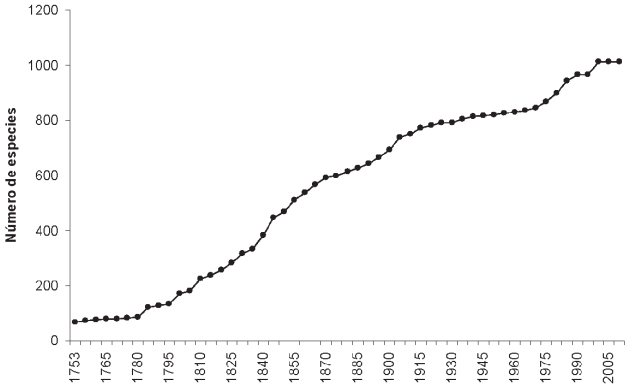


Figura 1. Curva acumulativa de especies de Pteridophyta por año de descripción

también conformó una lista preliminar de los endemismos, detallando los estados donde se encuentran; sus datos coinciden con lo publicado posteriormente por Mickel y Smith (2004).

En la Nom-059-Semarnat-2010, están listadas 22 especies: todos los helechos arborescentes y algunas rarezas como *Isoëtes, Huperzia*, *Marattia* y *Psilotum*. Sería conveniente revisar y corregir los nombres incluidos en esa lista porque algunos no corresponden al uso actual como *Cyathea bicrenata* listada como *Alsophila bicrenata* y otros son confusos; por ejemplo, en la lista aparece *Cyathea valdecrenata* y como su sinónimo *Trichipteris mexicana*, en realidad esta entidad es *Cyathea godmanii.* También *Schizaea elegans* aparece como sinónimo de *S. fluminensis*, por prioridad el nombre válido es *S. elegans* y *S. fluminensis* no ha sido registrada en México ni en Centroamérica. Igualmente una especie puede estar representada 2 veces porque se ha incluido un sinónimo como *Alsophila firma* que es válida pero también encontramos *Nephelea mexicana* como válida con un sinónimo *Cyathea mexicana*, estas 2 últimas a su vez, son sinónimos de *A. firma.*

Literatura citada

Davidse, G., M. Sousa, S. Knapp, C. Moran, R. Riba, F. Chiang y F. Barrie (eds.). 1995. Flora Mesoamericana vol. 1 (Psilotaceae a Salviniaceae). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 470 p.

Lista de Espécies da Flora do Brasil. 2012. Disponible en http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012; última consulta: 08.III.2011.

Margulis, L. y K. Schwartz. 1982. Five kingdoms, an illustrated guide to the phyla of life on Earth. W. H. Freeman and Company. New York. 338 p.

Mickel, J. T. y J. Beitel. 1988. Pteridophyte flora of Oaxaca, Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 46:1-1054.

Mickel, J. T. y A. Smith. 2004. The Pteridophytes of Mexico. Memoirs of the New York Botanical Garden 88:1-568.

Riba, R. 1998. Pteridofitas mexicanas. Distribución y endemismo. *In* Diversidad biológica de México, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (comps.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 369-384.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México, Limusa, México. 432 p.

Rzedowski, J. 1998. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *In* Diversidad biológica de México, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (comps.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 129-145.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Smith, G. 1955. Cryptogamic Botany. Volumen II. McGraw-Hill, Nueva York, Toronto, London. 399 p.

Smith, A. R., K. M. Pryer, E. Schuettpelz, P. Korall, H. Schneider y P. G. Wolf. 2006. A classification for extant ferns. Taxon 55:705-731.

Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. http://www.tropicos.org; última consulta: 4.V.2012.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S114-S125, 2014
DOI: 10.7550/rmb.38114

Biodiversidad de Zamiaceae en México

Biodiversity of Zamiaceae in Mexico

Fernando Nicolalde-Morejón[1]✉, Jorge González-Astorga[2], Francisco Vergara-Silva[3], Dennis W. Stevenson[4], Octavio Rojas-Soto[5] y Anwar Medina-Villarreal[2]

[1]*Instituto de Investigaciones Biológicas, Universidad Veracruzana. Av. Luis Castelazo Ayala s/n, Col. Industrial Ánimas, 91190 Xalapa, Veracruz, México.*
[2]*Laboratorio de Genética de Poblaciones, Red de Biología Evolutiva. Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec Núm. 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.*
[3]*Laboratorio de Sistemática Molecular (Jardín Botánico), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. 3er Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, 04510 México, D. F. México.*
[4]*The New York Botanical Garden. Bronx, Nueva York, 10458-5120, USA.*
[5]*Red de Biología Evolutiva, Instituto de Ecología, A. C. Km 2.5 Antigua Carretera a Coatepec Núm. 351, 91070 Xalapa, Veracruz, México.*
✉ *enicolalde@uv.mx*

Resumen. Dentro de los grupos actuales de espermatofitas, plantas con semilla, las cícadas cuentan con el registro fósil más antiguo. A pesar de ello, su estatus como "fósiles vivientes" ha sido puesto en entredicho recientemente con base en resultados de estudios filogenéticos moleculares. El grupo presenta apomorfías morfológicas vegetativas y posiblemente también reproductivas, siendo *Cycas* el género más divergente. Junto con Australia y Sudáfrica, México es uno de los 3 centros de diversidad del orden Cycadales, con 54 especies pertenecientes a 3 de los géneros que constituyen la familia Zamiaceae: *Ceratozamia*, *Dioon* y *Zamia*. En este sentido, México es la región más diversa y con el mayor número de endemismos (88.9%) de la familia Zamiaceae en el Neotrópico. En general, el estado de conservación de los 3 géneros es crítico, debido a lo cual, todas las especies de cícadas mexicanas se encuentran bajo alguna categoría de riesgo, de acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010. Finalmente, consideramos que el conocimiento generado hasta el momento sobre las cícadas en nuestro país, en términos de sistemática, biología evolutiva y conservación, nos permitirá esclarecer diferentes escenarios evolutivos, principalmente aquellos relacionados con los procesos y los patrones que han determinado su diversidad actual.

Palabras clave: *Ceratozamia*, *Dioon*, endemismo, "fósiles vivientes", gimnospermas, México, *Zamia*, Zamiaceae.

Abstract. Cycads have the oldest fossil record among extant spermatophytes (seed plants). However, their 'living fossils' status has been recently questioned, based on the results of molecular phylogenetic studies. The group has morphological apomorphies, mainly in vegetative but possibly also in reproductive characters, with *Cycas* as the most divergent genus. Besides Australia and South Africa, Mexico is one of the 3 centers of diversity for the order Cycadales, with 54 species belonging to 3 of the genera comprising the family Zamiaceae: *Ceratozamia*, *Dioon* and *Zamia*. The percentage of the Mexican species of Zamiaceae (88.9%) represents the highest value for this parameter for the family in the Neotropics. Overall, the state of conservation for the 3 genera is critical, since all Mexican cycad species are included in a risk category, according to the Nom-059-Semarnat-2010. Finally, we consider that the knowledge generated so far on Mexican cycads, in terms of systematics, evolutionary and conservation biology, will allow us to clarify different evolutionary scenarios, especially those related to the processes and patterns that have shaped its current diversity.

Key words: *Ceratozamia*, *Dioon*, endemism, "living fossil", gymnosperms, Mexico, *Zamia*, Zamiaceae.

Introducción

Observaciones generales. El orden Cycadales, división Cycadophyta, es un taxón perteneciente al grupo informal de las gimnospermas dentro de la superdivisión Spermatophyta -reino Plantae, subreino Tracheobionta-. Comprende 10 géneros modernos: *Bowenia* Hook. ex Hook. f., *Ceratozamia* Brongn., *Cycas* L., *Dioon* Lindl., *Encephalartos* Lehm., *Lepidozamia* Regel, *Macrozamia* Miq., *Microcycas* (Miq.) A.DC., *Stangeria* T. Moore y *Zamia* L., y un número considerable de entidades taxonómicas extintas, provenientes de todos los continentes (Norstog y Nicholls, 1997). Si bien el registro

Recibido: 02 mayo 2013; aceptado: 26 agosto 2013

fósil de las cícadas se remonta al Mesozoico, hace 250 millones de años, los análisis filogenéticos y de datación basados en datos moleculares sugieren que las especies contemporáneas tienen una antigüedad aproximada de 12 millones de años (Nagalingum et al., 2011).

Además de Norstog y Nicholls (1997), los tratamientos de Stevenson (1990a, 2001) Jones (2002) y Whitelock (2002) son de utilidad en la compilación de información básica sobre la morfología del orden Cycadales y otros aspectos generales de su biología.

Descripción morfológica. Las cícadas presentan tallos arborescentes (Fig. 1) o subterráneos. Algunas especies de cícadas arborescentes en el género *Lepidozamia* pueden alcanzar los 15 m de alto; en contraste, las especies de talla pequeña y tallos de hábito subterráneo, como es el caso de algunas especies de *Zamia*, tienen hojas que rondan los 20 cm de largo. Aquellos taxa con crecimiento arborescente suelen estar cubiertos por bases foliares persistentes y por catáfilas, mientras que los géneros subterráneos pueden conservar dichas estructuras (por ejemplo, *Cycas*, *Encephalartos* y algunas especies de *Macrozamia*) o carecer de ellas (por ejemplo, *Bowenia*, *Stangeria*, *Zamia*). La dioecia, la formación de estructuras reproductivas, estróbilos y conos, masculinas o femeninas en plantas separadas, es una condición generalizada en las cícadas. La identificación del sexo de un individuo determinado mediante caracteres morfológicos sólo puede hacerse al observar sus estróbilos en la etapa de madurez sexual. Este evento puede tardar varios años, dependiendo del género.

Figura 1. *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichler.

Las raíces de las cícadas, usualmente suculentas y tuberosas, pueden formar sistemas secundarios que, además de captar agua y nutrientes, anclan y dan soporte al tronco. Un tipo especial de raíz en ciertas cícadas es el coraloide, que funciona como sitio físico de la simbiosis con cianobacterias fijadoras de nitrógeno.

En las cícadas, los caracteres vegetativos –particularmente los foliares– son altamente variables, aunque las partes de cada hoja son distinguibles con relativa facilidad (Fig. 2). Característicamente, las hojas son pinnadas, y cada hoja se compone de un pecíolo y un raquis que sustenta un número variable de folíolos dispuestos en pares y configurados de manera alterna. *Cycas* y *Stangeria* presentan una vena media en los foliolos como carácter apomórfico vegetativo, al igual que *Chigua* (Stevenson, 1990b; Stevenson et al., 1996), género recientemente propuesto como sinónimo de *Zamia* (Lindstrom, 2009).

En contraste con los caracteres foliares, la morfología de los estróbilos o conos de las cícadas es poco variable. Estos son típicamente gimnospérmicos, en cuanto a su carencia de homólogos estructurales de carpelos y a la diferenciación morfológica –evidentemente ligada a la condición dioica– en estróbilos masculinos simples (formados por microesporófilas productoras de gametofitos masculinos) (Fig. 3) y estróbilos femeninos compuestos (con megasporófilas formadoras de óvulos) (Fig. 4). *Cycas* es excepcional debido a la ausencia de estróbilos femeninos en sentido estricto. El tamaño de los conos masculinos maduros varía de 3 cm de largo en *Z. melanorrhachis* D. W. Stev. (Colombia), hasta 30 cm en *Z. lindenii* (Ecuador); asimismo, los conos femeninos pueden medir desde 8 cm, como es el caso de *Ceratozamia latifolia* (México), hasta 40 cm en *Dioon spinulosum* (Oaxaca, México).

Hábitat. Las cícadas actuales habitan mayoritariamente en zonas sub-tropicales, y sólo unas cuantas especies se encuentran en hábitats ecuatoriales, usualmente en zonas elevadas con temperatura y humedad baja. Varias especies de *Zamia* suelen habitar áreas boscosas o selváticas con menor elevación, con temperaturas y humedades mayores. Algunas especies en *Dioon*, *Encephalartos* y *Macrozamia* pueden tolerar heladas.

Ciclo de vida. La fertilización en cícadas supone un traslape temporal en la maduración de los estróbilos masculinos y femeninos. En la mayor parte de las especies, la transferencia del polen es entomófila –es decir, está mediada por vectores

Figura 2. *Zamia katzeriana* (Regel) E. Retting.

Figura 3. *Ceratozamia mexicana* Brongn.

animales, por ejemplo curculiónidos– aunque en ocasiones puede ser anemófila. La polinización y la fertilización están bien separadas en las cícadas, pudiendo transcurrir entre 3 y 7 meses entre los 2 eventos. La presencia de espermatozoides móviles es una apomorfía de las cícadas; estos gametos se producen en el tubo polínico después de la germinación post-polinización.

La embriogénesis inicia con una etapa de núcleos celulares libres, seguida por la formación de paredes celulares y la diferenciación en unos cuantos tipos celulares, por ejemplo, células suspensorias. En su estado maduro el embrión se alarga, adquiere forma de torpedo, y presenta un nodo cotiledonario donde se distingue un epicótilo superior compuesto por un meristemo apical y

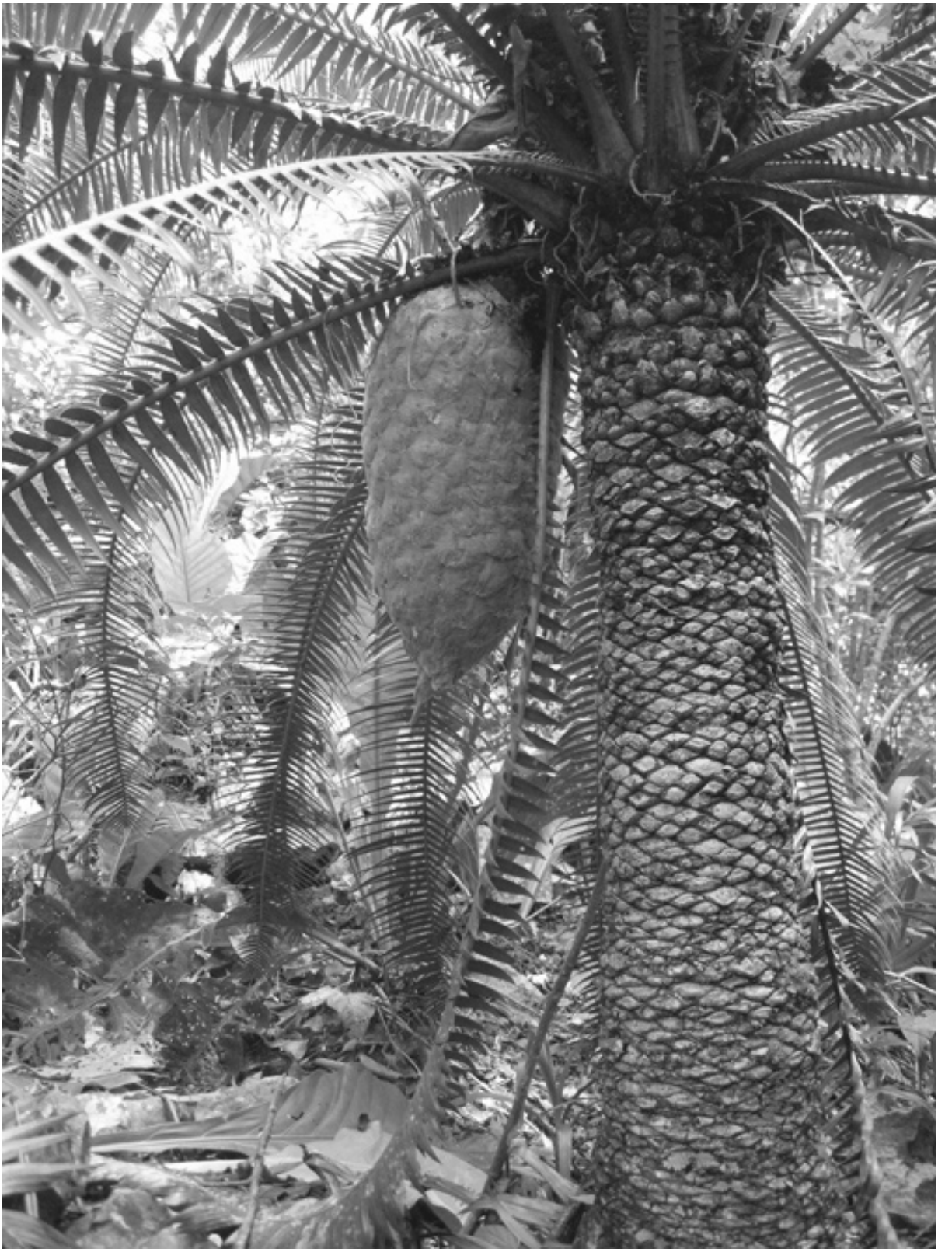


Figura 4. *Dioon spinulosum* Dyer ex Eichler.

un primordio foliar. La coleorriza que cubre al epicótilo asimismo proporciona protección durante la emergencia de la raíz primaria.

Con excepción de *Cycas*, que tiene semillas platispérmicas, la formación de semillas radialmente simétricas en las cícadas da pie a la germinación, durante la cual emerge la radícula del embrión para fijarse en el sustrato. Los cotiledones permanecen dentro de la semilla, y obtienen nutrientes del megagametofito hasta que el sistema radical se ha establecido por completo en el suelo.

La anatomía de los esporofitos queda definida durante el crecimiento de la plántula unifoliar. En los meses y/o años siguientes, aumenta el número de hojas, crece el tronco y finalmente se forman los estróbilos dentro de los cuales tiene lugar el desarrollo de los gametofitos masculinos y femeninos.

Diversidad

Número de especies y distribución. En México se distribuye un total de 54 especies de la familia Zamiaceae. De este total, 25 especies corresponden al género *Ceratozamia*, 13 a *Dioon* y 16 a *Zamia*. La nomenclatura válida de éstas, así como su distribución por estados delimitados políticamente, se presenta en el cuadro 1.

El porcentaje de endemismo en México es de 88.9%; de 54 especies que habitan en el territorio mexicano, 48 son endémicas. Por estados de la república, este patrón se distribuye de la siguiente manera: Oaxaca 9, Chiapas 8, Veracruz 5, y San Luis Potosí, Tabasco, Hidalgo y Tamaulipas 1 especie.

Porcentaje del total mundial del grupo. Actualmente, existen 331 especies de cícadas catalogadas a nivel mundial (Osborne et al., 2012). De este total, en México se distribuyen 54 especies, lo cual representa el 16% de la diversidad del orden Cycadales, colocando a México en el segundo lugar mundial en diversidad de este grupo, solo después de Australia.

Estimación del número de especies por describirse y regiones biogeográficas correspondientes. Si bien durante el siglo XX se registran periodos importantes de estudio de las cícadas en México por parte de investigadores extranjeros —por ejemplo Chamberlain (1911, 1923)— el trabajo intensivo de exploración y descripción para el grupo se concentra en los últimos 30 años (Osborne et al., 2012; Fig. 6). Al considerar la evidencia taxonómica recopilada en el presente trabajo y en publicaciones taxonómicas recientes para el género *Ceratozamia* (Vovides et al., 1983; Stevenson et al., 1986; Vázquez-Torres y Vovides, 1998; Vovides, 1999; Pérez-Farrera et al., 2001; Vovides et al., 2001; Avendaño et al., 2003; Pérez-Farrera et al., 2004; Vovides et al., 2004; Haynes et al., 2008; Vovides et al., 2008a, b; Pérez-Farrera et al., 2009), el género *Dioon* (De Luca y Sabato, 1979; De Luca et al., 1980a, b; 1981a, b, 1984; Chemnick et al., 1997; Gregory et al., 2003, Nicolalde-Morejón et al., 2009a) y *Zamia* (Nicolalde-Morejón, 2009b), así como los datos publicados sobre estudios poblacionales ligados al programa de investigación en genética de poblaciones de las cícadas de México (González-Astorga et al., 2003, 2005, 2006, 2008; Cabrera-Toledo et al., 2008, 2010), consideramos que es poco probable el descubrimiento de especies nuevas, en términos tradicionales (Nicolalde-Morejón et al., 2009a). Por el contrario, consideramos que en la actualidad los 3 géneros mexicanos requieren una revisión taxonómica crítica que permita corroborar y/o refutar, en el contexto del 'círculo taxonómico' (*sensu* DeSalle et al., 2005; Goldstein y DeSalle, 2011) una posible sobre-estimación de la diversidad, en especial para los géneros *Ceratozamia* y *Dioon* (Nicolalde-Morejón et al., 2011).

Por otra parte, las provincias biogeográficas son una categoría que define unidades a una escala regional manejable y que permite describir los principales patrones geográficos con un significado evolutivo dentro de México. En este contexto, a pesar de las múltiples propuestas de regionalización del país en diferentes categorías bajo una jerarquía biogeográfica (Morrone y Gutiérrez, 2005), la propuesta de Arriaga et al. (1997) es la más usada a la fecha. Sin embargo, Morrone (2002) propuso una modificación de la regionalización de Arriaga et al. (1997), la cual consistió en la unificación de las siguientes provincias: Altiplano Norte y Sur, del Cabo con Baja California, Yucatán con El Petén, Oaxaca con Sierra Madre del Sur, y Soconusco Norte con la provincia de la Costa del Pacífico, el resto permaneció igual. Dicho lo anterior, para la descripción de la distribución de las cícadas mexicanas asociadas a las regiones biogeográficas, decidimos seguir la propuesta de Arriaga et al. (1997), con base en la particularidad de algunas de las provincias desde una perspectiva botánica, particularmente la de Oaxaca.

En este contexto, los 3 géneros se distribuyen en 15 de las 19 regiones biogeográficas, excepto en el Altiplano Norte (Chihuahuense), Baja California, California y el Cabo. Dieciocho de las 25 especies de *Ceratozamia* habitan en 2 regiones biogeográficas, el Golfo de México y Sierra Madre Oriental; a nivel de especies, únicamente *C. mexicana* y *C. latifolia* incluyen en su distribución 3 regiones, por lo que, en su gran mayoría las especies de este género habitan en 1 o 2 regiones biogeográficas (Cuadro 1, Fig. 5A). En *Dioon*, 8 de 13 especies habitan en 2 regiones biogeográficas, la Costa del Pacifico y Sierra Madre del Sur; en tanto, *D. angustifolium* y *D. tomasellii*,

Cuadro 1. Lista de especies de la familia Zamiaceae en México, distribución y regiones biogeográficas

Núm	*Especie*	*País*	*Estado*	*Altitud (m)*	*Nom-059-Semarnat-2010*	*Región biogeográfica*
1	*Ceratozamia alvarezii* Pérez-Farr. Vovides et Iglesias	México	Chiapas	600-1 200	P	PAC
2	*C. becerrae* Pérez-Farr., Vovides et Schutzman	México	Chiapas, Tabasco	350-600	A	GM
3	*C. brevifrons* Miq.	México	Veracruz	600-1 500	No evaluada	GM, SME
4	*C. chimalapensis* Pérez-Farr. et Vovides	México	Oaxaca	200-1 000	P	
5	*C. decumbens* Vovides, Avendaño, Pérez-Farr. et Gonz.-Astorga	México	Veracruz	600-800	P	OAX
6	*C. euryphyllidia* Vázq.Torres, Sabato et D.W.Stev.	México	Oaxaca, Veracruz	100-300	P	GM
7	*C. fuscoviridis* Moore	México	Hidalgo	900-1 400	No evaluada	SME
8	*C. hildae* G.P.Landry et M.C.Wilson	México	Querétaro, San Luis Potosí	700-900	A	APS, SME
9	*C. huastecorum* Avendaño, Vovides et Cast.-Campos	México	San Luis Potosí, Veracruz	650-1 300	A	GM
10	*C. kuesteriana* Regel	México	Tamaulipas	1 000-1 350	P	APS, SME
11	*C. latifolia* Miq.	México	Hidalgo, Querétaro San Luis Potosí	500-900	P	APS, GM, SME
12	*C. matudae* Lundell	México, Guatemala	México: Chiapas	800-1 100	P	PAC
13	*C. mexicana* Brongn.	México	Puebla, Veracruz	350-1 400	A	GM, SME, VOL
14	*C. miqueliana* H.Wendl.	México	Chiapas, Tabasco, Veracruz	100-400	P	GM, SMS
15	*C. mirandae* Vovides, Pérez-Farr. et Iglesias	México	Chiapas	800-1 350	P	PAC, SNC
16	*C. mixeorum* Chemnick, T.J.Greg. et Salas-Mor.	México	Oaxaca	1 300-1 900	P	SMS
17	*C. morettii* Vázq.Torres et Vovides	México	Veracruz	1 000-1 500	P	GM, SME
18	*C. norstogii* D.W.Stev.	México	Chiapas, Oaxaca	700-1 600	P	PAC
19	*C. robusta* Miq.	México, Guatemala, Belice	México: Chiapas	100-1 200	A	CHI, GM
20	*C. sabatoi* Vovides, Vázq.Torres, Schutzman et Iglesias	México	Hidalgo, Querétaro	800-1 500	A	APS, SME
21	*C. santillanii* Pérez-Farr. et Vovides	México	Chiapas	700-950	No evaluada	GM
22	*C. vovidesii* Pérez-Farr. et Iglesias	México	Chiapas	900-1 700	P	SNC
23	*C. whitelockiana* Chemnick et T.J.Greg.	México	Oaxaca	600-800	P	GM, OAX
24	*C. zaragozae* Medellín-Leal	México	San Luis Potosí	1 300-1 800	P	APS
25	*C. zoquorum* Pérez-Farr., Vovides et Iglesias	México	Chiapas	400-900	P	GM

Cuadro 1. Continúa

26	*Dioon angustifolium* Miq.	México	Nuevo León, Tamaulipas	400-900	P	APS, GM, SME, TAM
27	*D. argenteum* T.J.Greg., Chemnick, Salas-Mor. et Vovides	México	Oaxaca	1 050-1 600	P	OAX, SMS
28	*D. califanoi* De Luca et Sabato	México	Oaxaca, Puebla	1 000-2 000	P	OAX, VOL
29	*D. caputoi* De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Puebla, Puebla	1 200-2 000	P	BAL, VOL
30	*D. edule* Lindl.	México	Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz	0-1 200	P	GM, SME, VOL
31	*D. holmgrenii* De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Oaxaca	700-900	P	PAC, SMS
32	*D. merolae* De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Chiapas, Oaxaca	800-1 700	P	PAC, SMS, SNC
33	*D. purpusii* Rose	México	Oaxaca	1 000-1 350	P	OAX, SMS
34	*D. rzedowskii* De Luca, A. Moretti, Sabato et Vázq.Torres	México	Oaxaca	350-600	P	GM, OAX
35	*D. sonorense* (De Luca, Sabato et Vázq.Torres) Chemnick, T.J.Greg. et Salas-Mor.	México	Sinaloa, Sonora	360-1 200	P	PAC, SMO, SON
36	*D. spinulosum* Dyer ex Eichler	México	Oaxaca	150-350	P	GM
37	*D. stevensonii* Nic.-Mor. et Vovides	México	Guerrero, Michoacán	350-1 600	No evaluada	BAL, PAC, VOL
38	*D. tomasellii* De Luca, Sabato et Vázq.Torres	México	Durango, Jalisco, Nayarit	150-750	P	BAL, PAC, SMO, VOL
39	*Zamia cremnophila* Vovides, Schutzman et Dehgan	México	Tabasco	50-150	P	GM
40	*Z. fischeri* Miq.	México	Hidalgo, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas	140-900	P	GM, SME
41	*Z. furfuracea* L.*f.*	México	Veracruz	0-50	Pr	GM
42	*Z. grijalvensis* Pérez-Farr. Vovides et Martínez-Camilo	México	Chiapas	650-700	No evaluada	SMS
43	*Z. herrerae* S.Calderón et Standl.	México, Guatemala, El Salvador	México: Chiapas	100-600	P	GM, PAC
44	*Z. inermis* Vovides, J.D.Rees et Vázq.Torres	México	Veracruz	150-300	P	GM
45	*Z. katzeriana* (Regel) E. Rettig	México	Chiapas, Tabasco, Veracruz	200-700	P	GM
46	*Z. lacandona* Schutzman et Vovides	México	Chiapas	80-200	P	GM
47	*Z. loddigesii* Miq.	México	Chiapas, Hidalgo, Oaxaca, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz	20-1 200	A	GM, SME

Cuadro 1. Continúa

48	*Z. paucijuga* Wieland	México	Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca	20-1 200	Pr	PAC, SMS, VOL
49	*Z. prasina* W.Bull	México, Guatemala	M: Campeche, Chiapas, Quintana Roo, Tabasco, Yucatán	0-200	Pr	GM, PTN, YUC
50	*Z. purpurea* Vovides, J.D.Rees et Vázq.Torres	México	Oaxaca, Veracruz	50-200	P	GM
51	*Z. soconuscensis* Schutzman, Vovides et Dehgan	México	Chiapas	900-1 400	P	PAC, SNS
52	*Z. spartea* A.DC.	México	Oaxaca	200-400	P	PAC
53	*Z. variegata* Warsz.	México, Guatemala	M: Chiapas	80-150	Pr	GM
54	*Z. vazquezii* D.W.Stev., Sabato et De Luca	México	Veracruz	40-350	P	GM

Nota: Esta tabla fue elaborada con base en los registros de colecciones botánicas depositadas en diferentes herbarios nacionales e internacionales.

se distribuyen en 4 y 5 regiones, respectivamente (Cuadro 1, Fig. 5B). Finalmente, en *Zamia*, 12 de las 16 especies habitan en la región biogeográfica del Golfo de México y para 2 especies de amplia distribución, *Z. paucijuga* y *Z. prasina*, su intervalo incluye 4 regiones biogeográficas (Cuadro 1, Fig. 5C).

Patrones poblacionales y presencia en la Nom-059. Debido a que la categoría de conservación asignada a las especies se ha establecido conforme a la Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010 e incluye en su análisis los parámetros de distribución, abundancia, rareza y régimen de explotación (entre otros), consideramos que la inclusión de la categoría de riesgo, de acuerdo con la norma vigente (P: en peligro de extinción; A: amenazadas, Pr: sujeta a protección especial), engloba la información de los patrones poblacionales y parámetros asociados (Cuadro 1).

Curva acumulativa de especies. En 1789, desde el estado de Veracruz (México), se describe *Zamia furfuracea* L.f., especie que a la postre se convertiría en la primera cícada publicada desde el continente americano. Aproximadamente 50 años después de esta publicación, se describe *Dioon edule* Lindl. (1843) y 3 años después *Ceratozamia mexicana* Brongn. (1846). Hasta mediados del siglo XIX se habían descrito un total de 10 especies, representadas en los 3 géneros de la familia Zamiaceae actualmente conocidos para México; para finales del siglo XIX se habían descrito ya un total de 16 especies. Este ritmo de publicación de nuevas especies no fue diferente durante la primera mitad del siglo XX, periodo en el cual se describieron únicamente 4 especies. Para 1970, se conocía un 40% (22 spp.) del total de especies actualmente descritas; sin embargo, exploraciones botánicas realizadas en las décadas de 1980 y 1990, particularmente al sureste mexicano, resultaron en un mayor conocimiento sobre la taxonomía de este grupo, lo cual contribuiría en la publicación de 32 especies nuevas más de cícadas mexicanas. De éstas, 16 (de 25 totales) corresponden a *Ceratozamia*, 9 (de 13) a *Dioon* y 8 (de 16) a *Zamia* (Osborne et al., 2012) (Fig. 2).

Agradecimientos

Parte de este trabajo fue financiado a través del Proyecto No. 134960 Sep-Conacyt, otorgado a FNM; del proyecto Fiscal INECOL A.C. 20030/10776, otorgado a JGA, y del proyecto No. JM057 de la Conabio, otorgado a ORS. También, agradecemos a los curadores de los herbarios nacionales CIB, CHIP, CICY, ECOSUR, ENCB, FCME, HEM, IBUG, IEB, MEXU, SERO, UADY, UAMIZ, UJAT, XAL, XALU y ZEA, y del extranjero B, BM, F, FLAS, FTG, K, LE, MO, NY, U, US, W, WIS, que a lo largo de los últimos 10 años nos proporcionaron acceso a

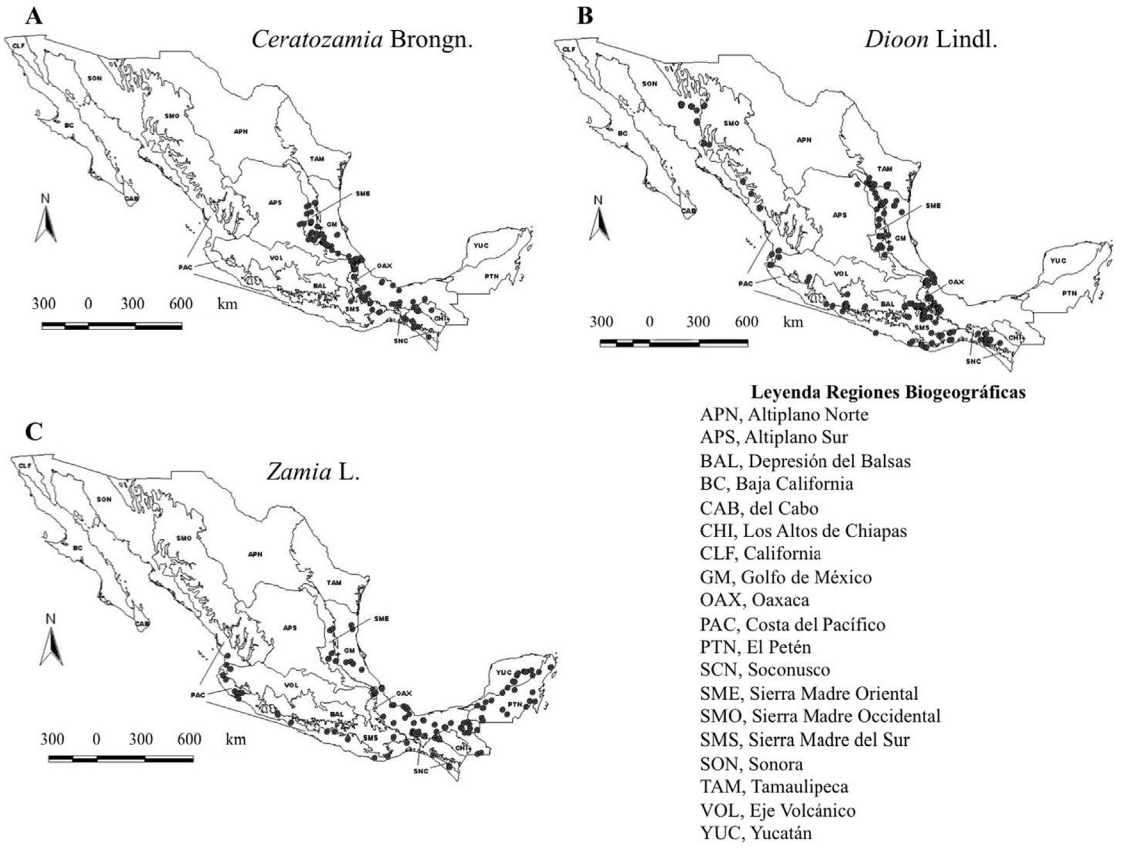


Figura 5. Los 3 géneros mexicanos de las cícadas de la familia Zamiaceae ubicadas en sus regiones biogeográficas.

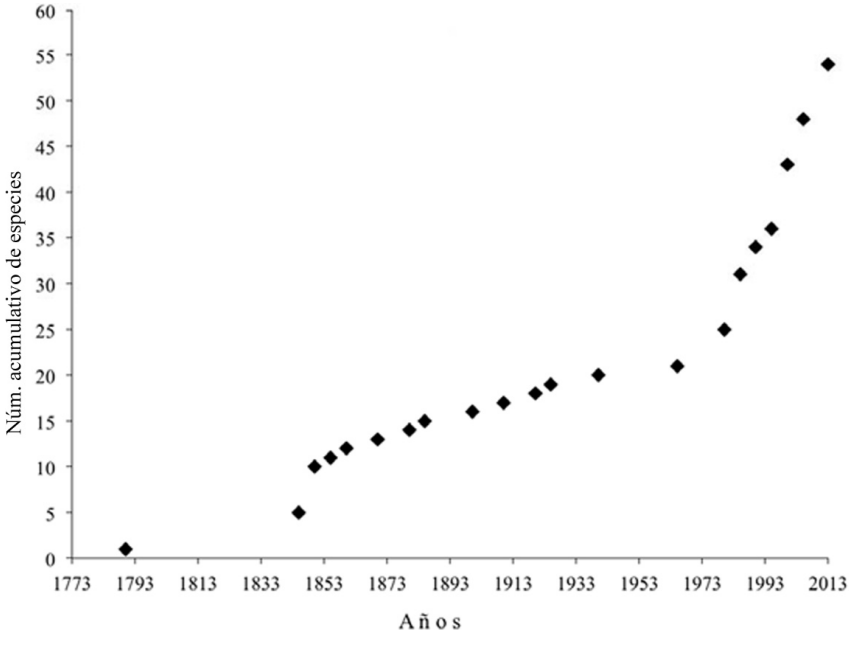


Figura 6. Curva acumulativa de especies por año de descripción.

las colecciones botánicas para el desarrollo de este estudio. Agradecemos especialmente al personal técnico y a los jardineros del Jardín Botánico Francisco Javier Clavijero, del Instituto de Ecología, A. C., Xalapa, Veracruz.

Literatura citada

Arriaga, L., C. Aguilar, D. Espinosa-Organista y R. Jiménez. 1997. Regionalización ecológica y biogeográfica de México. Taller de la Conabio, México, D. F.

Avendaño, S., A. P. Vovides y G. Castillo-Campos. 2003. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 141:395-398.

Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga y A. P. Vovides. 2008. Heterozygote excess in ancient populations of the critically endangered *Dioon caputoi* (Zamiaceae, Cycadales) from central Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 158:436-447.

Cabrera-Toledo, D., J. González-Astorga, F. Nicolalde-Morejón, F. Vergara-Silva y A. P. Vovides. 2010. Allozyme diversity levels on two congeneric *Dioon* spp. (Zamiaceae, Cycadales) with contrasting rarities. Plant Systematics and Evolution 290:115-125.

Chamberlain, C. J. 1911. The adult cycad trunk. Botanical Gazette 52:81-104.

Chamberlain, C. J. 1923. Two new species of *Zamia*. Botanical Gazette 81:218-237.

Chemnick, J., T. J. Gregory y S. Salas Morales. 1997. A revision of *Dioon tomasellii* (Zamiaceae) from western Mexico, a range extension of *D. merolae* and clarification of *D. purpusii*. Phytologia 83:1-6.

De Luca, P. y S. Sabato. 1979. *Dioon califanoi* (Zamiaceae), a new species from Mexico. Brittonia 31:170-173.

De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1980a. *Dioon caputoi* (Zamiaceae), a new species from Mexico. Brittonia 32:43-46.

De Luca, P., A. Moretti, S. Sabato y Vázquez-Torres. 1980b. *Dioon rzedowskii* (Zamiaceae), a new species from Mexico. Brittonia 32:225-229.

De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1981a. *Dioon merolae* (Zamiaceae), a new species from Mexico. Brittonia 33:179-185.

De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1981b. *Dioon holmgrenii* (Zamiaceae), a new species with two varieties from western Mexico. Brittonia 36:223-227.

De Luca, P., S. Sabato y M. Vázquez-Torres. 1984. *Dioon tomasellii* (Zamiaceae), a new species from Mexico. Brittonia 33:552-555.

DeSalle, R., M. G. Egan y M. Siddall. 2005. The unholy trinity: taxonomy, species delimitation and DNA barcoding. Philosophical Transactions of the Royal Society B 360:1905-1916.

Gregory, T. J., J. Chemnick, S. Salas-Morales y A. P. Vovides. 2003. A new species in the genus *Dioon* (Zamiaceae) from north-central Oaxaca, Mexico. Biological Journal of the Linnean Society 141:471-476.

Goldstein, P. Z. y R. DeSalle. 2011. Integrating DNA barcode data and taxonomic practice: determination, discovery and description. BioEssays 33:135-147.

González-Astorga, J., A. P. Vovides, M. Ferrera y C. Iglesias. 2003. Population genetics of *Dioon edule* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales): biogeographical and evolutionary implications. Biological Journal of the Linnean Society 80:457-467.

González-Astorga, J., A. P. Vovides, A. Cruz-Angón, P. Octavio-Aguilar y C. Iglesias. 2005. Allozyme variation in the three extant populations of the narrowly endemic cycad *Dioon angustifolium* Miq. (Zamiaceae) from North-eastern Mexico. Annals of Botany 95:999-1007.

González-Astorga, J., A. P. Vovides, P. Octavio-Aguilar, L. Aguirre-Fey, F. Nicolalde-Morejón y C. Iglesias. 2006. Genetic diversity and structure of the Cycad *Zamia loddigesii* Miq. (Zamiaceae): implications for evolution and conservation. Botanical Journal of the Linnean Society 152:533-544.

González-Astorga, J., F. Vergara-Silva, A. P. Vovides, F. Nicolalde-Morejón, D. Cabrera-Toledo y M. A. Pérez-Farrera. 2008. Diversity and genetic structure of three species of *Dioon* Lindl. (Zamiaceae, Cycadales) from the Pacific seaboard of Mexico. Biological Journal of the Linnean Society 94:765-776.

Haynes, J. L., L. Whitelock, B. Schutzman y R. Adams. 2008. A new Endemic *Ceratozamia* from Honduras (Cycadales: Zamiaceae). The Cycads Newsletter 31: 16-21.

Jones, D. L. 2002. Cycads of the World. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 312 p.

Lindstrom, A. J. 2009. Typification of some species names in *Zamia* L. (Zamiaceae), with an assessment of the status of *Chigua* D. Stev. Taxon 58:265-270.

Morrone, J. J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema biogeográfico de América Latina y el Caribe. *In* Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES, volumen 2, C. Costa, S. A. Vanin, J. M. Lobo y A. Melic (eds.). Zaragoza. p. 267-275.

Morrone, J. J. y A. Gutiérrez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? Journal of Biogeography 32:1315-1325.

Nagalingum, N. S., C. R. Marshall, T. B. Quental, H. S. Rai, D. P. Little y S. Mathews. 2011. Recent synchronous radiation of the living fossil. Science 334:796-799.

Nicolalde-Morejón, F., A. P. Vovides y D. W. Stevenson. 2009a. Taxonomic revision of *Zamia* in Mega-Mexico. Brittonia 61:301-335.

Nicolalde-Morejón, F., F. Vergara-Silva, J. González-Astorga, A. P. Vovides y A. Espinosa de los Monteros. 2009b. Reciprocal illumination of morphological characters upon a molecular hypothesis supports the proposal of a new species of cycad from Mexico. Systematics and Biodiversity 7:73-79.

Nicolalde-Morejón, F., F. Vergara-Silva, J. González-Astorga, D.

W. Stevenson, A. P. Vovides y V. Sosa. 2011. A character-based approach in the Mexican cycads supports diverse multigene combination for DNA barcoding. Cladistics 27:150-164.

Norstog, K. J. y T. J. Nicholls. 1997. The biology of the cycads. Cornell University Press. Ithaca, New York. 363 p.

Osborne, R, M. A. Calonje, K. D. Hill, L. Stanberg y D. W. Stevenson. 2012. The world list of cycads. Memoirs of the New York Botanical Gardens 106:480-510.

Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides y C. Iglesias. 2001. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 137:77-80.

Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides, L. Hernández-Sandoval, D. González y M. Martínez. 2004. A morphometric analysis of the *Ceratozamia norstogii* complex (Zamiaceae). *In* Cycad Classification: Concepts and Recommendations, T. Walters y R. Osborne (eds.). CABI Publishing, Wallingford. p. 127-136.

Pérez-Farrera, M. A., A. P. Vovides, R. Martínez-Camilo, N. Martínez-Melendez y C. Iglesias. 2009. A reassessment of the *Ceratozamia miqueliana* species complex (Zamiaceae) of southeastern Mexico, with comments on species relationships. Systematics and Biodiversity **7**:433-443.

Stevenson, D. W., S. Sabato y M. Vazquez-Torres. 1986. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico with comments on species relationships, habitats, and vegetative morphology in *Ceratozamia*. Brittonia 38:17-26.

Stevenson, D. W. 1990a. Morphology and systematics of the Cycadales. Memoirs of the New York Botanical Gardens 57:8-55.

Stevenson, D. W. 1990b. *Chigua*, a new genus in the Zamiaceae with comments on its biogeography significance. Memoirs of the New York Botanical Gardens 57:169-172.

Stevenson, D. W., K. J. Norstog y D. V. Molsen. 1996. Midribs of Cycad Pinnae. Brittonia 48:67-74.

Stevenson, D. W. 2001. Cycadales. Flora de Colombia 21:1-92.

Vázquez-Torres, M. y A. P. Vovides. 1998. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Veracruz, Mexico. Brittonia 8:87-90.

Vovides, A. P., J. D. Rees y M. Vázquez-Torres. 1983. Zamiaceae. *In* Flora de Veracruz. Fascículo 26, A. Gómez-Pompa (ed.). Inireb, Xalapa. p. 1-31.

Vovides, A. P. 1999. Familia Zamiaceae. *In* Flora del bajío y de regiones adyacentes. Fascículo 7, J. Rzedowski y G. Calderón (eds.). Instituto de Ecología, A. C., Pátzcuaro. p. 1-17

Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera y C. Iglesias. 2001. Another new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Chiapas, Mexico. Botanical Journal of the Linnean Society 137:81-85.

Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González y S. Avendaño. 2004. Relationships and phytogeography in *Ceratozamia* (Zamiaceae). *In* Cycad classification: concepts and recommendations, T. Walters y R. Osborne (eds.). CABI Publishing, Wallingford. p. 109-125.

Vovides, A. P., S. Avendaño, M. A. Pérez-Farrera y J. González-Astorga. 2008a. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae, Cycadales) from Veracruz, Mexico. Novon 18: 109-114.

Vovides, A. P., M. A. Pérez-Farrera, D. González y C. Iglesias. 2008b. A new species of *Ceratozamia* (Zamiaceae) from Oaxaca, Mexico with comments on habitat and relationships. Botanical Journal of the Linnean Society 157:169-175.

Whitelock, L. M. 2002. The cycads. Timber Press. Portland. 374 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S126-S133, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32195

Biodiversidad de Pinophyta (coníferas) en México

Biodiversity of Pinophyta (conifers) in Mexico

David S. Gernandt[1]✉ y Jorge A. Pérez-de la Rosa[2]

[1]*Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-367, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Departamento de Botánica y Zoología, Instituto de Botánica, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 139, 45110 Zapopan, Jalisco, México.*
✉ *dgernandt@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Las coníferas (Pinophyta) son árboles o arbustos con hojas simples y estructuras fértiles arregladas en conos polínicos simples y conos ovulados compuestos, excepto en Taxaceae. Las coníferas son los componentes dominantes de diversos tipos de vegetación. En México crecen desde el nivel del mar hasta por encima de los 4 000 m; la mayor diversidad se encuentra en los bosques montañosos de la Sierra Madre Occidental y Sierra Madre Oriental. Están representadas por 4 familias: Pinaceae (4 géneros y 61 especies), Cupressaceae (4 géneros y 29 especies), Podocarpaceae (1 género y 3 especies) y Taxaceae (1 especie). De las 94 especies de coníferas mexicanas, 43 son endémicas del país, de éstas 18 tienen un rango de distribución limitado a 3 o menos estados.

Palabras clave: coníferas, conos, especies, distribución.

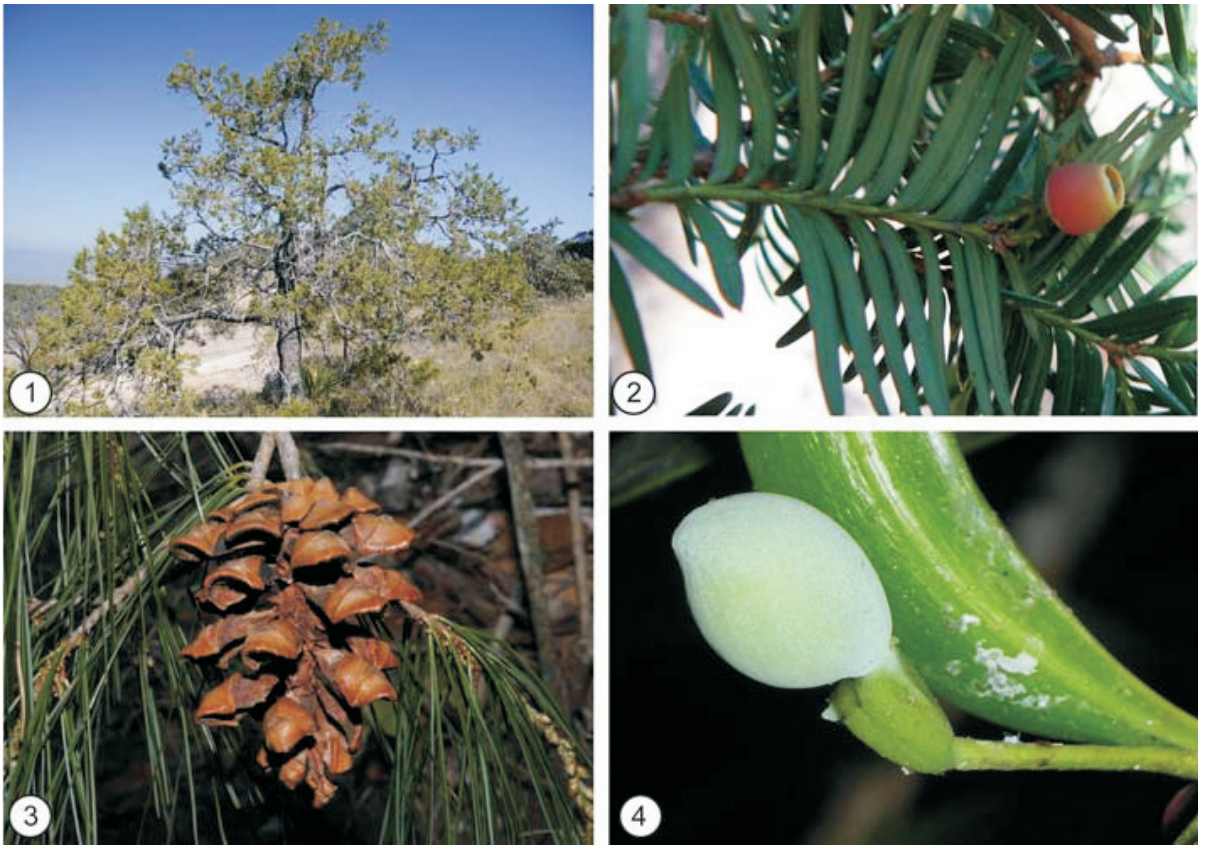
Abstract. Conifers (Pinophyta) are woody trees or shrubs with simple leaves and reproductive structures arranged in simple pollen cones and (except in Taxaceae) compound seed cones. They are dominant components of several vegetation types. In Mexico conifers grow from sea level to above 4 000 m, with the greatest diversity concentrated in montane forests of the Sierra Madre Occidental and Sierra Madre Oriental. Four families have natural distributions in the country: Pinaceae (4 genera and 61 species), Cupressaceae (4 genera and 29 species), Podocarpaceae (1 genus and 3 species), and Taxaceae (1 species). Of the 94 Mexican conifer species, 43 are endemic to the country, 18 with ranges restricted to 3 or fewer states.

Key words: conifers, cones, species, distribution.

Introducción

Las coníferas (Pinophyta o Coniferophyta) son árboles o arbustos dioicos o monoicos con la corteza rugosa o lisa, en placas grandes y gruesas con fisuras o en tiras largas y delgadas (Figs. 1-4). Las ramas laterales están bien desarrolladas. Las hojas son simples y pueden ser en forma de aguja, escama, lineares, lanceoladas, a veces oblongas o falcadas. Por lo general las hojas son persistentes por más de un año, pero a veces son deciduas. Su madera posee un xilema compacto compuesto principalmente de traqueidas con paredes gruesas y poros uniseriados o multiseriados. En contraste con angiospermas, el xilema carece de vasos. Frecuentemente presentan canales resiníferos en su madera, la corteza, las hojas o los conos. Los estróbilos o conos, son monoesporangiados. Los conos microesporangiados o polínicos son simples, formados de microesporófilas arregladas en forma de hélice alrededor de un eje central y de 2 a muchos microesporangios ubicados distalmente en la cara abaxial. Los granos de polen en algunas especies presentan sacos aeríferos. Los conos ovulados están formados por un complejo bráctea-escama que se arregla helicoidalmente alrededor de un eje central; sin embargo, en Podocarpaceae y Taxaceae están típicamente reducidos a 1 o 2 escamas con un solo óvulo. Estos conos son típicamente leñosos, pero en *Juniperus* son fibrosos o carnosos, y en Podocarpaceae y en Taxaceae, los óvulos por lo general están cubiertos por estructuras estériles, carnosas y de colores comúnmente llamativos (presuntamente una adaptación para la zoocoria) denominadas epimacios y arilos, respectivamente; los conos se desarrollan durante un año en la mayoría de especies, aunque en *Pinus* y en algunas especies de *Juniperus* tardan 2 o hasta 3 años. El complejo de bráctea-escama puede ser libre o fusionado y presentar 1 o muchos óvulos en su cara adaxial, que estarán expuestos al momento de la polinización; este es un carácter propio de todas las gimnospermas (las coníferas, las cícadas, *Ginkgo* y las gnetofitas). El micrópilo en algunos grupos está orientado hacia la parte distal y en

Recibido: 08 abril 2011; aceptado: 25 marzo 2013



Figuras 1-4. Ejemplos de coníferas mexicanas. 1, *Juniperus deppeana*. 2, *Taxus globosa*. 3, *Pinus pinceana*. 4, *Podocarpus matudae*.

otros está dirigido hacia el eje (los óvulos están invertidos). Las semillas de la mayoría de las especies en Cupressaceae y Pinaceae presentan un ala que les facilita la dispersión por el viento, o por el agua en *Taxodium*; la semilla carece de un ala en *Juniperus*, Podocarpaceae y Taxaceae, y el ala es vestigial en los pinos piñoneros, en donde aves u otros animales llevan a cabo la dispersión. El número de cotiledones es de 2 a 15, excepcionalmente 25 en *Pinus maximartinezii*.

Las coníferas vivientes han sido consideradas como un grupo natural por mucho tiempo, aunque Taxaceae fue clasificado por algunos autores en un orden separado (Taxales), sobre todo porque carecen de conos ovulados reconocibles (Florin, 1954). Los análisis filogenéticos ubican a Taxaceae con las demás coníferas. Adicionalmente, los análisis filogenéticos de secuencias de DNA han establecido una relación estrecha entre las coníferas y las gnetofitas, incluso se han encontrado filogenias en las cuales las gnetofitas se derivan de las coníferas, por ejemplo, como un grupo hermano a Pinaceae (la hipótesis gnepine; revisada por Mathews, 2009). Las coníferas y las gnetofitas comparten varios caracteres de su madera y los 2 grupos tienen hojas y conos polínicos simples; sin embargo, esta relación estrecha entre los 2 grupos de gimnospermas está en conflicto con los resultados filogenéticos basados en caracteres morfológicos, los cuales encuentran a las gnetofitas como el grupo hermano a las angiospermas (la hipótesis antofita); estos 2 grupos comparten los vasos vasculares en la madera y la doble fertilización. Filogenias moleculares con más caracteres han ubicado a las coníferas como un grupo monofilético y a las gnetofitas cómo un clado independiente (Rai et al., 2008; Lee et al., 2011).

Entre las coníferas se incluyen algunas de las plantas más grandes y longevas; el árbol más alto es *Sequoia sempervirens* Endl. (hasta 115 m), el más masivo es *Sequoiadendron giganteum* (Lindl.) J. Buchholz (>1 400 m^3) y el de mayor edad es *Pinus longaeva* D. K. Bailey (de c. 4 700 años). En México, el árbol nacional, el "ahuehuete" (*Taxodium mucronatum*), llega a tener un tronco de más de 12 m de diámetro (el árbol de Tule en Oaxaca). Existen además, especies de crecimiento

arbustivo como por ejemplo *Juniperus monticola* o *Pinus culminicola*, que a veces miden menos de 1 m de altura y árboles que alcanzan hasta 70 m, como *Abies religiosa* y *Pinus ayacahuite* (Farjon y Styles, 1997; Farjon, 2010; Ricker y Hernández, 2010).

En México las coníferas están presentes en diversos tipos de vegetación. De acuerdo con Rzedowski (1978) se encuentran en el bosque de pino, matorral de pino, bosque de *Abies*, bosque de *Pseudotsuga* y *Picea*, bosque o matorral de *Juniperus* y bosque de *Cupressus* (= *Callitropsis*). Además, habitan en otros tipos de vegetación como el bosque mesófilo de montaña, bosque mixto (por ejemplo, bosque de pino-encino), matorral xerófilo y bosque de galería (el hábitat de *Taxodium mucronatum*).

La fase del esporofito domina en las coníferas y esta etapa alcanza a durar hasta cientos o miles de años. El ciclo reproductivo, el cual comprende desde la iniciación de las yemas hasta la liberación de semillas, dura alrededor de 17 meses en *Pseudotsuga menziesii* (Allen y Owens, 1972) y de 2 a 3 años en otras especies (Tomlinson y Takaso, 2002). Los primordios de las yemas vegetativas inician un aumento en su actividad, comúnmente a inicios de la primavera, con una diferenciación en los conos polínicos y ovulados evidente a finales de la primavera o a inicios del verano. La esporogénesis mediante meiosis dura de pocos meses a un año, según la especie, con una etapa de latencia en el invierno. En la siguiente primavera los conos polínicos liberan grandes cantidades de polen, el cual es dispersado por el viento y algunos granos aterrizan en los conos ovulados. Los conos por lo general están erectos y los granos de polen pasan entre las escamas para entrar al canal del micrópilo. En las especies de coníferas que presentan polen con sacos aeríferos, éste último es atraído dentro del micrópilo mediante una "gota polinizadora", aunque en Cupressaceae, Taxaceae y en algunos géneros como *Pseudotsuga* el polen carece de sacos aeríferos y los óvulos no producen la gota polinizadora. El polen germina para formar un tubo polínico, el cual crece entre la nucela y hacia la célula huevo; eventualmente penetra el arquegonio y libera sus contenidos, que incluyen 2 gametos de tamaños desiguales y que carecen de flagelo. El gameto de mayor tamaño entra en la célula huevo y el de menor tamaño eventualmente se degenera. La embriogénesis se inicia al momento de la fertilización, resultando en un embrión diploide compuesto de radícula, hipocótilo y 2 o más cotiledones. Las semillas maduran y posteriormente son liberadas de los conos.

Diversidad

De las 6 familias de coníferas reconocidas a nivel mundial, 4 están presentes en México: Cupressaceae, Pinaceae, Podocarpaceae y Taxaceae (Figs. 1-4; Cuadro 1). Las 2 familias restantes son la monotípica Sciadopityaceae (*Sciadopitys verticillata* (Thunb.) Siebold et Zucc.) de Japón y la familia Araucariaceae representada por 3 géneros distribuidos en el hemisferio sur. Sólo 10 de los 71 géneros de coníferas están presentes en el país. Hay poco acuerdo en el número de especies de coníferas, por ejemplo Eckenwalder (2009) reconoce 546 especies en el mundo, mientras que Farjon (2010) reconoce 615. Estas aportaciones se basan en un concepto amplio de especie; sin embargo, otras obras al nivel de género adoptaron conceptos más estrechos, citando un mayor número de especies, en particular para los géneros más diversos como *Abies* (Liu, 1971), *Pinus* (Martínez, 1948; Perry, 1991; Styles, 1993), *Callitropsis* (Little, 2006) y *Juniperus* (Adams, 2011). Estimamos que hay 670 especies de coníferas a nivel mundial, de las cuales 94 (14%) tienen una distribución natural en el país (Cuadro 2). Estas cifras son mayores que las 77 especies mexicanas reconocidas por Eckenwalder (2009) o las 74 especies reconocidas por Farjon (2010), pero son menores que las 104 especies reconocidas por Debreczy y Rácz (2011). Algunos clados de coníferas probablemente sufrieron diversificación reciente, seguidos por migración, contacto secundario e hibridación. Entre las coníferas mexicanas, se han observado altos niveles de variabilidad en su morfología y bajos niveles de diferenciación interespecífica para *Pinus* (Mirov, 1967; Perry, 1991; Delgado et al., 2007; Gernandt et al., 2009; Moreno y Piñero, 2009), *Abies* (Jaramillo-Correa et al., 2008; Strandby et al., 2009; Aguirre-Planter et al., 2012) y *Callitropsis* (Rosas-Escobar et al., 2009). La diversificación reciente seguida por flujo génico y bajas tasas de evolución pueden haber resultado en límites poco definidos entre las especies en estos géneros.

México es un centro secundario de diversificación del género *Pinus*, con 49 (40%) de las aproximadamente 120 especies en el mundo. Otros géneros que tienen porcentajes altos de especies en el país son *Callitropsis*, con 7 de las 18 especies (39%; aquí aceptamos la transferencia de los

Cuadro 1. Diversidad florística de las familias de coníferas mexicanas

Familia	*Géneros*	*Especies*	*Taxa*	*Especies endémicas*
Cupressaceae	4	29	35	13
Pinaceae	4	61	74	30
Podocarpaceae	1	3	3	0
Taxaceae	1	1	1	0
Total	10	94	113	43

Cuadro 2. Coníferas distribuidas de manera natural en México

Familia y género	*Especie*
Cupressaceae	
Calocedrus	*C. decurrens* (Torr.) Florin
Callitropsis	*C. arizonica* (Greene) D. P. Little, *C. benthamii* (Endl.) D. P. Little, *C. forbesii* (Jeps.) D. P. Little, *C. guadalupensis* (S. Watson) D. P. Little, *C. lusitanica* (Mill.) D. P. Little, *C. montana* (Wiggins) D. P. Little, *C. stephensonii* (C. B. Wolf) D. P. Little
Juniperus	*J. angosturana* R. P. Adams, *J. arizonica* (R. P. Adams) R. P. Adams, *J. ashei* J. T. Buchholz var. *ovata* R. P. Adams , *J. blancoi* Martínez var. *blancoi*, *J. blancoi* var. *huehuentensis* R. P. Adams, S. González et M. González Elizondo, *J. blancoi* Martínez var. *mucronatum* R. P. Adams, *J. californica* Carrière, *J. coahuilensis* (Martínez) Gaussen ex R. P. Adams, *J. comitana* Martínez, *J. deppeana* Steud. var. *deppeana*, *J. deppeana* Steud. var. *pachyphlaea* (Torr.) Martínez, *J. deppeana* Steud. var. *sperryi* Correll, *J. deppeana* Steud. var. *zacatecensis* Martínez, *J. durangensis* Martínez var. *durangensis*, *J. durangensis* Martínez var. *topiensis* R. P. Adams et S. González, *J. flaccida* Schltdl. var. *flaccida*, *J. flaccida* Schltdl. var. *poblana* Martínez, *J. gamboana* Martínez, *J. jaliscana* Martínez, *J. martinezii* Pérez de la Rosa, *J. monosperma* (Engelm.) Sarg., *J. monticola* Martínez, *J. pinchotii* Sudw., *J. saltillensis* M. T. Hall, *J. scopulorum* Sarg., *J. standleyi* Steyerm., *J. zanoni* R. P. Adams.
Taxodium	*T. mucronatum* Ten.
Pinaceae	
Abies	*A. concolor* (Gordon) Lindl. ex Hildebr., *A. durangensis* Martínez var. *durangensis*, *A. durangensis* Martínez var. *coahuilensis* (I. M. Johnst.) Martínez, *A. flinckii* Rushforth, *A. guatemalensis* Rehd. var. *guatemalensis*, *A. guatemalensis* Rehd. var. *jaliscana* Martínez, *A. hickelii* Flous et Gaussen var. *hickelii*, *A. hickelii* Flous et Gaussen var. *oaxacana* (Martínez) Farjon et Silba, *A. hidalgensis* Debreczy, Rácz et Guizar, *A. religiosa* (Kunth) Schltdl. et Cham., *A. vejarii* Martínez var. *vejarii*, *A. vejarii* Martínez var. *macrocarpa* Martínez, *A. vejarii* Martínez var. *mexicana* (Martínez) T. S. Liu.
Picea	*P. chihuahuana* Martínez, *P. martinezii* T.F. Patt., *P. mexicana* Martínez.
Pinus	*P. arizonica* Engelm. var. *arizonica*, *P. arizonica* Engelm. var. *cooperi* (C.E. Blanco) Farjon, *P. arizonica* Engelm. var. *stormiae* Martínez, *P. attenuata* Lemmon, *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. var. *ayacahuite*, *P. ayacahuite* Ehrenb. ex Schltdl. var. *veitchii* (Roezl) Shaw, *P. californiarum* D. K. Bailey, *P. caribaea* Morelet var. *hondurensis* (Senecl.) W. H. Barrett et Golfari, *P. cembroides* Zucc. subsp. *cembroides*, *P. cembroides* Zucc. subsp. *orizabensis* D. K. Bailey, *P. chiapensis* (Martínez) Andresen, *P. chihuahuana* Engelm., *P. contorta* Douglas ex Loudon var. *murrayana* (Balf.) Engelm., *P. coulteri* D. Don, *P. culminicola* Andresen et Beaman, *P. devoniana* Lindl., *P. discolor* D. K. Bailey et Hawksw., *P. douglasiana* Martínez, *P. durangensis* Martínez, *P. engelmannii* Carrière, *P. georginae* Perez de la Rosa, *P. greggii* Engelm. ex Parl. var. *greggii*, *P. greggii* Engelm. ex Parl. var. *australis* Donahue et Lopez, *P. hartwegii* Lindl., *P. herrerae* Martínez, *P. jaliscana* Perez de la Rosa, *P. jeffreyi* Balf., *P. johannis* Rob.-Pass., *P. lagunae* (Rob.-Pass) Passini, *P. lambertiana* Douglas, *P. lawsonii* Roezl ex Gordon, *P. leiophylla* Schiede ex Schltdl. et Cham., *P. lumholtzii* B. L. Rob et Fernald, *P. luzmariae* Perez de la Rosa, *P. maximartinezii* Rzed., *P. maximinoi* H. E. Moore, *P. montezumae* Lamb. var. *montezumae*, *P. montezumae* Lamb. var. *gordoniana* (Hartw. ex Gordon) Silba, *P. muricata* D. Don, *P. nelsonii* Shaw, *P. oocarpa* Schiede ex Schltdl., *P. patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. var. *patula*, *P. patula* Schiede ex Schltdl. et Cham. var. *longipedunculata* Loock ex Martinez, *P. pinceana* Gordon, *P. praetermissa* Styles et McVaugh, *P. pringlei* Shaw, *P. pseudostrobus* Lindl. var. *pseudostrobus*, *P. pseudostrobus* Lindl. var. *apulcensis* (Lindl.) Shaw, *P. quadrifolia* Parl. ex Sudw., *P. radiata* D. Don var. *binata* (Engelm.) Lemmon, *P. remota* (Little) D. K. Bailey et Hawksw., *P. rzedowskii* Madrigal et M. Caball., *P. scopulorum* (Engelm.) Lemmon, *P. strobiformis* Engelm., *P. tecunumanii* Eguiluz et J. P. Perry, *P. teocote* Schiede ex Schltdl. et Cham., *P. yecorensis* Debreczy et Rácz.
Pseudotsuga	*P. menziesii* (Mirb.) Franco var. *glauca* (Beissn.) Franco
Podocarpaceae	
Podocarpus	*P. guatemalensis* Standl., *P. matudae* Lundell, *P. oleifolius* D. Don
Taxaceae	
Taxus	*T. globosa* Schltdl.

cipreses del nuevo mundo de *Cupressus* a *Callitropsis* por Little, 2006), *Juniperus*, con 20 de las 68 especies (30%; Adams, 2011) y *Abies*, con 8 de las 47 especies (17%). Farjon (2010) reporta 1 de 2 especies de *Taxodium* (50%) en el mundo como distribuida naturalmente en México, 1 de las 4 especies de *Pseudotsuga* y de *Calocedrus* (25%), 1 de las 10 especies de *Taxus* (10%;), 3 de las 38 especies de *Picea* (8%) y 3 de 97 de las especies de *Podocarpus* (3%). A pesar de su abundancia en el paisaje, las coníferas representan sólo el 0.4% de las 23 000 especies de plantas vasculares estimadas para el país (Villaseñor, 2004).

La distribución de las coníferas se ha documentado bien, tanto en monografías de géneros y catálogos (p. ej., Liu, 1971; Farjon, 2010; Adams, 2011; Debreczy y Rácz, 2011), como en floras y listados locales (p. ej., Carvajal y McVaugh, 1992; Espinosa-Garduño, 2001; García-Arévalo y González-Elizondo, 2003; Del Castillo et al., 2004). Las coníferas tienen una amplia distribución altitudinal y latitudinal en México. *Pinus* se encuentra desde cerca de la costa de Baja California (*Pinus muricata*) hasta los límites arbóreos de los volcanes más altos del Eje Volcánico Transversal en el sur-centro del país (*Pinus hartwegii* en el Pico de Orizaba, Popocatépetl, Iztaccíhuatl, Nevado de Toluca y el Nevado de Colima). Según Styles (1993), *Pinus oocarpa* es la especie de pino que tiene una mayor distribución en el trópico, desde el centro de Sonora hasta el norte de Nicaragua. Otras especies con distribución latitudinal muy amplia son *Abies religiosa*, *Pinus devoniana*, *P. cembroides*, *P. douglasiana*, *P. montezumae*, *P. pseudostrobus*, *P. teocote*, *Juniperus deppeana*, *J. flaccida* y *Taxodium mucronatum*. Varias especies con distribución amplia en el oeste de América del Norte alcanzan su límite más sureño en México, como *Abies concolor*, *Pinus contorta* y *Calocedrus decurrens*. Otras especies como *Pinus greggii*, *P. patula* y *Callitropsis lusitanica* han sido cultivadas ampliamente, incluso en otros países.

Nueve de los 10 géneros de coníferas mexicanas son considerados representativos de la flora templada del hemisferio norte, con especies en los Estados Unidos y algunas en Canadá que alcanzan sus límites sureños en México (*Calocedrus*, *Picea* y *Pseudotsuga*) o en otros países de América Central (*Callitropsis*, *Juniperus*, *Taxodium*, *Abies* y *Pinus*). Solamente *Podocarpus* no pertenece a la flora templada del hemisferio norte. Únicamente 3 especies de *Podocarpus* están presentes en México y con ello queda representando en América el límite norte de distribución del género.

El noroeste de México presenta la mayor riqueza de especies en el país (Cuadro 3). En Jalisco, la sierra Madre Occidental colinda con el Eje Volcánico Transversal, y coincidentemente resulta ser el estado más diverso, con 34 especies registradas. Otros estados en el occidente del país con niveles de riqueza altos son Durango (32) y Chihuahua (29). La sierra Madre Oriental en el noreste de México contiene casi tantas especies como la sierra Madre Occidental; los estados con mayor diversidad son Coahuila (28), Nuevo León (24) e Hidalgo (24). En el sur de México, el estado más diverso es Oaxaca (23). Pocas coníferas silvestres se localizan en el sureste de México. *Taxodium mucronatum* está registrada en Tabasco (Martínez, 1950) y *Pinus caribaea* var. *hondurensis* alcanza su límite norte en el sur de Campeche y Quintana Roo (Delgado et al., 2011). No se localizan coníferas silvestres en Yucatán (Martínez, 1963). La mayor concentración de diversidad de géneros de coníferas se localiza en Hidalgo, Veracruz, Puebla y Oaxaca con 8 (*Abies*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Podocarpus*, *Taxus*, *Callitropsis*, *Juniperus* y *Taxodium*).

Cuadro 3. Distribución de coníferas por región geográfica. Las regiones siguen a Farjon y Styles (1997) para *Pinus*. California= Baja California; noroeste= Baja California Sur, Sonora, Chihuahua, Sinaloa, Durango, Zacatecas; oeste = Nayarit, Jalisco, Colima, oeste de Michoacán; noreste= Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas, San Luis Potosí, Aguascalientes, Hidalgo; centro= México, D. F., Puebla, Tlaxcala, Morelos, este de Michoacán; sur= Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Tabasco, Campeche y Quintana Roo

Región	*Familias*	*Genéros*	*Especies*
California	2	5	16
Noroeste	2	7	40
Oeste	3	6	34
Noreste	4	8	37
Centro	4	8	26
Sur	4	8	30

La mitad de las especies de coníferas mexicanas fueron descritas entre 1770 y 1925, y el 95% fueron descritas hasta antes de 1995 (Fig. 5). Especies nuevas de *Pinus* han sido descubiertas casi exclusivamente con base en caracteres morfológicos (p. ej., Debreczy y Rácz, 1995; Pérez-de la Rosa, 1998, 2009), pero muchos tratamientos taxonómicos también han tomado en cuenta datos moleculares (p. ej., Gernandt et al., 2003, 2009; Little, 2006; Adams, 2011; Adams y Schwarzbach, 2011). Entre los géneros de coníferas más diversos y mejor representados en la flora nacional están *Pinus* y *Juniperus*, en los cuales es posible encontrar especies nuevas para la ciencia. El descubrimiento de más especies puede ser propiciado a través de la exploración de áreas geográficamente inaccesibles, revisión de ejemplares en herbarios, o el uso intensivo de marcadores moleculares para estudiar la variación genética en poblaciones naturales.

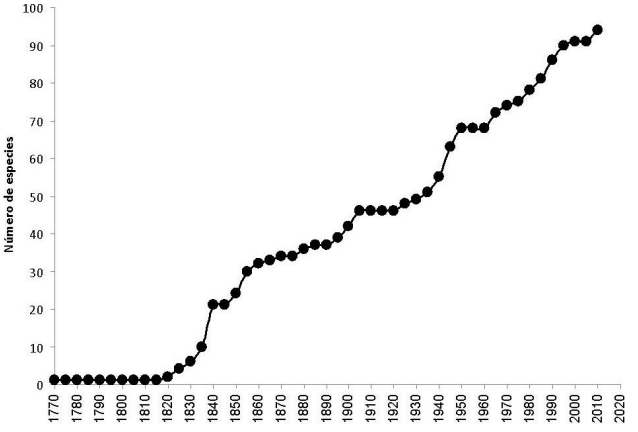


Figura 5. Curva acumulativa de especies por año de descripción.

El endemismo de coníferas mexicanas es alto. De las 94 especies que reconocemos para el país, 43 (46%) son endémicas. *Pinus* cuenta con 22 especies endémicas, *Juniperus* con 10, *Abies* con 5, *Callitropsis* con 3 y *Picea* con 3. Hay 18 especies endémicas que además tienen áreas restringidas a 3 o menos estados. Hay 4 especies más que se distribuyen en Baja California y en pocas poblaciones al lado norte de la frontera con los Estados Unidos en California y hay otra especie restringida a Chiapas y a 2 departamentos de Guatemala (Cuadro 4). *Pinus caribaea* var. *hondurensis* está restringida a sólo 2 estados en México pero es abundante en América Central. En la categoría de género no existen endemismos de coníferas en el país.

Muchos de los bosques de coníferas han sufrido una disminución del área cubierta, desaparecido o cambiado en su composición permitiendo la substitución por

Cuadro 4. Taxa con distribuciones restringidas a 3 o menos estados. Las categorías de riesgo son de la Nom-059-Semarnat-2010. Pr= prioridad, A= amenazada, P= en peligro, NL= no está en la lista

Taxón	*Categoría de riesgo*	*Estados y departamentos (Guatemala)*
Abies flinckii	Pr	Jalisco, Michoacán
Abies hickelii	P	Chiapas, Guerrero, Oaxaca
Abies vejarii	A	Coahuila, Nuevo León, Tamaulipas
Picea chihuahuana	P	Chihuahua, Durango
Picea martinezii	P	Nuevo León
Picea mexicana	P	Chihuahua, Nuevo León
Pinus culminicola	P	Coahuila, Nuevo León
Pinus georginae	NL	Jalisco
Pinus jaliscana	P	Jalisco
Pinus lagunae	Pr	Baja California Sur
Pinus luzmariae	NL	Durango, Jalisco, Nayarit
Pinus maximartinezii	P	Durango, Zacatecas
Pinus quadrifolia	Pr	California, Baja California
Pinus radiata var. *binata*	NL	California, Baja California
Pinus rzedowskii	P	Michoacán
Pinus yecorensis	NL	Sonora, Sinaloa
Callitropsis forbesii	P	California, Baja California
Callitropsis guadalupensis	P	Baja California
Callitropsis montana	Pr	Baja California
Callitropsis stephensonii	NL	California, Baja California
Juniperus jaliscana	NL	Durango, Jalisco
Juniperus standleyi	NL	Chiapas, Huehuetenango, San Marcos
Juniperus zanonii	NL	Coahuila, Nuevo León

angiospermas. Sólo en contados casos sucede la expansión del área, como el de los bosquecillos de pinos piñoneros y juníperos, o el del cultivo a gran escala de algunas especies forestales. Mucha de la disminución del área cubierta por coníferas ha ocurrido en tan sólo la generación actual. Las causas de esta reducción incluyen el constante incremento en la frecuencia de incendios, ocasionados tanto por fenómenos naturales como por el hombre y la tala inmoderada, ya sea para el aprovechamiento directo de la madera y productos secundarios, o para la expansión de la actividad agrícola y pecuaria. Además, las tendencias recientes en el calentamiento climático representan una amenaza para muchas especies. Esto permite contemplar un panorama nada favorable para las masas forestales del país. La constricción progresiva del área original o desaparición total de la población, en cada especie provoca lo que Ledig (1997) menciona como "extinciones ocultas", ésto refiriéndose a la erosión genética del taxón. La pérdida paulatina de variabilidad adaptativa conlleva en el mediano y largo plazo a la extinción definitiva. Si bien es cierto que en las últimas décadas no se ha apreciado la pérdida total de alguna de las especies conocidas de coníferas dentro del país, tenemos el caso de *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. var. *manzanoi* Martínez, de la que sólo existe el ejemplar tipo en el Herbario Nacional, recolectado en Hidalgo ya hace más de 7 décadas y nunca más se ha vuelto a ver.

Hay 39 taxa de coníferas que se encuentran en alguna categoría de riesgo (en peligro, amenazadas o sujeta a protección especial) en la Nom-059-Semarnat-2010: *Calocedrus decurrens*, 4 especies de *Callitropsis*, 2 especies de *Juniperus*, 5 especies de *Abies*, las 3 especies de *Picea*, 20 especies de *Pinus*, *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, *Podocarpus matudae* y *Taxus globosa*. Diecisiete especies están designadas como en peligro, de las cuales 12 son endémicas de México y otras son escasas por alcanzar su límite norte o sur en el país. Una especie mencionada en la NOM-059 es *Pinus martinezii* E. Larsen, que es tratada como un sinónimo de *Pinus durangensis*, una especie de amplia distribución por Farjon y Styles (1997). Un taxón omitido de la NOM-059 es *Pinus radiata* var. *binata*. Éste se distribuye de forma insular en la isla Guadalupe y la isla de Cedros. Las coníferas también han sido evaluadas por la IUCN (2012) y 5 especies mexicanas están designadas como casi amenazadas, 9 como vulnerables, 6 como en peligro y 1 (*Picea martinezii*) como en peligro crítico. El número menor de especies en la lista de la IUCN se debe, en parte, a que ésta considera la distribución global de cada especie, mientras que en la NOM-059 están incluidas especies con poblaciones restringidas o amenazadas en México pero amplias en otros países. Otras diferencias en las designaciones entre la NOM-059 y la IUCN se deben a los diferentes criterios para evaluar las amenazas y a las diferencias en sus clasificaciones. Estas diferencias resaltan la importancia de mejorar el marco conceptual para reconocer a las especies y evaluar el riesgo y de seguir realizando investigación de diversos tipos. Los programas de conservación deben incluir enfoques integrales que incluyan el mantenimiento de hábitats para la conservación *in situ*, la obtención de germoplasma para bancos de semilla y jardines botánicos, y la reforestación en sitios amenazados.

Agradecimientos

Los autores agradecen a Sol Ortiz-García, Luz María González-Villareal, Aaron Liston, Alejandro López-Reyes, Eduardo Domínguez-Licona y 2 revisores anónimos por sus comentarios sobre del manuscrito y a José Luis Villaseñor, Enrique Ortiz y Maribel Paniagua-Ibáñez por recopilar los datos de distribución por estado.

Literatura citada

Adams, R. P. 2011. Junipers of the world: the genus *Juniperus*, tercera edición. Trafford Publishing Co., Bloomington. 426 p.

Adams, R. P. y A. E. Schwarzbach. 2011. DNA barcoding a juniper: the case of the south Texas Duval County juniper and serrate junipers of North America. Phytologia 93:146-154.

Aguirre-Planter E., J. P. Jaramillo-Correa, S. Gomez-Acevedo, D. P. Khasa, J. Bousquet y L. E. Eguiarte. 2012. Phylogeny, diversification rates and species boundaries of Mesoamerican firs (*Abies*, Pinaceae) in a genus-wide context. Molecular Phylogenetics and Evolution 62:263-274.

Allen, G. S. y J. N. Owens. 1972. The life history of Douglas fir. Information Canada, Ottawa. 139 p.

Carvajal, S. y R. McVaugh. 1992. *Pinus*. *In* Flora Novogaliciana, R. McVaugh (ed.). Contributions from the University of Michigan Herbarium 17:32-100.

Debreczy, Z. e I. Rácz. 1995. New species and varieties of conifers from Mexico. Phytologia 78:217-243.

Debreczy, Z. e I. Rácz. 2011. Conifers around the world. Vols. 1-2. DendroPress Ltd., Budapest. 1089 p.

Del Castillo, R. F., J. A. Pérez-de la Rosa, G. Vargas-Amado y R. Rivera-García. 2004. Coníferas. *In* Biodiversidad de Oaxaca, A. García-Mendoza, M. J. Ordoñez y M. Briones-Salas (eds.). México D. F., Instituto de Biología UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fundation. p. 141-158.

Delgado, P., D. Piñero, V. Rebolledo, L. Jardón y F. Chi. 2011. Genetic variation and demographic contraction of the remnant populations of Mexican Caribbean pine (*Pinus caribaea* var. *hondurensis*: Pinaceae). Annals of Forest Science 68:121-128.

Delgado, P., R. Salas-Lizana, A. Vázquez-Lobo, A. Wegier, M.

Anzidei, E. R. Álvarez-Buylla, G. G. Vendramin y D. Piñero. 2007. Introgressive hybridization in *Pinus montezumae* Lamb. and *Pinus pseudostrobus* Lindl. (Pinaceae): Morphological and molecular (cpSSR) evidence. International Journal of Plant Sciences 168:861-875.

Eckenwalder, J. E. 2009. Conifers of the world: the complete reference. Timber Press, Portland. 720 p.

Espinosa-Garduño, J. 2001. Gymnospermae. *In* Flora fanerogámica del Valle de México, segunda edición, G. C. de Rzedowski y J. Rzedowski (eds.). Instituto de Ecología A. C.-Conabio, Pátzcuaro. p. 44-55.

Farjon, A. 2010. A handbook of the world's conifers. Brill, Leiden. 1111 p.

Farjon, A. y B. T. Styles. 1997. *Pinus* (Pinaceae). Flora Neotropica monograph 75. The New York Botanical Garden, Bronx, New York. 291 p.

Florin, R. 1954. The female reproductive organs of conifers and taxads. Biological Reviews 29:367-389.

García-Arévalo, A. y M. S. González-Elizondo. 2003. Pináceas de Durango, segunda edición. Instituto de Ecología A. C., Xalapa. 187 p.

Gernandt, D. S., S. Hernández-León, E. Salgado-Hernández y J. A. Pérez-de la Rosa. 2009. Phylogenetic relationships of *Pinus* subsection *Ponderosae* inferred from rapidly evolving cpDNA regions. Systematic Botany 34:481-491.

Gernandt, D. S., D. Piñero y A. Liston. 2003. Phylogenetics of *Pinus* subsections *Cembroides* and *Nelsoniae* inferred from cpDNA sequences. Systematic Botany 28:657-673.

IUCN. 2012. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. http://www.iucnredlist.org/; última consulta: 6.II.2013.

Jaramillo-Correa, J. P., E. Aguirre-Planter, D. P. Khasa, L. E. Eguiarte, D. Piñero, G. R. Furnier y J. Bousquet. 2008. Ancestry and divergence of subtropical montane forest isolates: molecular biogeography of the genus *Abies* (Pinaceae) in southern México and Guatemala. Molecular Ecology 17:2476-2490.

Ledig, F. T. 1997. Conservación y manejo de los recursos genéticos forestales. *In* Manejo de recursos genéticos forestales, H. Vargas, V. B. Bermejo y F. T. Ledig (eds.). Colegio de Postgraduados y Universidad Autónoma Chapingo, Chapingo, Estado de México. p. 1-21.

Lee, E. K., A. Cibrian-Jaramillo, S. O. Kolokotronis, M. S. Katari, A. Stamatakis, M. Ott, J. C. Chiu, D. P. Little, D. W. Stevenson, W. R. McCombie, R. A. Martienssen, G. Coruzzi y R. DeSalle. 2011. A functional phylogenomic view of the seed plants. PLoS Genetics 7:e1002411.

Little, D. P. 2006. Evolution and circumscription of the true cypresses (Cupressaceae: *Cupressus*). Systematic Botany 31:461-480.

Liu, T. S. 1971. A monograph of the genus *Abies*. Department of Forestry College of Agriculture, National Taiwan University, Taipei. 608 p.

Martínez, M. 1948. Los pinos mexicanos, segunda edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 361 p.

Martínez M. 1950. El ahuehuete (*Taxodium mucronatum* Ten.). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Botánica 21:25-82.

Martínez, M. 1963. Las pináceas mexicanas, tercera edición. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 400 p.

Mathews, S. 2009. Phylogenetic relationships among seed plants: persistent questions and the limits of molecular data. American Journal of Botany 96:228-236.

Mirov, N. T. 1967. The genus *Pinus*. Ronald Press Co., New York. 602 p.

Moreno, A. y D. Piñero. 2009. Phylogeographic structure of *Pinus strobiformis* Engelm. across the Chihuahuan Desert filter-barrier. Journal of Biogeography 36:121-131.

Pérez-de la Rosa, J. A. 1998. Promoción de una variedad de pino serotino mexicano a nivel de especie. Boletín del Instituto de Botánica 5:127-135.

Pérez-de la Rosa, J. A. 2009. *Pinus georginae* (Pinaceae), a new species from western Jalisco, Mexico. Brittonia 61:56-61.

Perry, Jr., J. P. 1991. The pines of Mexico and Central America. Timber Press, Portland. 231 p.

Rai, H. S., P. A. Reeves, R. Peakall, R. G. Olmstead y S. W. Graham. 2008. Inference of higher-order conifer relationships from a multi-locus plastid data set. Canadian Journal of Botany 86:658-669.

Ricker, M. y H. M. Hernández. 2010. Tree and tree-like species of Mexico: gymnosperms, monocotyledons, and tree ferns. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:27-38.

Rosas-Escobar, P., D. S. Gernandt, D. Piñero y P. P. Garcillán. 2011. Plastid DNA diversity is higher in the island endemic Guadalupe cypress than in the continental Tecate cypress. PLoS One 6:e16133.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, Mexico, D.F. 504 p.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Strandby, U., K. I. Christensen y M. Sørensen. 2009. A morphometric study of the *Abies religiosa–hickelii–guatemalensis* complex (Pinaceae) in Guatemala and Mexico. Plant Systematics and Evolution 280:59-76.

Styles, B. T. 1993. Genus *Pinus*: a Mexican purview. *In* Biological diversity of Mexico: origin and distribution, T. P. Ramamoorthy, R. Bye y A. Lot (eds.). Oxford University Press, New York. p. 397-420.

Tomlinson, P. B. y T. Takaso. 2002. Seed cone structure in conifers in relation to development and pollination: a biological approach. Canadian Journal of Botany 80:1250-1273.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75:105-135.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S134-S142, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31987

Biodiversidad de las plantas con flores (División Magnoliophyta) en México

Biodiversity of flowering plants (Division Magnoliophyta) in Mexico

José Luis Villaseñor✉ y Enrique Ortiz

Departamento de Botánica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-367, 04510, México D. F., México.
✉ *vrios@ibiologia.unam.mx*

Resumen. México es un país con una alta riqueza de especies de Magnoliophyta, quizá sólo después de Brasil y Colombia. El objetivo de este trabajo es presentar cifras reajustadas sobre el número de órdenes, familias, géneros y especies de las Magnoliophyta de México, especialmente a la luz de los nuevos enfoques de clasificación (APG III, 2009). Un recuento actualizado de las plantas con flores en México revela la existencia de 53 órdenes, 247 familias, 2 685 géneros y 21 841 especies; 11 001 de ellas endémicas. La forma de crecimiento más frecuente es la herbácea, seguida por la arbustiva y la arbórea; en tanto que las epífitas, las trepadoras y las parásitas son las menos frecuentes. La mayor diversidad se encuentra en los bosques templados, seguida por la de matorral xerófilo, bosque húmedo de montaña, bosque tropical estacionalmente seco y bosque tropical húmedo. Los 5 estados con mayor riqueza de especies son Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Jalisco y Guerrero.

Palabras clave: Magnoliophyta, órdenes, familias, géneros, riqueza de especies, diversidad, México.

Abstract. Mexico is a country with high floristic richness of Magnoliophyta, perhaps only surpassed by Brazil and Colombia. The goal of this paper is to present revised data about the numbers of orders, families, genera, and species of Magnoliophyta, taking into account the recently proposed classification of APG III (2009). This update indicates the presence in Mexico of 53 orders, 247 families, 2 685 genera, and 21 841 species; 11 001 species are endemic. The herbaceous growth form is the most common among the species, followed by shrubs and trees; the least common are the epiphytic, climbing and parasitic species. The greatest richness occurs in the temperate forests.The xerophytic scrubland possesses the second highest set of species, followed by humid mountain forest, tropical seasonally dry forests and lastly humid tropical forest. The 5 states with the greatest floristic diversity are Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Jalisco, and Guerrero.

Key words: Magnoliophyta, orders, families, genera, floristic richness, diversity, Mexico.

Introducción

Las plantas con flores (angiospermas o Magnoliophyta) están presentes en el planeta desde principios del periodo Cretácico, hace unos 140 millones de años, aunque estudios recientes sugieren que ya existían desde mucho antes, al menos desde el Jurásico, unos 20 o 30 millones de años atrás (Wikström et al., 2001). Desde entonces han mostrado una diversificación ecológica y taxonómica sin comparación con otro grupo vegetal. Su notable riqueza se estima en más de 250 000 especies y actualmente dominan prácticamente cualquier ecosistema terrestre. Desde su aparición, han venido desplazando en importancia a otros grupos vegetales dominantes en épocas anteriores, como las gimnospermas o los helechos, que caracterizaban el paisaje terrestre durante el Jurásico, hace más de 150 millones de años. Tradicionalmente, a las angiospermas se les ha agrupado en 2 grandes clases taxonómicas: las monocotiledóneas (Liliopsida) y las dicotiledóneas (Magnoliopsida). Distintas fuentes de evidencia indican que las dicotiledóneas aparecieron primero en la evolución del grupo y que las monocotiledóneas surgieron hasta casi finales del Cretácico. De las monocotiledóneas, se sabe que son un grupo monofilético; sin embargo, en dicotiledóneas aún existen ciertas discusiones sobre su monofilia.

El esquema de clasificación de Cronquist (1981) para las angiospermas (Magnoliophyta) las divide en 2 clases, 79 órdenes y 339 familias. Villaseñor (2003), en una evaluación de la riqueza florística de este grupo en México basado en esta clasificación, reportó la presencia de las 2 subclases, 75 órdenes y 248 familias, que en conjunto incluían 22 259 especies (Villaseñor, 2004). Tales cifras ubican a México como el quinto país con la mayor riqueza florística en el mundo, después de Brasil (56 000), Colombia (35 000), China (27 100) y Sudáfrica (23 420).

Recibido: 28 mayo 2012; aceptado: 24 noviembre 2012

En fechas recientes, una nueva clasificación basada en el reconocimiento de grupos monofiléticos con evidencias de datos moleculares (APG III, 2009) reagrupa a las Magnoliophyta en 63 órdenes, aunque no reconoce formalmente categorías superiores al de orden. Una versión actualizada de los grupos tratados por este equipo (APG) y de las estadísticas por orden (número de familias, géneros y especies), puede consultarse en Stevens (2001). Tomando como referencia la clasificación de las categorías de órdenes y familias de la APG, un recuento actualizado de las plantas con flores en México (Cuadro 1) revela la existencia de 53 órdenes, 247 familias, 2 685 géneros y 21 841 especies. La reducción en el número de especies con respecto a las cifras reportadas por Villaseñor (2004) deriva de la revisión y actualización taxonómica de las especies y de los nombres citados para la flora de México. En los últimos años, la literatura reporta muchas especies anteriormente aceptadas que han sido reducidas a sinonimia; por otra parte, desde 2004 poco más de 900 especies han sido incorporadas como especies nuevas y otras más no fueron cuantificadas en las cifras proporcionadas en este trabajo, debido a que no se ha documentado fehacientemente que formen parte de la flora de México.

Este trabajo presenta una actualización de los datos acumulados en los últimos 2 lustros de trabajo florístico-taxonómico en la flora de México. El objetivo es ofrecer cifras reajustadas sobre el número de familias, géneros y especies de las Magnoliophyta de México, especialmente a la luz de los nuevos enfoques de clasificación (APG III, 2009).

Descripción morfológica del grupo. Las Magnoliophyta (Cronquist et al., 1966) son plantas vasculares, con el cilindro central del tallo con lagunas foliares o con haces vasculares esparcidos; el xilema, usualmente pero no siempre, formado de vasos, al menos en la raíz y el floema con tubos cribosos y células acompañantes. Ordinariamente con raíces, tallos y hojas; las estructuras sexuales reproductivas están característicamente agregadas y asociadas con hojas especializadas para formar flores, que en las formas más típicas contienen un perianto externo constituido por los sépalos (cáliz) y los pétalos (corola); un androceo compuesto por 1 o más estambres (microesporofilas) y en el centro un gineceo consistente de 1 o más carpelos (megaesporofilas); notable excepción es el género *Lacandonia* con el androceo al centro rodeado por el gineceo. Estambres laminares en algunos grupos arcaicos, pero en otros generalmente formado por un filamento y una antera, la antera más comúnmente con 2 sacos polínicos (tecas) biesporangiados, unidos por tejido conectivo. Carpelos libres e individualmente cerrados para formar pistilos separados, o todos más o menos connatos

Cuadro 1. Número de familias géneros y especies nativas en los 53 órdenes de Magnoliophyta registrados en la flora de México. Los órdenes siguen la propuesta de APGIII (2009) y están agrupados de manera convencional en los 2 grupos principales ampliamente conocidos (clases): monocotiledóneas o Liliopsida (L) y dicotiledóneas o Magnoliopsida (M)

Clase	*Orden*	*Familias*	*Géneros*	*Especies*
L	Alismatales	8	36	194
L	Arecales	1	21	107
L	Asparagales	5	233	1 911
L	Commelinales	3	15	140
L	Dioscoreales	2	6	82
L	Liliales	4	9	87
L	Pandanales	2	6	10
L	Poales	8	210	1 933
L	Zingiberales	6	10	66
M	Apiales	2	41	238
M	Aquifoliales	2	2	21
M	Asterales	4	399	3 118
M	Austrobaileyales	1	2	2
M	Brassicales	10	74	281
M	Buxales	1	2	7
M	Canellales	2	2	2
M	Caryophyllales	19	178	1 367
M	Celastrales	2	29	114
M	Ceratophyllales	1	1	2
M	Chloranthales	1	1	1
M	Cornales	3	15	83
M	Crossosomatales	3	6	11
M	Cucurbitales	4	36	247
M	Dilleniales	1	4	7
M	Dipsacales	4	7	83
M	Ericales	18	80	535
M	Fabales	3	156	1 967
M	Fagales	5	11	203
M	Garryales	1	1	9
M	Gentianales	5	183	1 140
M	Geraniales	1	2	45
M	Gunnerales	1	1	3
M	Huerteales	3	3	4
M	Lamiales	17	276	2 295
M	Laurales	4	16	159
M	Magnoliales	3	18	72
M	Malpighiales	22	131	1 316

Cuadro 1. Continúa

Clase	*Orden*	*Familias*	*Géneros*	*Especies*
M	Malvales	6	90	565
M	Myrtales	6	70	617
M	Nymphaeales	2	4	14
M	Oxalidales	5	8	61
M	Picramniales	1	1	11
M	Piperales	3	5	316
M	Proteales	3	3	8
M	Ranunculales	4	27	198
M	Rosales	6	77	467
M	Sabiales	1	1	12
M	Santalales	7	16	163
M	Sapindales	8	71	418
M	Saxifragales	7	24	362
M	Solanales	3	51	699
M	Vitales	1	5	37
M	Zygophyllales	2	9	40
Total	53	247	2 685	21 841

para formar un pistilo compuesto, con un ovario terminado apicalmente en 1 o varios estigmas que usualmente se elevan sobre el ovario formando un estilo. Uno o más óvulos envueltos en el ovario; cada óvulo conteniendo un gametofito femenino consistente de un saco embrionario, típicamente de 8 núcleos, sin arquegonio. El ovario y algunas veces otras estructuras asociadas maduran hasta formar un fruto, carnoso o seco, dehiscente o indehiscente, que contiene 1 o más semillas (Cronquist, 1981).

Ciclo de vida. La flor madura (en antesis) representa la estructura fundamental del ciclo de vida en las Magnoliophyta. Allí, las anteras de los estambres son el sitio de formación del polen. La mayor parte de las anteras tiene 4 lóculos. El centro de cada lóculo contiene una columna de células denominadas microsporocitos o células madre de las microsporas. Estas células madre están rodeadas por un tejido llamado tapetum, que provee de nutrientes a las células madre y microsporas en desarrollo. Cada una de las células madre de las microsporas pasa por una meiosis y produce 4 microsporas haploides. Por lo general, las 4 microsporas de cada tétrada se separan después de la meiosis. Entonces se forma una pared compleja alrededor de las microsporas y el núcleo de cada una de ellas se divide en 2. Uno representa el núcleo vegetativo (o núcleo del tubo) que funciona como núcleo del grano de polen y del cual se desarrollará el tubo polínico. El segundo núcleo se rodea de una pequeña cantidad de citoplasma, de una membrana plasmática y generalmente de una pared delgada, dando lugar así a la célula generatriz. La célula generatriz se divide para formar 2 células espermáticas; esto ocurre de manera normal en el tubo polínico, aunque en ciertas especies sucede en el grano de polen; dicho grano y el tubo polínico constituyen todo el gametofito masculino de las angiospermas. De esta forma, el gametofito masculino maduro se compone de 3 células: el tubo polínico y 2 células espermáticas.

El carpelo está formado por el estigma, el estilo y el ovario. Los óvulos se encuentran dentro del ovario y dentro de cada óvulo se encuentra un gametofito femenino o megagametofito. Cada óvulo consta de una nucela, rodeada por 1 o 2 integumentos, el interno y el externo. Los integumentos presentan una apertura o canal en la parte apical, que constituye el micrópilo y es a través de esta zona que el tubo polínico entra y crece cuando se dirige al megagametofito. El desarrollo del megagametofito se inicia con la diferenciación de un sólo megasporocito o célula madre de la megaspora, que se realiza dentro de la nucela; dicha célula se alarga y pasa por una meiosis. De las 4 megasporas producidas, 3 degeneran. La cuarta comienza a alargarse y a pasar por una serie de divisiones mitóticas, que dan por resultado la formación de 8 núcleos haploides distribuidos en 7 células. Tres células, denominadas aparato del huevo, se ubican en el extremo del gametofito cercano al micrópilo; se trata de la ovocélula y 2 sinérgidas. En el extremo opuesto del megagametofito, al que también se le llama saco embrionario, se localizan 3 células llamadas antípodas. La ovocélula, 2 sinérgidas y 3 antípodas conforman 6 de las 8 células presentes en el interior del saco embrionario. Los 2 núcleos restantes son núcleos grandes localizados en la parte central del saco y se denominan núcleos polares, los cuales forman una célula binucleada. El tipo de desarrollo del saco embrionario que se acaba de describir ocurre en el 70% de las angiospermas. Existen variaciones a este modelo, lo que produce diferencias en el megagametofito maduro. No se entrará en el detalle de las numerosas variaciones que hay en ese sentido, ya que no afectan la reproducción.

El tubo polínico se desarrolla a lo largo del estilo y normalmente penetra al óvulo por el micrópilo. El tubo polínico continúa creciendo a través de la nucela hasta que alcanza el saco embrionario. Ahí, el ápice del tubo polínico se desarrolla hacia el interior de una de las sinérgidas y descarga los 2 núcleos vegetativos y las 2 células espermáticas. Una de estas células, o al menos su núcleo, penetra en la ovocélula y allí se fusionan los 2 núcleos; se da la fecundación y se produce un cigoto. Mientras, el segundo núcleo espermático se fusiona con los 2 núcleos polares, en una segunda fecundación, para formar el núcleo primario del endospermo. Este proceso se conoce con el nombre de doble fecundación y es un

fenómeno exclusivo de las Magnoliophyta. El resultado de la doble fecundación es un cigoto diploide y, generalmente, un endospermo triploide.

La semilla de las Magnoliophyta está formada por el embrión, producto del desarrollo del cigoto y la nueva generación esporofítica, rodeado por el endospermo o sus restos y la cubierta de la semilla, que es producida por el desarrollo de los integumentos de la nucela del esporofito paterno. Simultáneamente al desarrollo de la semilla a partir del óvulo, se lleva a cabo el desarrollo del ovario, que da como resultado la formación del fruto (Mauseth, 1998). Las semillas al dispersarse y germinar, dan inicio a una nueva generación, la cual al madurar producirá nuevamente las flores para iniciar un nuevo ciclo reproductivo.

Variación en tamaño y forma de vida en las Magnoliophyta. En México, las Magnoliophyta más pequeñas pertenecen al género *Wolffia*, una planta acuática semejante a una esfera de menos de 1 mm de diámetro. En el otro extremo, en las selvas tropicales de nuestro país hay árboles que pueden alcanzar hasta 90 m de altura, como es el caso de *Ulmus mexicana* (Liebm.) Planch. Pero más sorprendente que sus tallas, las Magnoliophyta de México destacan por la variedad de sus formas de vida y crecimiento, que comprenden todas las formas y que a su vez pueden ser terrestres o acuáticas, trepadoras, epífitas o parásitas, inclusive tener adaptaciones especiales como la suculencia para almacenamiento de agua. El Cuadro 2 presenta un resumen de los datos preliminares recopilados sobre las formas de crecimiento de las especies.

Hábitat. Más que tener un hábitat, las Magnoliophyta son empleadas para caracterizar los tipos de vegetación donde viven muchos otros organismos. El término de "vegetación" es más frecuentemente usado cuando nos referimos a los hábitats y constituye la suma de las comunidades vegetales de un área geográfica. Rzedowski (1978) considera 19 tipos de vegetación como los más importantes en México.

Es bien sabido que el clima, el substrato, tanto geológico como edáfico y la riqueza florística se combinan para producir a gran escala patrones complejos de comunidades vegetales conocidos como formaciones vegetales o biomas (Krebs, 1978; Gurevitch et al., 2002). De manera resumida podemos decir que los biomas son grandes regiones biogeográficas que difieren entre sí por la estructura de su vegetación y en las especies que están dominando en el paisaje (Clements, 1916, citado por Gurevitch et al., 2002; http://worldwildlife.org/biomes). En México, los principales tipos de vegetación considerados por Rzedowski (1978) pueden ser agrupados en 5 grandes biomas (Cuadro 3, Fig. 1):

1) Bosque tropical estacionalmente seco. Comunidad vegetal dominada por árboles, característico de regiones con clima cálido con una larga y prolongada temporada de sequía. Sus árboles son de altura relativamente baja (entre 5 y 15 m) que pierden sus hojas en la época seca del año, durante un lapso variable. Por su distribución geográfica, este tipo de vegetación es más propio de la vertiente pacífica del país; cubre grandes extensiones casi continuas desde el sur de Sonora y el suroeste de Chihuahua hasta Chiapas, así como parte de Baja California Sur. Del lado del golfo existen 3 franjas aisladas mayores, una en Tamaulipas, San Luis Potosí y norte de Veracruz, otra en el centro de este último estado y una más en Yucatán y Campeche. Altitudinalmente, se le puede encontrar desde el nivel del mar hasta los 1 900 m. Especies registradas: 6 188; especies endémicas de México: 2 781.

2) Bosque húmedo de montaña. Comunidad vegetal dominada por árboles; se localiza sobre ambas vertientes de México, donde inciden los vientos húmedos que provienen del mar, en zonas donde se concentra una alta humedad en forma de lluvia o niebla. Lo componen árboles de 15 a 35 m, aunque pueden llegar hasta más de 60 m de altura, muchos de hoja caduca en la época de secas y otros siempre verdes, por lo que nunca se ve totalmente desprovisto de hojas. Puede tener algunas lianas pero un rasgo muy característico es la gran cantidad de epífitas. Se distribuye discontinuamente sobre la vertiente atlántica de la sierra Madre Oriental, desde el suroeste de Tamaulipas hasta el norte de Oaxaca y Chiapas. En la vertiente del Pacífico su presencia es aún más dispersa, desde el sur de Sonora hasta Chiapas. Hay algunos manchones escasos a lo largo de la Faja Volcánica Transmexicana. Por lo general, se encuentra entre los 1 000 y 3 000 m de altitud (Villaseñor, 2010; Cruz-Cárdenas et al., 2012). Especies registradas: 6 763; especies endémicas de México: 2 580.

3) Bosque templado. Comunidad vegetal dominada por árboles, caracterizado por habitar en las tierras templadas y semihúmedas, propias de las zonas montañosas de México. Son comunidades que varían de totalmente caducifolias a totalmente perennifolias y cuya altura va desde 2 hasta 30 m, alcanzando en ocasiones hasta 50 m. Se conocen bosques templados en todos los estados de la República Mexicana, con excepción de Quintana Roo y Yucatán. El intervalo altitudinal que cubre va desde cerca del nivel del mar hasta los 3 500 m o más. Especies registradas: 8 824; especies endémicas de México: 4 534.

4) Bosque tropical húmedo. Comunidad vegetal dominada por árboles y que se desarrolla en regiones con precipitación abundante, mayor a 1 500 mm y carente de heladas. Con frecuencia los árboles dominantes son perennifolios y miden de 35 a 40 m, pero hay especies que pueden sobrepasar estas alturas. Suele ser rico en lianas, así como en epífitas. En México se distribuye desde la región de la Huasteca, en el sureste de San Luis Potosí, norte de Hidalgo y de Veracruz, hasta Campeche y Quintana Roo,

Cuadro 2. Formas de crecimiento registradas en la flora de México. Varias especies pueden estar cuantificadas en más de una categoría. Entre paréntesis se indica el porcentaje con respecto al total de especies

Forma de crecimiento	*Especies*	*Endémicas de México*
Hierbas anuales o perennes[1]	13 408	6 478 (48.3)
Arbustos	7 151	3 500 (48.9)
Árboles	4 044	1 597 (39.4)
Epífitas	992	382 (38.5)
Trepadoras[2]	1 939	741 (38.2)
Parásitas	221	92 (41.6)

1. Incluyendo sufrútices.
2. Incluyendo tanto hierbas trepadoras como bejucos.

Cuadro 3. Los 5 principales biomas o formaciones vegetales de México y ejemplos de los tipos de vegetación que incluyen. Las cifras indican el número de especies registradas en cada bioma, la primera el total de especies y la segunda el número de especies endémicas de México

Bosque tropical estacionalmente seco (BTES: 6 188/2 781)
Bosque tropical caducifolio
Bosque espinoso

Bosque húmedo de montaña (BHM: 6 763/2 580)
Bosque deciduo
Bosque de neblina
Bosque de *Liquidambar*
Bosque mesófilo de montaña
Bosque templado siempre verde
Bosque templado lluvioso
Bosque tropical húmedo de montaña

Bosque templado (BTE: 8 824/4 534)
Bosque de *Abies*
Bosque de encino
Bosque de pino-encino
Bosque de *Pinus*

Bosque tropical húmedo (BTH: 5 296/1 185)
Bosque tropical lluvioso
Bosque tropical perennifolio
Bosque tropical siempre verde
Bosque tropical subcaducifolio

Matorral xerófilo (MXE: 6 852/2 879)
Chaparral
Matorral submontano
Matorral de desiertos fríos
Matorral de desiertos calientes

abarcando porciones de Oaxaca, de Chiapas y gran parte de Tabasco. Se le encuentra en altitudes de 0 a 1 000 m, aunque ocasionalmente puede localizarse hasta 1 500 m (Villaseñor et al., 2003). Especies registradas: 5 296; especies endémicas de México: 1 185.

5) Matorral xerófilo. Bajo este nombre se acostumbra incluir toda la vegetación arbustiva correspondiente a regiones de clima seco. En muchos lugares los arbustos no pasan 1 m de altura, pero otras veces alcanzan 3 a 4 m y no es raro que se presenten plantas de talla más elevada. En general, las plantas crecen espaciadas y dejan entre sí amplios terrenos vacíos. Se distribuye preferentemente en la mitad norte del país, de Baja California a Tamaulipas y a lo largo del altiplano hasta Hidalgo y el Estado de México, penetrando también en el valle de Tehuacán-Cuicatlán de Puebla y Oaxaca. El intervalo altitudinal que cubre va desde el nivel del mar hasta los 3 000 m. Especies registradas: 6 852; especies endémicas de México: 2 879.

Diversidad

La División Magnoliophyta registra hasta la fecha en México 53 órdenes, 247 familias, 2 685 géneros y 21 841 especies. Tales cifras derivan de una intensa revisión bibliográfica de la literatura florístico-taxonómica que trata al grupo en México, complementada con la continua revisión de material depositado en herbarios, tanto nacionales como del extranjero. Por otra parte, numerosas bases de datos en línea han sido continuamente consultadas para clarificar dudas o para cubrir lagunas de información, en particular las páginas electrónicas del Jardín Botánico de Missouri (Tropicos) o del International Plant Names Index (IPNI).

Las plantas con flores constituyen uno de los grupos más ubicuos del reino vegetal, pues son cosmopolitas, encontradas en todos los ambientes terrestres y muchos acuáticos. Se les encuentra desde las regiones polares o de alta montaña, hasta las regiones tropicales. Como Rzedowski (1978) subrayó atinadamente, al contar el país con prácticamente todos los tipos de ambientes conocidos en el mundo, se registra una alta riqueza de especies de este grupo (Cuadro 1), con una diversidad igualmente rica de formas de crecimiento y de vida (Cuadro 2).

Las Magnoliophyta endémicas de México. Se ha discutido ampliamente el alto porcentaje de especies endémicas que tiene la flora de México, tanto a nivel genérico como específico (Rzedowski, 1991; Villaseñor, 2003, 2004). Cifras recientes señalan que el porcentaje de endemismo en las plantas con flores de México es de 50.4% (11 001 especies), un porcentaje ligeramente menor al reportado hace casi una década (Villaseñor, 2003). Sin lugar a dudas, un mejor conocimiento sobre la distribución geográfica de las especies, así como los reajustes taxonómicos,

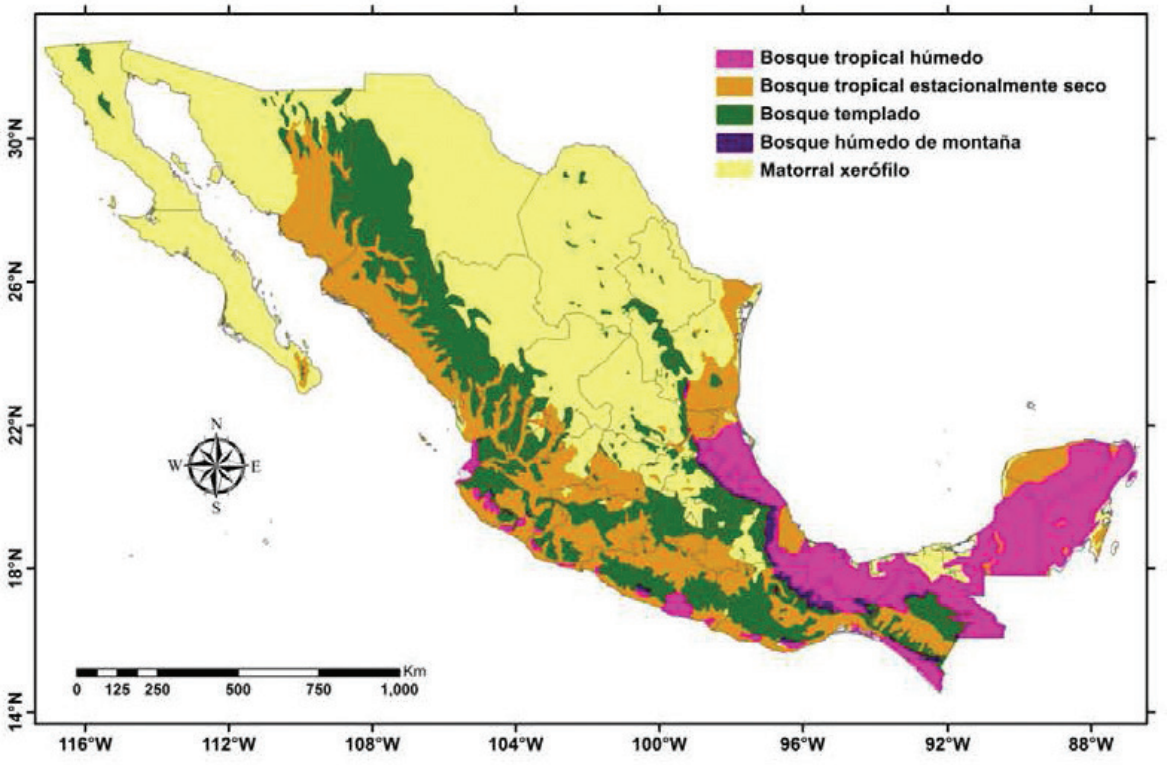


Figura 1. Distribución de los 5 biomas más importantes en México.

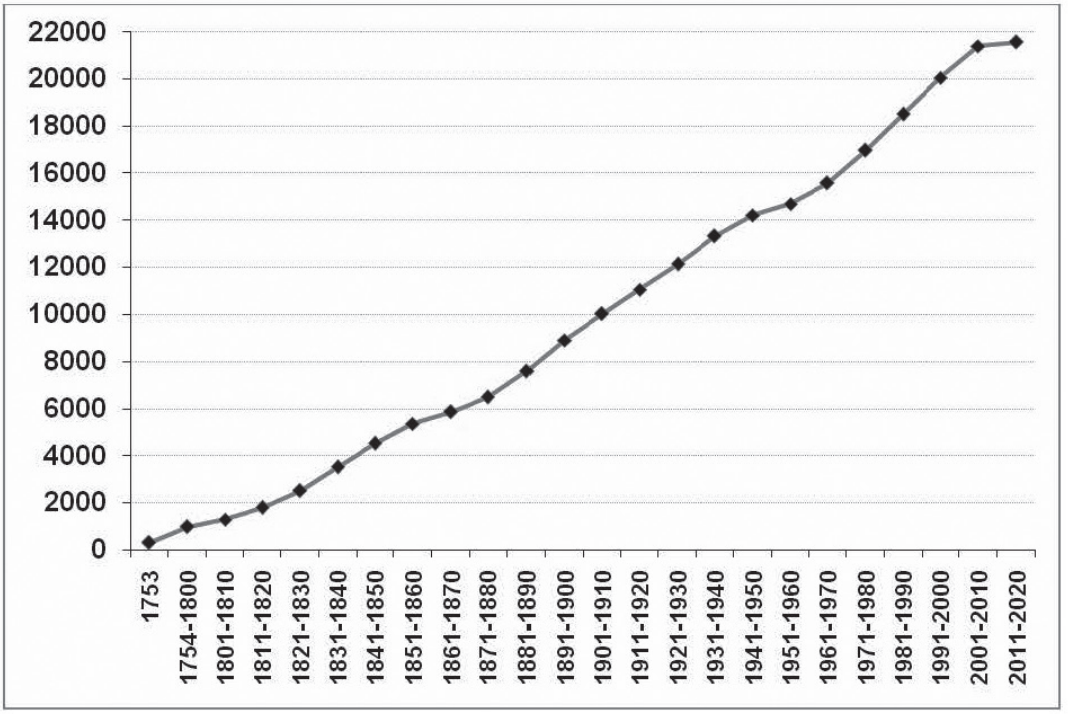


Figura 2. Curva de acumulación de especies de Magnoliophyta nativas de México.

Cuadro 4. Riqueza de especies nativas de Magnoliophyta registrada en los 32 estados de México. Entre paréntesis se indican para cada categoría, los 5 estados con mayor número de especies

Estado	*Total de especies*	*Endémicas de México*	*Endémicas del estado*
Aguascalientes	1 547	552	7
Baja California	2 165	412	148
Baja California Sur	1 796	646	242
Campeche	2 026	125	4
Chiapas	7 830 (2)	1 486	391 (2)
Chihuahua	3 779	1 040	112
Coahuila	3 171	944	180
Colima	2 684	962	48
Distrito Federal	1 825	656	0
Durango	3 580	1 456	150
Guanajuato	2 787	1 189	27
Guerrero	5 529 (5)	2 296 (3)	262 (4)
Hidalgo	3 654	1 434	72
Jalisco	5 931 (4)	2 794 (2)	315 (3)
México	3 799	1 624	75
Michoacán	5 012	2 223 (4)	135
Morelos	3 219	1 199	36
Nayarit	3 516	1 417	72
Nuevo León	3 236	1 152	182
Oaxaca	9 019 (1)	3 672 (1)	732 (1)
Puebla	4 139	1 677	61
Querétaro	3 150	1 213	52
Quintana Roo	1 653	107	12
San Luis Potosí	3 530	1224	74
Sinaloa	2 922	1 113	83
Sonora	3 665	947	89
Tabasco	2 616	202	12
Tamaulipas	3 457	911	74
Tlaxcala	1 229	410	0
Veracruz	6 876 (3)	1 870 (5)	251 (5)
Yucatán	1 584	131	11
Zacatecas	2 415	982	20

por ejemplo reducción de especies a sinonimia, obliga a reevaluar constantemente estas cifras, así como su distribución geoespacial. Sin embargo, la proporción de especies endémicas del territorio nacional es muy alta, lo que indica que en nuestro país se tienen condiciones tanto bióticas como abióticas que promueven tasas de especiación muy particulares, observadas en pocos lugares del planeta.

En el Cuadro 3 se presentan cifras acerca de la riqueza total y de especies endémicas registradas en cada uno de los 5 principales biomas de México; todos ellos registran números importantes de especies, siendo el bosque templado (BTE) el que contiene la mayor riqueza (8 824 especies) y el bosque tropical húmedo la menor (5 296). Por su número de especies endémicas de México, destaca también el BTE

(4 534 especies), aunque con excepción del BTH, todos los otros biomas contienen un importante componente endémico y con cifras no muy dispares entre ellos (Cuadro 3). Mención especial merece el bosque húmedo de montaña (BHM), pues después del BTE y el matorral xerófilo (MXE), es el bioma con mayor riqueza florística, pero ocupando una superficie significativamente menor que el de esos otros 2 biomas (Villaseñor, 2010; Cruz-Cárdenas et al., 2012). El BHM registra la mayor riqueza de especies por unidad de superficie y es tal vez por su poca extensión territorial, el bioma más amenazado en México debido a razones antropogénicas, principalmente a la fragmentación de su hábitat.

Es interesante observar que, como ocurre a nivel de biomas, prácticamente en todas las formas de crecimiento se observan también altos porcentajes de endemismo (Cuadro 2). Destacan las hierbas y los arbustos, donde casi 1 de cada 2 especies en el país son endémicas. El Cuadro 2 no incluye a las plantas suculentas; por ejemplo, los miembros de las familias Cactaceae y Crassulaceae, donde se ha documentado que más del 70% de ellas restringen su distribución geográfica al territorio nacional. Un hábito contrastante es el de las plantas acuáticas y subacuáticas; se tiene documentada la existencia en México de unas 1 283 especies asociadas a los ambientes acuáticos, pero solamente 157 de ellas (12.2%) son endémicas de México.

Nivel de conocimiento de la flora de México. Algunos autores han discutido el número estimado de especies que contiene la flora de México (Rzedowski, 1991; Toledo, 1993; Dirzo y Gómez, 1996; Villaseñor, 2003; Espejo-Serna et al., 2004). Algunas de esas estimaciones ya han sido superadas por la realidad, por lo que es difícil todavía proponer una estimación más o menos confiable. De estos análisis se deduce que la acumulación anual de especies nuevas continúa a una tasa creciente desde 1753, fecha que se toma como inicio de la taxonomía moderna (Villaseñor, 2003; Llorente-Bousquets y Ocegueda, 2008). La figura 2 ilustra la acumulación por décadas del conocimiento taxonómico de las Magnoliophyta en México. La tasa de acumulación mostrada indica que en promedio se registran 899 especies nuevas para la ciencia (o nombres nuevos por reajustes taxonómicos) cada década, es decir, casi 90 especies por año. La pendiente de la curva de acumulación sigue muy pronunciada, lo que sugiere que la asíntota todavía está muy lejos de ser alcanzada; es difícil entonces proyectar en este momento una cifra confiable del número de especies que pudiera contener la flora de México; lo que es evidente es que considerar un número de 25 000 especies o mayor no es una cifra descabellada, valor que ubicaría al país como el tercero o cuarto con la mayor riqueza, muy parecida a la de China, tal vez solamente superada por Brasil y Colombia. Villaseñor (2003) estimó en cerca de 29 000 especies la flora de México, faltando en la actualidad más de 7 000 para alcanzar esa cifra. Desde la década de los cincuenta del siglo pasado hasta el día de hoy, se ha descrito una cantidad más o menos constante de especies, por lo que probablemente será dentro de unos 60 años cuando logremos alcanzar un conocimiento completo de nuestra flora.

Distribución de la riqueza a nivel estatal. El cuadro 4 presenta las cifras de riqueza de especies de Magnoliophyta que ha sido posible registrar para cada estado del país. Para la mayoría de los estados, las cifras no difieren considerablemente a las registradas por Villaseñor (2003); sin embargo, hay algunos estados donde el trabajo de inventario ha enriquecido de manera importante la información de su riqueza florística. Es interesante reafirmar el hecho de que sitios con alta riqueza son igualmente sitios con alto número de especies endémicas. Solamente Chiapas contiene un número inferior de especies endémicas de México (pero no de endémicas exclusivas del estado), comparado con otros estados igualmente megadiversos (Oaxaca, Veracruz, Guerrero, Jalisco), seguramente debido a su posición limítrofe con Guatemala, país con el que comparte un gran número de especies, muchas de ellas conocidas de ambos territorios.

Todos los estados del país, con excepción del Distrito Federal y Tlaxcala, contienen especies endémicas restringidas a su territorio político. Es muy importante documentar bien la distribución geográfica de estos microendemismos, pues representan un patrimonio exclusivo de tales entidades federativas y deberían tener estrategias especiales para la conservación de sus sitios, varios de ellos seguramente irremplazables.

Agradecimientos

Agradecemos al Dr. Fernando Álvarez la invitación para presentar en este número especial nuestra contribución. Es imposible agradecer personalmente al numeroso grupo de taxónomos, tanto mexicanos como extranjeros que de manera personal o a través de sus publicaciones, han contribuido a enriquecer la información aquí presentada. De igual manera los varios miles de trabajos que documentan la riqueza florístico-taxonómica de México, son la fuente principal que ha permitido llegar al nivel de conocimiento que tenemos actualmente sobre la flora de México. El apoyo de Guadalupe Segura en la búsqueda de literatura y manejo de la información en bases de datos, ha permitido llevar a cabo este estudio de una manera más fácil y expedita.

Literatura citada

APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering

plants: APG III. Botanical Journal of the Linnean Society161:105-121.

Cruz-Cárdenas, G., J. L. Villaseñor, L. López-Mata y E. Ortiz. 2012. Potential distribution of Humid Mountain Forest in Mexico. Botanical Sciences 90:331-340.

Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, 1262 p.

Cronquist, A., A. Takhtajan y W. Zimmermann. 1966. On the higher taxa of Embryobonta. Taxon 15:129-134.

Dirzo, R. y G. Gómez. 1996. Ritmos temporales de la investigación taxonómica de plantas vasculares en México y una estimación del número de especies conocidas. Annals of the Missouri Botanical Garden 83:396-403.

Espejo-Serna, A., A. R. López-Ferrari e I. Salgado-Ugarte. 2004. A current estimate of Angiosperm diversity in Mexico. Taxon 53:127-130.

Gurevitch, J., S. M. Scheiner y G. A. Fox. 2002. The ecology of plants. Sinauer. Sunderland, Massachusetts. 523 p.

Krebs, C. J. 1978. Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance. Second Edition. Harper & Row. New York. 678 p.

Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In* Capital Natural de México: conocimiento actual de la biodiversidad, volumen I. Conabio, México, D. F. p. 283-322.

Mauseth, J. D. 1998. Botany: an introduction to plant biology. Jones and Bartlett Publishers. Massachusetts. 794 p.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa. México. 432 p.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botanica Mexicana 14:3-21.

Stevens, P. F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since]. http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/, última consulta: 13.VIII.2012.

Toledo, V. M. 1993. La riqueza florística de México: un análisis para conservacionistas. *In* Logros y perspectivas del conocimiento de los recursos vegetales de México en vísperas del siglo XXI, S. Guevara, P. Moreno-Casasola y J. Rzedowski (comps.). Instituto de Ecología, A.C./Sociedad Botánica de México. Xalapa, Veracruz. p. 109-123.

Villaseñor, J. L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. Interciencia 28:160-167.

Villaseñor, J. L. 2004. Los géneros de plantas vasculares de la flora de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 75:105-135.

Villaseñor, J. L. 2010. El bosque húmedo de montaña en México y sus plantas vasculares: catálogo florístico taxonómico. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Universidad Nacional Autónoma de México. México. 40 p.

Villaseñor, J. L., J. A. Meave, E. Ortíz y G. Ibarra-Manríquez. 2003. Biogeografía y conservación de los bosques tropicales húmedos de México. *In* Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.).Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 209-216.

Wikström, N., V. Savalainen y M. W. Chase. 2001. Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. Proceedings of the Royal Society B 268:2211-2220.

World Wildlife. http://worldwildlife.org/biomes; última consulta: 13.VIII.2012.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S143-S153, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32074

Biodiversidad de Porifera en México

Biodiversity of Porifera in Mexico

José Luis Carballo[1]✉, Patricia Gómez[2] y José Antonio Cruz-Barraza[1]

[1]*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México (Unidad Académica Mazatlán). Av. Joel Montes Camarena s/n, 82000 Mazatlán, Sinaloa, México.*
[2]*Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Unidad Académica de Ecología y Biodiversidad Acuática). Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria 04510, México, D. F. México*
✉ *jlcarballo@ola.icmyl.unam.mx*

Resumen. Los primeros registros de esponjas en México se remontan al siglo XIX, siendo el naturalista británico Albany Hancock (1806-1873) el primero en citar a una esponja en aguas mexicanas. Sin embargo, a pesar de este comienzo tan temprano, no ha sido hasta las últimas décadas cuando se ha logrado un avance comparable al de los países con mayor tradición en el estudio del grupo. Actualmente, la fauna de esponjas de México, considerando únicamente la clase Demospongiae, está compuesta por 517 especies, siendo 174 de ellas endémicas. Poco más de la mitad de las especies (292) en México se distribuyen en el Atlántico, pero la mayoría de las que son endémicas pertenecen a la región del Pacífico (138 especies), indicando este hecho la falta de estudios sobre el grupo en toda el área del Pacífico este y especialmente en las costas de Sudamérica. Es importante comentar que las clases Calcarea y Hexactinellida, dada la falta casi total de estudios sobre ellas, no se han incluido en este trabajo. Durante la última década y aunado al incremento en el conocimiento de la diversidad de esponjas en las costas de México, se han realizado estudios funcionales, muchos de ellos en los ecosistemas coralinos.

Palabras clave: esponjas, diversidad, biogeografía, importancia ecológica, biotecnología.

Abstract. The first records of sponges in Mexico date back to the nineteenth century, being the British naturalist Albany Hancock (1806-1873) the first to cite a sponge in Mexican waters. However, despite this early beginning, it was not until recent decades when the knowledge of sponges has achieved a breakthrough comparable to countries with a tradition in the study of the group. Currently, the sponge fauna of Mexico, considering only the class Demospongiae, consists of 517 species, with 174 of them endemic to Mexico. Just over half of the species (292), are distributed in the Mexican Atlantic, but most of the endemics are from the Mexican Pacific (138 species), indicating this figure the lack of studies on the group in the whole area of the eastern Pacific, and especially on the coasts of South America. It is important to note that the classes Calcarea and Hexactinellida, given the almost total lack of research on them, are not included in this work. During the last decade, coupled with the increase in the knowledge of diversity of sponges of Mexico, functional studies have been conducted, many of them in coral reef ecosystems.

Key words: sponges, diversity, biogeography, ecological importance, biotechnology.

Introducción

México es uno de los países del mundo considerados como megadiversos ya que además de presentar un alto porcentaje de endemismos, forma parte del selecto grupo de naciones poseedoras de la mayor cantidad y diversidad de animales y plantas (Espinosa et al., 2008). Sin embargo, aunque el grado de conocimiento de la diversidad terrestre es alto, los grupos de invertebrados marinos como las esponjas, han sido poco estudiados a pesar de ser uno de los grupos más biodiversos y abundantes de los ecosistemas acuáticos de todo el mundo (Soest et al., 2012).

Recibido: 08 junio 2012 ; aceptado: 26 noviembre 2012

Las esponjas que constituyen el phylum Porifera son los organismos acuáticos multicelulares más primitivos y simples que se conocen y es un grupo clave para entender la evolución de los metazoarios (Erpenbeck y Wörheide, 2007). En esencia, una esponja es una agrupación de células que funcionan juntas, pero con poca integración y control de sus actividades celulares. Una de las células típicas de las esponjas son los coanocitos, células flageladas que se encargan de crear el flujo interno de agua, de atrapar y digerir las partículas de alimento, de absorber el oxígeno y de expulsar sustancias de desecho. No obstante, su gran éxito se debe probablemente a que poseen un tipo de células llamadas arqueocitos, con una habilidad única en el reino animal ya que tienen la capacidad de transformarse en cualquier otro tipo de célula que la esponja necesite, además

de servir como un sistema único de reparación celular. Este diseño estructural, aunque aparentemente simple, les ha permitido sobrevivir a muchas crisis y extinciones durante los últimos 600 millones de años.

Importancia ecológica y comercial. La importancia ecológica de las esponjas se debe en gran parte a su capacidad para filtrar grandes cantidades de agua, ya que en promedio pueden bombear 1 200 veces su propio volumen por día (Carballo y Gómez, 2002). Debido a esta gran capacidad de filtración, cumplen una función muy importante en el acoplamiento bento-pelágico, ya que entrelazan las cadenas alimentarias entre los distintos organismos de los ecosistemas marinos, además de ser capaces de retirar hasta el 90% de las bacterias y entre el 23 y el 63% de los virus del agua (Hadas et al., 2006). También son importantes en el ciclo del carbonato de calcio, por su continuo proceso de bioerosión y reincorporación de material calcáreo al medio (Nava y Carballo, 2008), por la gran densidad y diversidad de microorganismos simbiontes que pueden albergar, que pueden constituir entre el 40 y el 60% del volumen de algunas especies, y por la gran densidad y diversidad de microorganismos simbiontes que pueden constituir entre el 40 y el 60% del volumen de algunas especies (Hentschel et al., 2006). Además, las esponjas contribuyen considerablemente a la producción primaria y a la regeneración de nutrientes en los ecosistemas donde habitan (Webster, 2007).

Debido a la alta conexión con el medio que las rodea, las esponjas son uno de los grupos marinos más importantes como bioindicadores de la calidad ambiental (Carballo y Naranjo, 2002) y las esponjas coralinas son paleoindicadoras por su esqueleto, de cambios ambientales históricos con una antigüedad superior a la de los propios corales hermatípicos (Swart et al., 1998).

Desde la antigüedad, las esponjas marinas ya eran utilizadas por el hombre como utensilios domésticos, como esponjas de baño, o para acojinar sillas y cascos de batalla. Actualmente, son cultivadas y comercializadas por empresas de la industria cosmética sobre todo para la obtención de esponjas de baño. Probablemente, una de las características más importantes de las esponjas desde el punto de vista biotecnológico se debe a la gran variedad de productos naturales que producen, ya que seguramente es el grupo marino más importante en cuanto a la producción de compuestos bioactivos (van Soest y Braekman, 1999). De hecho, uno de los pocos fármacos de origen marino que se comercializan en la actualidad se encontró en 1950, en la esponja del Caribe *Tethya crypta* (actualmente *Cryptotethya crypta*). Posteriormente por síntesis, se obtuvieron los análogos Ara-A (Vidarabin, Vidarabin Thilo®), antivirales muy efectivos sobre todo contra diversos herpes y los Ara-C (Cytarabin, Alexan®, Udicil®, Laracit), actualmente uno de los pocos compuestos efectivos contra leucemias y linfomas en adultos y niños (McConnell et al., 1994). Más recientemente, a finales del 2010, se aprobó el uso de otro compuesto derivado de una esponja marina, el Halaven (mesilato de eribulina), análogo sintético de la halicondrina B, un producto natural aislado de la esponja marina *Halichondria okadai*, indicado para el tratamiento del cáncer de mama (Cortés et al., 2011).

En México, el estudio de los productos naturales derivados de esponjas se inició entre la década de los 70 y 80, fundamentalmente por el Dr. Gerardo Green del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (Green y Bakus, 1975; Green, 1977a; Green et al., 1990). Posteriormente, otros investigadores realizaron algunos trabajos sobre el mismo tema (Cruz-Sosa et al., 1990; Quijano et al., 1994; Carballo et al., 2006; Hernández-Guerrero, 2007; Zubía et al., 2008). Sin embargo, es importante mencionar que hasta el momento no se ha consolidado en el país una línea de investigación basada en la biotecnología de productos naturales de invertebrados marinos, especialmente de esponjas. Parte del problema para mantener una línea de investigación de este tipo estriba en la dificultad para obtener suficiente cantidad del producto activo para realizar los estudios farmacológicos, al menos durante las fases preclínica y clínica de estudio, ya que la recolección de esponjas es un proceso que debe ser descartado de antemano debido a que la mayoría presenta un crecimiento muy lento. En México, también se han hecho algunos estudios pilotos para la producción de esponjas en sistemas naturales y controlados que demuestran que la producción de metabolitos activos a partir de esponjas cultivadas podría ser una opción viable para algunas especies (Carballo et al., 2010).

Otro campo interesante donde las esponjas están incursionando es el de los biomateriales, los cuales son el resultado de un largo proceso evolutivo y nos muestran lo que ha conseguido la naturaleza después de millones de años de evolución, creando no sólo materiales con propiedades extraordinarias, sino también técnicas sofisticadas de fabricación, más allá de lo que es capaz la tecnología actual (Elices, 2000). En este campo, las esponjas marinas también constituyen un recurso increíble, ya que el esqueleto de algunas especies, principalmente las del género *Aplysina*, tienen una estructura tal que funciona como andamiaje para el cultivo de células en la regeneración de tejidos como el cartílago (Ehrlich, 2010a, b). Las esponjas también han adquirido un gran interés debido a que son capaces de construir nanoestructuras de silicio (espículas) (Fig. 1) a temperatura ambiente que pudieran tener una aplicación importante en la industria del silicio (Bond y McAuliffe, 2003).

Problemática en el estudio de las esponjas. En la actualidad, la taxonomía de los Porifera está basada principalmente en la morfología de sus elementos esqueléticos (espículas) (Fig. 1)

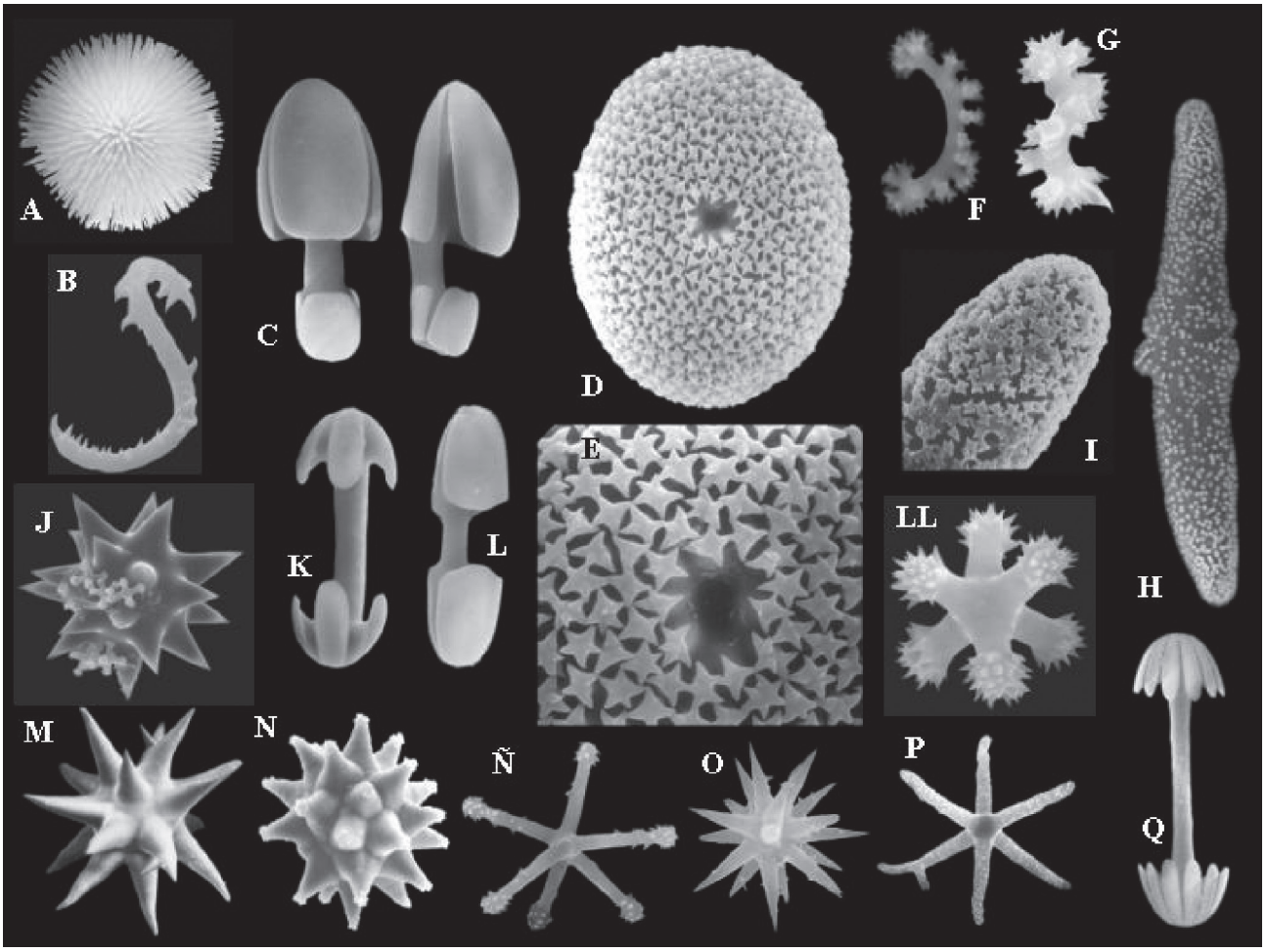


Figura 1. Algunos ejemplos de la ultraestructura de espículas microescleras de diferentes esponjas: A, transicional a esterraster; B, sigmaespira de *Cinachyrella*; C, anisoquela de *Mycale*; D-E, esterraster de *Geodia*; F-G, espirasteres de Hadromerida; H-I, aspidaster de *Erylus*; J, M, esferaster de *Tethya*; K-L, isoquelas de Microcionidae, LL, P, tilaster y quiaster de *Tethya*; N, esferaster de *Chondrilla*; Ñ, quiaster de *Erylus*; O, oxiaster de *Geodia*; Q, birotulo de *Iotrochota* (fotos al microscopio electrónico de barrido por Yolanda Hornelas de Uribe).

y en su disposición en el cuerpo de la esponja. Sin embargo, el poco conocimiento que se tiene sobre los procesos de espiculogénesis y la verdadera función de las espículas en el esqueleto, dificulta el uso de estos caracteres como base para reconstrucciones filogenéticas (Uriz et al., 2003). Aunado a ésto, las esponjas presentan una extraordinaria plasticidad (Figs. 2-4) que afecta los caracteres morfológicos utilizados en su clasificación, lo que dificulta la realización de estudios taxonómicos y filogenéticos, dando como resultado hipótesis que cambian a los pocos años (Erpenbeck y Wörheide, 2007). Esta complejidad en su estudio ha resultado en la falta de especialistas en muchos países, particularmente en México. Por otro lado, el Dr. Gerardo Green quien inició sus proyectos sobre poríferos en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (UNAM) en 1974, falleció en 1986 casi al comienzo de su carrera. La continuidad de uno de sus proyectos sobre biodiversidad se mantuvo hasta la actualidad en el Laboratorio de Taxonomía y Sistemática de Esponjas Marinas del mismo instituto en Ciudad Universitaria. Posteriormente, la creación del Laboratorio de Ecología del Bentos en el Instituto de Ciencias del Mar (UNAM) en 1999, marcó un punto de inflexión en el estudio de las esponjas de México debido por una parte, al gran número de alumnos de maestría y doctorado que se especializan en esponjas y por otra, a la intensa labor de investigación realizada en aguas del Pacífico mexicano.

En la actualidad, existen 2 colecciones formales en México y ninguna de éstas resguarda los ejemplares citados en la literatura antigua ya que éstos se encuentran dispersos en colecciones extranjeras, principalmente en los Estados Unidos de Norteamérica y en Inglaterra, aunque también lamentablemente, algunas de ellas se han perdido. Las

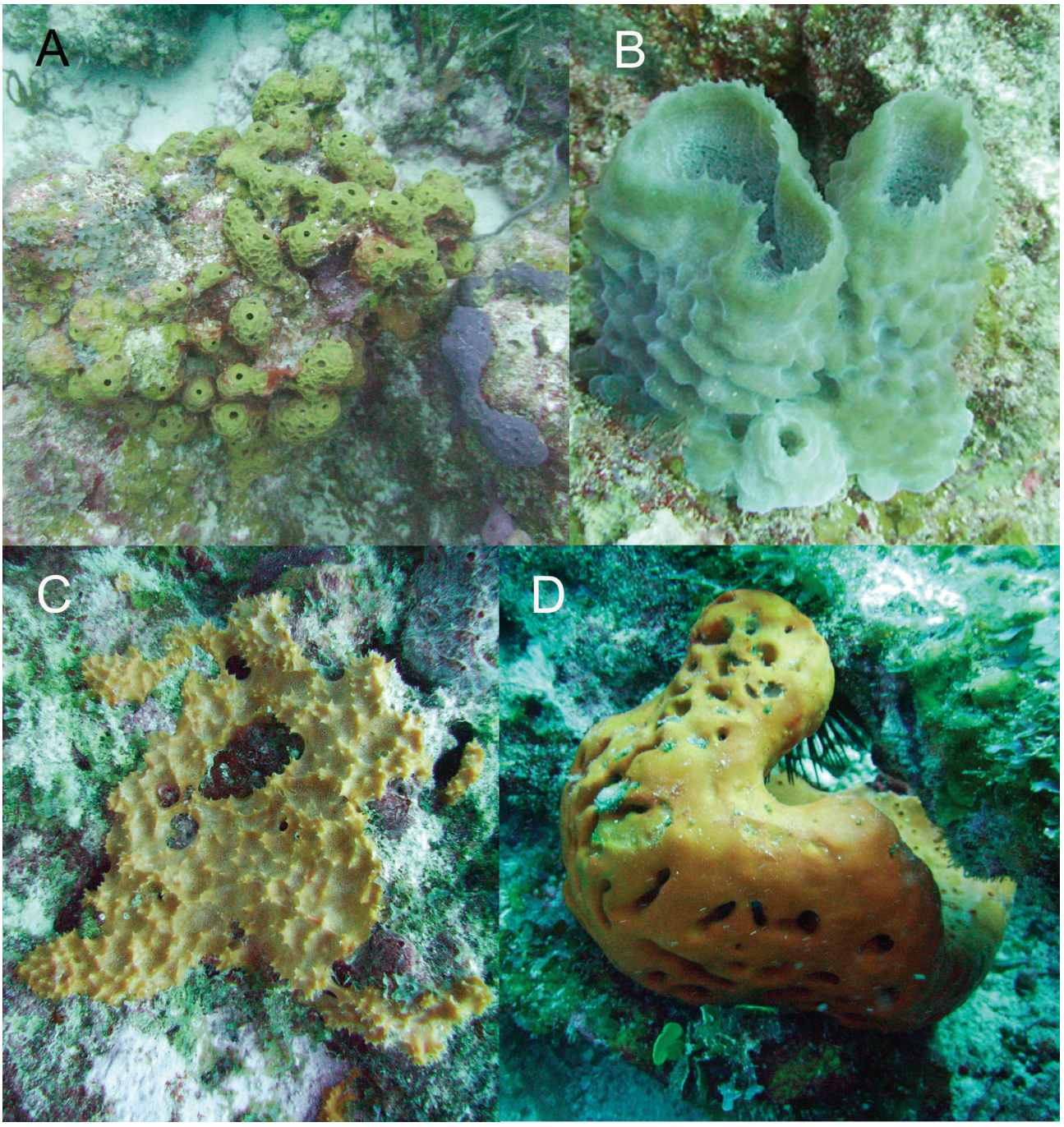


Figura 2. Esponjas del golfo de México, cayo Arenas y bancos Ingleses, Campeche: A, *Smenospongia aurea*; B, *Callyspongia plicifera*; C, *Scopalina ruetzleri*; D, *Agelas clathrodes*.

colecciones de esponjas más importantes se encuentran depositadas en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Una de ellas es la Colección Nacional del Phylum Porifera Gerardo Green en el D. F., la cual alberga alrededor de 16 000 ejemplares (55 tipos), algunos de ellos recolectados desde el año de 1934 a la fecha y provenientes de todos los litorales marinos de la República Mexicana (Gómez, 2009). La otra colección es la de Esponjas, ubicada en la Unidad Académica Mazatlán, del ICMyL - UNAM (registro OAX-MAM-135-10-02), que cuenta con 3 000 ejemplares y 70 tipos del Pacífico mexicano.

Revisión histórica del estudio de los poríferos en México. El primer científico que comenzó con el estudio de las esponjas en México fue Albany Hancock, quien describió

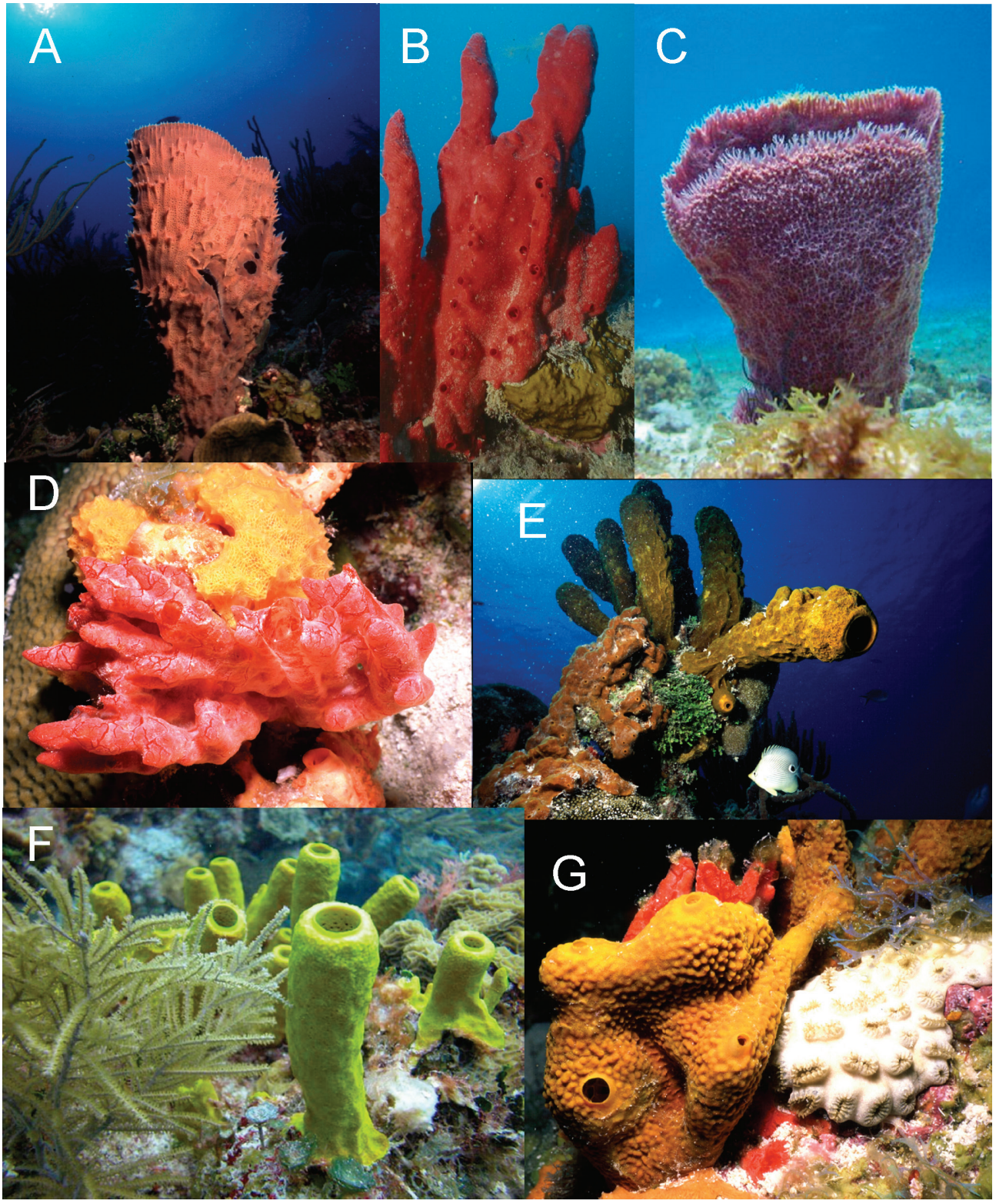


Figura 3. Esponjas del Caribe (banco Chinchorro, Quintana Roo). A, *Callyspongia vaginalis*; B, *Amphimendon compressa*; C, *Niphates digitalis*; D, *Monanchora arbuscula*; E, *Ectyoplasia ferox* abajo a la izquierda y *Aplysina fistularis* tubular amarilla; F, *Aplysina fistularis*; G, *Aiolochroia crassa.*

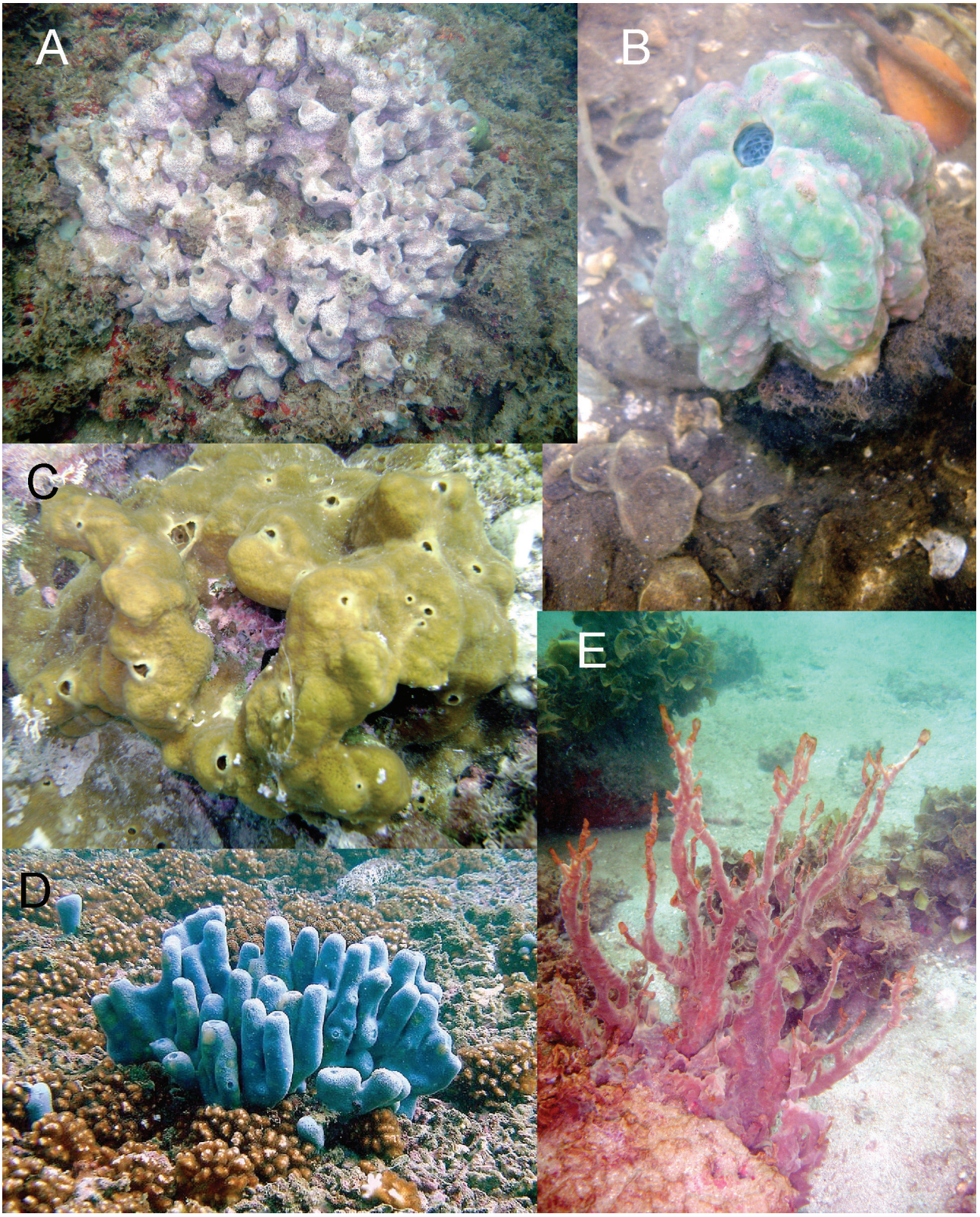


Figura 4. Esponjas del Pacífico. A, *Haliclona caerulea*; B. *Craniella* sp.; C, *Cliona raromicrosclera*; D, *Amphimedon texotli*; E, *Mycale ramulosa*.

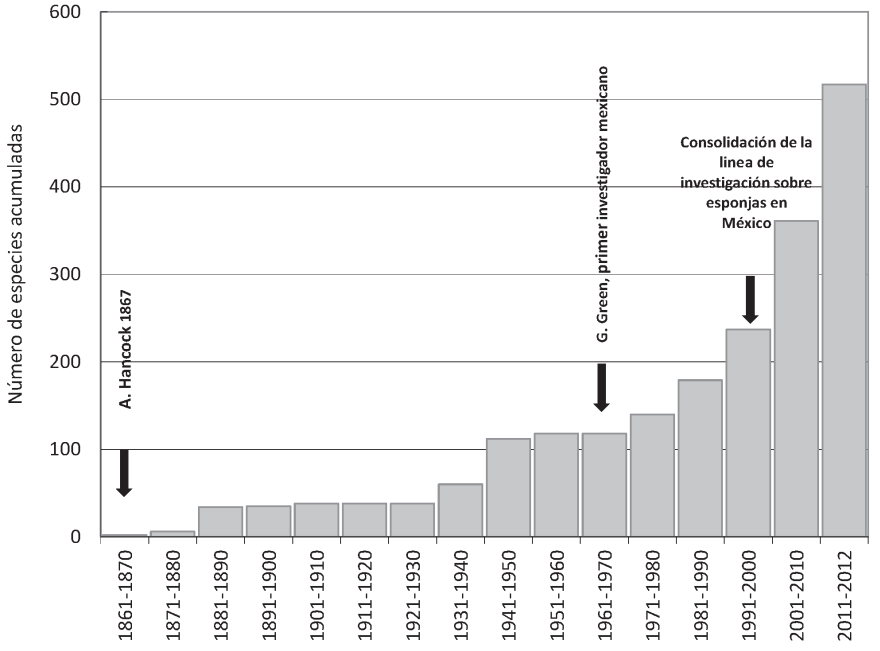


Figura 5. Número acumulado de especies (Cl. Demospongiae) descritas desde el comienzo de los estudios sobre esponjas en México hasta la actualidad. Se marcan los principales acontecimientos a lo largo de estos años (ver texto para más información).

2 organismos de la bahía de Mazatlán (océano Pacífico, Sinaloa) en 1867 y pocos años más tarde otro naturalista, Bowerbank (1873), describió 3 especies mexicanas sin especificar la localidad. Posteriormente, casi a la vez se empezaron a publicar algunos trabajos en la costa atlántica (Topsent, 1889) y pacífica de México (Carter, 1882), y se realizaron algunas expediciones científicas locales como la del Albatross (Pacific Expeditions of the US Fish Commission Steamer Albatross), que se centró en las aguas del Pacífico este (Wilson, 1904; Lendenfeld, 1910).

Después de más de 5 décadas, el estudio de la fauna de esponjas en el Pacífico mexicano fue retomado por Laubenfels (1935), quien describió 9 especies procedentes de Baja California y 10 años después, Dickinson (1945) publicó una monografía sobre especies del golfo de California.

El primer investigador mexicano dedicado al estudio de la biodiversidad de Porifera fue el Dr. Gerardo Green (1946-1986), cuyos estudios revelan un gran número de especies en aguas mexicanas (Green, 1977a, b; Gómez y Green, 1984; Green y Gómez, 1986; Green et al., 1986; Green et al., 1990).

Sin embargo, no ha sido hasta las 2 últimas décadas cuando se ha logrado un importante avance en el conocimiento de las esponjas de México, en la región del Atlántico (Gómez, 2002, 2006, 2007) y sobre todo en el Pacífico mexicano (e.g. Gómez y Bakus, 1992; Gómez, 1998; Bautista et al., 2006; Cruz-Barraza y Carballo, 2008; Carballo et al., 2010; Cruz-Barraza et al., 2011). Debido a la importancia ecológica de las esponjas, se han realizado estudios más funcionales, algunos relacionados con su papel en los ecosistemas coralinos de México (e.g. Carballo et al., 2008a, b; Nava y Carballo, 2008; Ávila y Carballo, 2009; Bautista et al., 2010).

Diversidad

En la Figura 5 se representa la evolución del estudio de las esponjas en aguas mexicanas desde el trabajo de Hancock, hasta la actualidad. Es evidente que hasta la década de 1970, no empieza de manera consistente el estudio de las esponjas en México, marcado este momento por el hecho de que es el investigador nacional, Dr. Green, quien continúa la labor de los naturalistas extranjeros. Posteriormente, a finales de los 90, se da otro hito importante marcado por la creación del Laboratorio de Ecología del Bentos, ICMyL - UNAM, el cual se centra principalmente en estudio de las esponjas del Pacífico este. A partir de ese momento, se consolida la línea de investigación a nivel nacional, sobre todo a través de la formación de jóvenes doctores especializados en el grupo.

Actualmente, la fauna de esponjas de las costas de México se compone de 517 especies, la gran mayoría de la clase Demospongiae, siendo el orden Poecilosclerida el que presenta mayor diversidad con el 29% de las especies; seguido por el Haplosclerida con el 15% y el Hadromerida con el 13% (Fig. 6, Cuadro 1). En general, podemos afirmar

que el grado de conocimiento que tenemos de la clase Demospongiae se puede considerar bueno, sobre todo en lo que concierne a los órdenes Poecilosclerida y Hadromerida, fundamentalmente porque se han realizado tesis de maestría y doctorado, y trabajos específicos para esos grupos. Sin embargo, otros como el Haplosclerida y sobre todo el Halichondrida, necesitan ser estudiados con la misma intensidad que los anteriores.

Por regiones biogeográficas, el área que alberga más especies es la provincia de Cortés con 156 especies (25% del total), seguida por el Banco de Campeche con 148 (24%) y el Caribe mexicano con 111 (17.8%) (Fig. 7, Cuadro 1). Es evidente que estas provincias han recibido mayor esfuerzo de muestreo durante los últimos años; el resto, sobre todo las ubicadas en el Pacífico, requieren de más estudios para conocer la diversidad que albergan de manera más aproximada.

Al analizar la distribución de las especies, es evidente que gran parte de ellas se encuentran a lo largo de las aguas Atlántico-Americanas (49%) (Fig. 8, Cuadro 1). Es importante resaltar que este dato se refiere principalmente a las especies caribeñas, las cuales sin duda, se encuentran en una de las áreas geográficas más conocidas en el mundo en lo que se refiere a esponjas. De las especies conocidas en México, cerca del 29% pueden considerarse endémicas, el número hace referencia principalmente a especies descritas en aguas del Pacífico mexicano. Sin embargo, este porcentaje podría estar sobreestimado debido al bajo conocimiento que se tiene de la fauna de esponjas de México en general y particularmente en el Pacífico oriental.

En menores porcentajes podemos encontrar especies que tienen amplia distribución (5%), distribución anfipacífica (3.4%) y anfiatlántica (2%). Si bien en las últimas décadas se ha demostrado la escasa capacidad de dispersión que tienen en general las esponjas, aún existe un considerable número de registros válidos de especies con una amplia distribución. Esto puede ser atribuido a la falta de actualización de muchas especies descritas en la literatura antigua y a la dificultad que existe en la actualidad para distinguir especies con morfología muy similar, como en el caso de especies crípticas o gemelas.

Se puede concluir que el conocimiento en la diversidad de los poríferos y su papel ecológico en los ecosistemas mexicanos, ha recibido un importante avance durante los últimos años. Los resultados obtenidos ponen de manifiesto la gran importancia de este grupo zoológico y es evidente que con la continuidad que actualmente se le está dando a diversas investigaciones, y sobre todo con la incorporación de técnicas moleculares (Cruz-Barraza et al., 2012), en poco tiempo se dispondrá de un buen conocimiento de la biodiversidad mexicana de esponjas y su potencial aplicación en diversos campos (e.g. farmacología, biotecnología y conservación).

Cuadro 1. Distribución sistemática de las especies de esponjas (Cl. Demospongiae) mexicanas en sus respectivos órdenes (columnas 1 y 2). Distribución en las provincias biogeográficas ubicadas en territorio nacional (columnas 3, 4) y afinidades biogeográficas (columnas 5, 6)

Orden	*%*	*Provincia*	*%*	*Afinidades*	*%*
Poecilosclerida	29	Cortés	25	Atlántico-americanas	49
Haplosclerida	15	Banco de Campeche	24	Endémicas	29
Hadromerida	13	Caribe mexicano	17.8	Pacífico este	11
Halichondrida	9	Mexicana	11	Amplia distribución	5
Astrophorida	9	Suroeste del golfo de México	10.6	Anfipacífica	3.4
Dictyoceratida	8	Californiana	9	Anfiatlántica	2
Verongida	5	Panámica	2		
Spirophorida	3	A. Revillagigedo	1		
Homoclerophorida	2				
Chondrosida	2				
Dendroceratida	2				
Agelasida	2				
Listhistida	1				
Halisarcida	0.2				

Agradecimientos

Al Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México por el apoyo y financiamiento. A Sergio Nolasco Pérez por la toma de fotografías submarinas de las Figuras 2 y 3. A los buques oceanográficos Puma y Justo Sierra, y a la Conabio, PAPIIT y CONACyT, por el apoyo otorgado durante estos últimos años para el estudio de las esponjas del Pacífico de México.

Literatura citada

Avila, E. y J. L. Carballo. 2009. A preliminary assessment of the invasiveness of the Indo-Pacific sponge *Chalinula nematifera* on coral communities from the tropical Eastern Pacific Ocean. Biological Invasions 11:257-264.

Bautista, E., J. L. Carballo, J. A. Cruz-Barraza y H. Nava. 2006. New coral reef boring sponges (Hadromerida, Clionaidae) from the Mexican Pacific Ocean. Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom 86:963-970.

Bautista, E., J. L. Carballo y M. Maldonado. 2010. Reproductive cycle of the coral-excavating sponge *Thoosa mismalolli* (Clionaidae) from Mexican Pacific coral reefs. Invertebrate Biology 129:285-296.

Bond, R. y J. C. McAuliffe. 2003. Silicon biotechnology: New opportunities for carbohydrate science. CSIRO Publishing, Australian Journal of Chemistry 56:7-11.

Bowerbank, J. S. 1873. Contributions to a general history of the Spongiadae. Part IV. Proceedings of the Zoological Society of London. p. 3-25.

Carballo, J. L. y P. Gómez. 2002. Las esponjas marinas de Sinaloa: un recurso desconocido en nuestro litoral. *In* Atlas de los ecosistemas de Sinaloa. Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología (ed.). Sinaloa, México. p. 117-125.

Carballo, J. L. y S. Naranjo. 2002. Environmental assessment of a large industrial marine complex based on a community of benthic filter-feeders. Marine Pollution Bulletin 44:605-610.

Carballo, J. L., E. Zubía y M. J. Ortega. 2006. Biological and chemical characterization of three new species of Dysidea (Porifera: Demospongiae) from the Pacific Mexican coast. Biochemical, Systematics and Ecology 34:498-508.

Carballo, J. L., J. A. Cruz-Barraza, H. Nava y E. Bautista-Guerrero. 2008a. Esponjas perforadoras de sustratos calcáreos. Importancia en los ecosistemas arrecifales del Pacífico este. Conabio, México. 183 p.

Carballo, J. L., E. Bautista-Guerrero y E. Leyte-Morales. 2008b. Boring sponges and the modeling of coral reefs in the east Pacific Ocean. Marine Ecology Progress Series 356:113-122.

Carballo, J. L., B. Yáñez, E. Zubía, M. J. Ortega y C. Vega. 2010. Culture of explants from the sponge *Mycale cecilia* to obtain bioactive mycalazals-type metabolites. Marine Biotechnology 12:516-525.

Carter, H. J. 1882. Some sponges from the West Indies and Acapulco in the Liverpool Free Museum described, with general and classificatory remarks. Annals and Magazine of Natural History 5:266-301.

Cortés, J., J. O´Shaughnessy, D. Loesch, J. L. Blum, L. T. Vahdat y K. Petrakova. 2011. On behalf of the EMBRACE investigators. Eribulin monotherapy versus treatment of physician´s choice in patients with metastatic breast cancer (EMBRACE): a phase 3 openlabel randomised study. Lancet 377:914-923.

Cruz-Barraza, J. A. y J. L. Carballo. 2008. Taxonomy of sponges (Porifera) associated with corals from the Mexican Pacific Ocean. Zoological Studies 47:741-758.

Cruz-Barraza, J. A., J. L. Carballo, E. Bautista-Guerrero y H. H. Nava. 2011. New species of excavating sponges (Porifera: Demospongiae) on coral reefs from the Mexican Pacific Ocean. Journal of Marine Biology Association of the United Kingdom 91:999-1013.

Cruz-Barraza, J. A, J, L. Carballo, A. Rocha-Olivares, E. Hermann y M. Hog. 2012. Integrative taxonomy and molecular phylogeny of genus *Aplysina* (Demospongiae: Verongida) from Mexican Pacific. PLoS ONE 7:e42049.

Cruz-Sosa, F., L. Quijano, F. Gómez-Garibay y T. Ríos. 1990. Brominated metabolites from the sponge *Aplysina* (*Verongia*) *thiona*. Journal of Natural Products 53:543-548.

Dickinson, M. G. 1945. Sponges of the Gulf of California. Allan Hancock Pacific Expeditions. Vol. 11(1). Los Angeles. 251 p.

Elices, M. 2000. Materiales biológicos y biomateriales. Boletín de la Real Académica de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Naturales. p. 113-125.

Ehrlich, H., M. Ilan, M. Maldonado, G. Muricy, G. Bavestrello, Z. Kljajic, J. L. Carballo, S. Schiaparelli, A. Ereskovsky, P. Schupp, R. Born, H. Worch, V. V. Bazhenov, D. Kurek, V. Varlamov, D. Vyalikh, K, Kummer, V. V. Sivkov, S. L. Molodtsov, H. Meissner, G. Richter, E. Steck, W. Richter, S. Hunoldt, M. Kammer, S. Paasch, V. Krasokhin, G. Patzke y E. Brunner. 2010a. Three dimensional chitin-based scaffolds from *Verongida* sponges (Demospongiae: Porifera). Part I. Isolation and Identification of Chitin. International Journal of Biological Macromolecules 47:132-40.

Ehrlich. H., E. Steck, M. Ilan, M. Maldonado, G. Muricy, G. Bavestrello, Z. Kljajic, J. L. Carballo, S. Schiaparelli, A. Ereskovsky, P. Schupp, R. Born, H. Worch, V. V. Bazhenov, D. Kurek, V. Varlamov, D. Vyalikh, K. Kummer, V. V. Sivkov, S. L. Molodtsov, H. Meissner, G. Richter, S. Hunoldt, M. Kammer, S. Paasch, V. Krasokhin, G. Patzke, E. Brunner y W. Richter. 2010b. Three dimensional chitin-based scaffolds from *Verongida* sponges (Demospongiae: Porifera). Part II. Biomimetic Potential and Applications.

International Journal of Biological Macromolecules 47:141-145.

Erpenbeck, D. y G. Wörheide. 2007. On the molecular phylogeny of sponges. Zootaxa 1668:107-126.

Espinosa, D., S. Ocegueda, C. Aguilar, O. Flores y J. Llorente-Bousquets. 2008. El conocimiento biogeográfico de las especies y su regionalización natural. *In* Capital natural de México: conocimiento actual de la biodiversidad, vol. 1, Conabio, México. p. 33-65.

Gómez, P. 1998. First record and new species of *Gastrophanella* (Porifera: Demospongiae: Lithistida) from the central East Pacific. Proceedings of the Biological Society of Washington 111:774-780.

Gómez, P. 2002. Esponjas marinas del Golfo de México y el Caribe. AGT Editor, S. A. México D. F. 134 p.

Gómez, P. 2006. *Yucatania clavus*, new genus and species of the family Thrombidae (Porifera: Demospongiae: Astrophorida) from the continental shelf off Yucatán, México. Proceeding of the Biological Society of Washington 119:339-345.

Gómez, P. 2007. Inventario de las esponjas del PNSAV, con nuevos registros de especies (Porifera: Demospongiae). *In* Investigaciones científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano, A. Granados-Barba, L. G. Abarca-Arenas y J. M. Vargas-Hernández (eds.). Universidad Autónoma de Campeche. p. 51-72.

Gómez, P. 2009. La colección nacional del Phylum Porifera Gerardo Green. Tip Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, FES-Zaragoza 12:87-90.

Gómez, P. y G. J. Bakus. 1992. *Aplysina gerardogreeni* and *Aplysina aztecus* (Porifera: Demospongiae) new species from the Mexican Pacific. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 19:175-180.

Gómez, P. y G. Green. 1984. Sistemática de las esponjas marinas de Puerto Morelos, Quintana Roo, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 11:65-90.

Green, G. 1977a. Ecology of toxicity in marine sponges. Marine Biology 40:207-215.

Green, G. 1977b. Sinopsis taxonómica de 13 especies de esponjas del Arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 4:79-98.

Green, G. y G. J. Bakus. 1975. Toxicidad en esponjas y holoturias. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 2:61-66

Green, G., L. Fuentes-Velázquez y P. Gómez. 1986. Nuevos registros de Porifera del Arrecife La Blanquilla, Veracruz, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 13:127-146.

Green, G. y P. Gómez. 1986. Estudio taxonómico de las esponjas de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 13:273-300.

Green, G., P. Gómez y G. J. Bakus. 1990. Antimicrobial and ichthyotoxic properties of marine sponges from Mexican waters. *In* New perspectives in sponge biology, K. Rützler (ed.). Smithsonian Institution Press. Washington, D.C. p. 109-114.

Hadas, E., M. Shpigel y M. Ilan. 2006. Sea ranching of the marine sponge *Negombata magnifica* (Demospongiae, Latrunculiidae) as a first step for latrunnculin B mass production. Aquaculture 244:159-169.

Hentschel, U., K. M. Usher y M. W. Taylor. 2006. Marine sponges as microbial fermenters. FEMS Microbiology Ecology 55:167-177.

Hernández-Guerrero, C. J., E. Zubía, M. J. Ortega y J. L. Carballo. 2007. Cytotoxic dibromotyrosine-derived metabolites from the sponge *Aplysina gerardogreeni*. Bioorganic and Medicinal Chemistry 15:5275-5282.

Laubenfels, M. W. de. 1935. Some sponges of Lower California (Mexico). American Museum Novitates 779:1-14.

Lendenfeld, R. von. 1910. Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Comission Steamer "Albatross" from 1904-1905. The sponges I. The Geodiidae. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology 41:1-259.

McConnell, O. J., R. E. Longley y E. E. Koehn. 1994: The discovery of marine natural products with therapeutic potential. *In* The discovery natural products with therapeutic potential, V. P. Gullo (ed.). Butterworth- Heinemann, Boston. p. 109-174.

Nava, H. y J. L. Carballo. 2008. Chemical and mechanical bioerosion of boring sponges from Mexican Pacific coral reefs. Journal of Experimental Biology 211:2827-2831.

Quijano, L., F. Cruz-Sosa, I. Navarrete, P. Gómez y T. Ríos. 1994. Alkyl Glycerol monoethers from the marine sponge *Desmapsamma anchorata*. Lipids 29:731-734.

Soest, R. W. M. van y J. C. Braekman. 1999. Chemosystematics of Porifera: a review. Memoirs of the Queensland Museum 44:569-598.

Soest, R. W. M. van, N. Boury-Esnault, J. Vacelet, M. Dohrmann, D. Erpenbeck, N. De Voogd, N. Santodomingo, B. Vanhoorne, M. Kelly y J. N. A. Hooper. 2012. Global diversity of sponges (Porifera). PLoS one 7(4):e35105.

Swart, P., M. D. Moore, C. D. Charles y F. Böhm. 1998. Sclerosponges may hold new keys to marine paleoclimate. EOS, Transactions, American Geophysical Union 79:633-636.

Uriz, M. J., X. Turon, M. A. Becerro y G. Agell. 2003. Siliceous spicules and skeleton frameworks in sponges: Origin, diversity, ultrastructural patterns, and biological functions.

Microscopy Research and Technique 62:279-299.

Topsent, E. 1889. Quelques spongiaires du Banc de Campêche et de la Pointe-a-Pitre. Mémoires de la Société zoologique de France 2:30-52.

Webster, N. S. 2007. Sponge disease: A Global threat? Environmental Microbiology 9:1363-1375.

Wilson, H. V. 1904. The sponges. Reports on an exploration off the West coasts of Mexico, Central and South America, and off the Galapagos Islands. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology 30:1-164.

Zubía, E., M. J. Ortega, C. J. Hernández-Guerrero y J. L. Carballo. 2008. Isothyocianate sesquiterpenes from a sponge of the genus *Axinyssa*. Journal of Natural Products 71:608-614.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S154-S163, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32513

Biodiversidad de Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa e Hydrozoa) en México

Biodiversity of Medusozoa (Cubozoa, Scyphozoa and Hydrozoa) in Mexico

Rebeca Gasca[1]✉ y Lucio Loman-Ramos[2]

[1]*El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal. Av. del Centenario, km. 5.5, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México.*
[2]*Cinvestav-Unidad Mérida. Km 6 Antigua Carretera a Progreso, Apartado postal 73, Cordemex, 97310 Mérida, Yucatán, México.*
✉ *rgasca@ecosur.mx*

Resumen. Con el fin de actualizar y resumir la información sobre la diversidad de los medusozoarios presentes en aguas mexicanas, se realizó una revisión por familia de los registros disponibles para establecer el estado actual de nuestro conocimiento de la biodiversidad nacional de este grupo. Se presenta una revisión sintética de diversos aspectos de su biología y ecología. Además, se incluyen nuevos registros de: *Crossota millsae*, *Halitrephes maasi*, *Atorella octogonos*, *Tiburonia granrojo*, *Stygiomedusa gigantea*, *Periphyllopsis braweri*, *Resomia persica*, *Bargmannia lata*, *Desmophyes haematogaster* y *Lensia quadriculata*, especies encontradas en el golfo de California. Los resultados de este análisis muestran un total de 289 especies de Medusozoa reconocidas en México, de las cuales 3 son de Cubozoa, 20 de Scyphozoa y 266 de Hydrozoa. En total, el número de especies registradas en aguas mexicanas representa el 7.3% de los medusozoarios conocidos actualmente en el mundo, lo que indica que la diversidad de este grupo de organismos merece mayores esfuerzos, particularmente en ambientes poco explorados.

Palabras clave: Cnidaria, medusas, pólipos, Siphonophora.

Abstract. In order to update and summarize the information about the diversity of the medusozoans occurring in Mexican waters, records were reviewed at the family level to assess the current status of the knowledge of the diversity of this group in Mexico. A synthesized revision of different biological and ecological aspects of the group is also presented. In addition, new records are included of: *Crossota millsae*, *Halitrephes maasi*, *Atorella octogonos*, *Tiburonia granrojo*, *Stygiomedusa gigantea*, *Periphyllopsis braweri*, *Resomia persica*, *Bargmannia lata*, *Desmophyes haematogaster* and *Lensia quadriculata*, found in the Gulf of California. The results of this analysis yielded a total of 289 species of Medusozoa known in Mexico, of which 3 species are of Cubozoa, 20 of Scyphozoa, and 266 of Hydrozoa. Overall, the number of species recorded in Mexican waters represents about 7.3% of the medusozoans known worldwide, thus suggesting that the diversity of the group deserves further efforts, particularly in scarcely surveyed habitats.

Key words: Cnidaria, medusae, jellyfishes, polyp, Siphonophora.

Introducción

Los medusozoos o medusozoarios (medusas) incluyen tres grandes grupos, los Cubozoa, los Scyphozoa y los Hydrozoa que junto con los Anthozoa (corales y anémonas) forman el phylum Cnidaria. Los medusozoos son uno de los componentes más importantes de las comunidades bióticas marinas y sus integrantes forman parte tanto del zooplancton, representados básicamente por medusas y sifonóforos, como del bentos, representados por los pólipos y diferentes estadios de resistencia. Debido a las características de su ciclo de vida, tienen la capacidad de aprovechar condiciones locales para producir floraciones con dramáticos incrementos de su abundancia. Estos episodios causan efectos disruptivos en las comunidades biológicas de la columna de agua (Mills, 2001; Purcell et al., 2007). Aún no se conocen con precisión las causas de tales florecimientos, y aunque no hay consenso, se han sugerido como causales potenciales a la variabilidad en los ecosistemas, el calentamiento global, perturbaciones antropogénicas y la eliminación de depredadores tope en las tramas tróficas (Boero et al., 2008).

Desde el punto de vista taxonómico, las clases y otros niveles establecidos en las clasificaciones actuales de los cnidarios no tienen relación con su filogenia (Daly et al., 2007), y debido a las diferentes interpretaciones de su genética, morfología y ciclo de vida, no hay un acuerdo entre los especialistas en cuanto a la adopción de una clasificación única (Bouillon et al., 2006; Collins et al.,

Recibido: 30 julio 2012; aceptado: 27 marzo 2013

2006; Daly et al., 2007). Es por ello que en este trabajo se tratan simplemente como grupos sin especificar categorías taxonómicas suprafamiliares.

Los estudios generales o de revisión más importantes son los de Bouillon (1999), Bouillon y Boero (2000), Bouillon et al. (2006) y Daly et al. (2007) para las medusas y los de Totton (1965) y Pugh (1999) para los sifonóforos, aunque después de éstos últimos se han publicado varias revisiones de distintos taxa. En el presente trabajo se actualiza la información sobre la diversidad de los medusozoarios presentes en aguas mexicanas.

Descripción morfológica de Medusozoa. Todos los cnidarios son metazoarios acelomados, diploblásticos, con nivel de construcción tisular, sin órganos como tales y comparten la presencia de organelos subcelulares altamente complejos llamados cnidoblastos (= cnidocistos) (cápsulas urticantes o adhesivas) del tipo nematocisto (urticantes) que pueden ser de distintas clases. La mayoría de ellos funcionan para inyectar toxina y envenenar a la presa o al agresor mediante la proyección de largos filamentos tubulares perforantes huecos; los filamentos de tipo adhesivo tienen como función enredarse o adherirse a sustratos. De acuerdo al grupo en el que se presentan se les denomina nematocistos, spirocistos (exclusivos de los Anthozoa) y pticocistos (restringidos a los Anthozoa del orden Cerianthara); en conjunto hay más de 30 variedades (Mariscal, 1974; Kass-Simon y Scappaticci, 2002). Debido a sus mecanismos de descarga, penetración y de inyección de toxinas, los cnidocistos se encuentran entre las estructuras subcelulares más complejas de cualquier phylum conocido (Williamson et al., 1996). La gran sobrevivencia y éxito de los cnidarios puede ser el resultado, en gran medida, de la evolución de los nematocistos y de sus potentes toxinas.

Los cnidarios son organismos simples anatómica y fisiológicamente. Su sistema digestivo o celenterón con forma de saco simple o ramificado, tiene sólo un orificio que sirve como boca y ano. Generalmente tienen tentáculos cubiertos con cnidocistos. Los medusozoos se distinguen de los antozoos en que estos últimos sólo presentan pólipos (= hydroides) y los primeros desarrollan además una forma medusa libre nadadora como parte de su ciclo de vida. Las medusas presentan una gran diversidad de formas y tienen alternancia de generaciones (ciclo metagenético) en la que típicamente, aunque no siempre, un pólipo béntico asexual se alterna con una medusa planctónica sexual. La medusa puede estar reducida a gonóforos que no abandonan la colonia hydroide y en otros casos la medusa puede producir directamente otra medusa. El máximo grado de polimorfismo es alcanzado en hidrozoos del grupo Siphonophora.

Los hydroides pueden ser solitarios, pero generalmente forman colonias por gemación. El brote asexual de nuevas medusas o gonóforos generalmente involucra la formación de un nódulo medusario o ectocodon. Los individuos de las colonias están interconectados al celenterón y pueden producir pólipos especializados en diferentes funciones; así, los dactilozooides son individuos defensivos, los gonozoides reproductivos, los gastrozoides nutricionales, etc. Las medusas son generalmente carnívoras, aunque algunas se alimentan de bacterias, protozoarios, algas, fitoplancton o materia orgánica disuelta.

La forma pólipo es bentónica, sésil y generalmente se encuentra en agregaciones de organismos similares (Fig. 1). Los hydrantes o pólipos alimentadores pueden tener varias formas, tales como urna, clava, cónica, cilíndrica, etc. El ápice de los hidrantes forma una probosis o hypostoma cónico o en forma de domo, con una boca terminal. Por debajo del hypostoma puede haber tentáculos; ambas estructuras son muy importantes en la alimentación. Los tentáculos son las estructuras más característica de los hydrantes y varían en tipo y estructura de acuerdo a la manera en la que los cnidocistos están distribuidos en su superficie.

La columna gástrica es un alargamiento simple y no dividido de la parte digestiva del hydrante. Puede poseer tentáculos y brotes medusarios y gonóforos. Los tentáculos pueden ser sólidos o tener una extensión del canal gastrovascular, generalmente son muy contráctiles y tienen las funciones de defensa, alimentación y en muchos casos, de anclaje. Los tentáculos se clasifican de acuerdo a la distribución de los cnidocistos en su superficie.

La forma medusa es planctónica, solitaria y libre nadadora y típicamente tiene simetría tetrámera, o polímera (Fig. 1). El cuerpo tiene forma de hongo, campana o disco. La mesoglea o material gelatinoso de la medusa le da forma y favorece su flotación. El exterior de la medusa, convexa y aboral es la exumbrela y la parte interna, cóncava y oral es la subumbrela, la cual puede ser angostada por un diafragma muscular horizontal o velo, primordial para el desplazamiento de la medusa. El borde de la umbrela

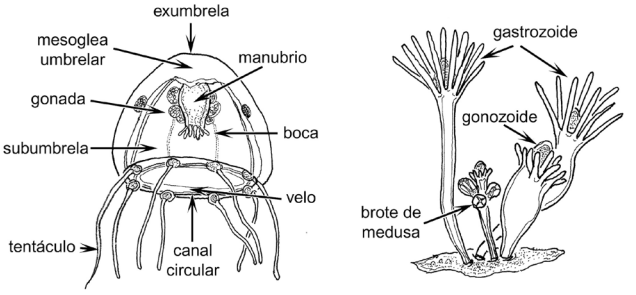


Figura 1. Morfología general de las medusas y pólipos.

tiene tentáculos (marginales), ocelos, estatocistos y cordili. Los tentáculos pueden disponerse también alrededor de la boca (tentáculos orales). El manubrio es una proyección de la subumbrela que tiene en posición distal la cavidad gástrica; proximalmente se extiende en los canales radiales que sirven para distribuir el alimento, los desechos, y los cnidoblastos hasta los gametos. El manubrio puede tener tamaño y formas muy variables. La boca puede ser simple, o con labios, lóbulos o tentáculos.

Las células sexuales pueden madurar en el manubrio, en los canales radiales, o en ambos. La fertilización es generalmente externa. El embrión se desarrolla en una larva plánula que se asienta para a su vez transformarse en un nuevo pólipo o en ocasiones en una nueva medusa.

Cubozoa. En particular, los Cubozoa o medusas en forma de caja constituyen un grupo (Cubomedusae) distintivo que representan, por su picadura, un peligro para el ser humano. Entre las cubomedusas es notoria la avispa de mar australiana (*Chironex fleckeri*) cuya toxina puede ser fatal al igual que las llamadas irukandji, como *Malo kingi* y *Carukia barnesi.* Son medusas de forma cúbica, con cnidoblastos especiales, muy potentes. Hasta hace poco se le consideraba como un orden de los Scyphozoa. Se caracterizan por su división tetrámera, que separa el celenterón en cuatro bolsas. Presentan cuatro ropalia sensoriales perradiales con ojos y ocelos, cuerpos vítreos, lentes y retinas, además de estatocistos. El borde umbrelar no es festoneado y el margen de la subumbrela se pliega al interior para formar un velario que angosta la apertura subumbrelar. Los tentáculos o grupos de tentáculos se originan en cada una de las cuatro esquinas interradiales y tienen bases musculares engrosadas llamadas pedalia. Uno de los aspectos más particulares de las cubomedusas es que poseen un ojo complejo asociado a cada ropalio que les permite seguir objetos en movimiento y responder rápidamente a cambios de intensidad de luz.

Scyphozoa. Las escifomedusas están representadas por medusas de talla grande que incluyen a la mayoría de los más grandes invertebrados marinos solitarios. Los episodios de enjambre de estas medusas suelen afectar la dinámica del ambiente marino. Aún así, y paradójicamente, para la mayoría de las regiones del mundo no existe un recuento taxonómico confiable de ellas y su posición y patrones biológicos en las comunidades marinas aún no se entienden por completo.

Las escifomedusas poseen una mesoglea o capa intermedia relativamente gruesa que les da un mayor soporte corporal. Presentan simetría radial y se considera que las escifomedusas son los organismos no bilaterales más perfectamente simétricos y de mayor tamaño conocidos en el planeta, lo que les proporciona un notable atractivo estético (Fig. 2).

Figura 2. Scyphomedusa *Cassiopea xamachana*, especie común en aguas del Caribe mexicano (foto Humberto Bahena).

La anatomía de las escifomedusas es similar a la de Hydrozoa, que en general es simple. Son acraspédotas, es decir, carecen de velo. Presentan cnidocistos en la cavidad gastrovascular. Las gónadas son endodérmicas; una vez maduras, pueden almacenarse en la endodermis. Su cavidad gastrovascular está dividida de manera incompleta por 4 tabiques o septos parciales en posición inter-radial. Los tabiques separan 4 bolsas gástricas.

Las escifomedusas contienen distintos grupos: Stauromedusae, la mayoría son formas pequeñas, con una fase polipoide; Coronatae, grupo representado por medusas de aguas meso y batipelágicas que poseen un surco profundo (surco coronal) que divide a la exumbrela en 2 regiones, interna y externa; Semaestomeae, medusas típicamente grandes, conspicuas, con forma de disco invertido y que son más abundantes en aguas someras costeras; y Rhizostomae medusas típicamente hemisféricas, de talla mediana a grande que en su mayoría habitan aguas cálidas costeras. Contiene formas filtradoras y la mayoría de las especies se distinguen por tener numerosas bocas localizadas en los brazos orales en vez de una sola boca central.

Hydrozoa. Los Hydrozoa conforman un grupo heterogéneo que incluye a los cnidarios que producen un estadio de vida libre pelágico que se reproduce sexualmente y que se conoce como medusa (Figs. 3, 4). Comparten también la presencia de velo y gónadas ectodérmicas (Boero y Bouillon, 2000). El grupo se ha subdividido en 3 categorías con base en la forma en que las medusas se desarrollan a partir de los pólipos. En los Automedusa la medusa se produce por la transformación directa de la plánula (nunca béntica) o a través de un "estado" actínula. En los Hydroidomedusa las medusas se producen a través de un nódulo medusario y en los Polypodiozoa este proceso se genera mediante un complejo patrón de desarrollo parasitario (Bouillon et al., 2006). En las medusas se reconocen distintos tipos de tentáculos que se clasifican según la distribución de los cnidocistos.

Tamaño y coloración. En las cubomedusas el tamaño generalmente está entre 2 y 4 cm pero pueden llegar a alcanzar entre 15 y 25 cm; tienden a ser transparentes, lo que hace difícil verlas en el agua incluso en grandes números. Las escifomedusas pueden medir desde unos cuantos milímetros hasta cerca de 2 m. Los géneros *Desmonema* y *Chrysaora* pueden alcanzar más de 1 m de diámetro umbrelar y en *Cyanea* se han reportado individuos de hasta 2 m de diámetro y varios metros de largo. Muchas especies están profunda y brillantemente coloreadas, con patrones de color distribuidos radialmente, lo que añade belleza al grupo; sin embargo, esta coloración se pierde o debilita después de la fijación.

Los Hydrozoa son generalmente formas pequeñas que miden algunos centímetros (0.5-6 cm). Una excepción es el diverso grupo de los sifonóforos (Fig. 5), cuyas colonias pueden medir decenas de metros, por sus largos tentáculos. Los organismos pueden estar coloreados, principalemente los que viven en la zona oscura del océano.

La bioluminiscencia es otra característica de escifo e hidromedusas, pero no de cubomedusas, y les sirve principalmente como defensa o advertencia, pero también,

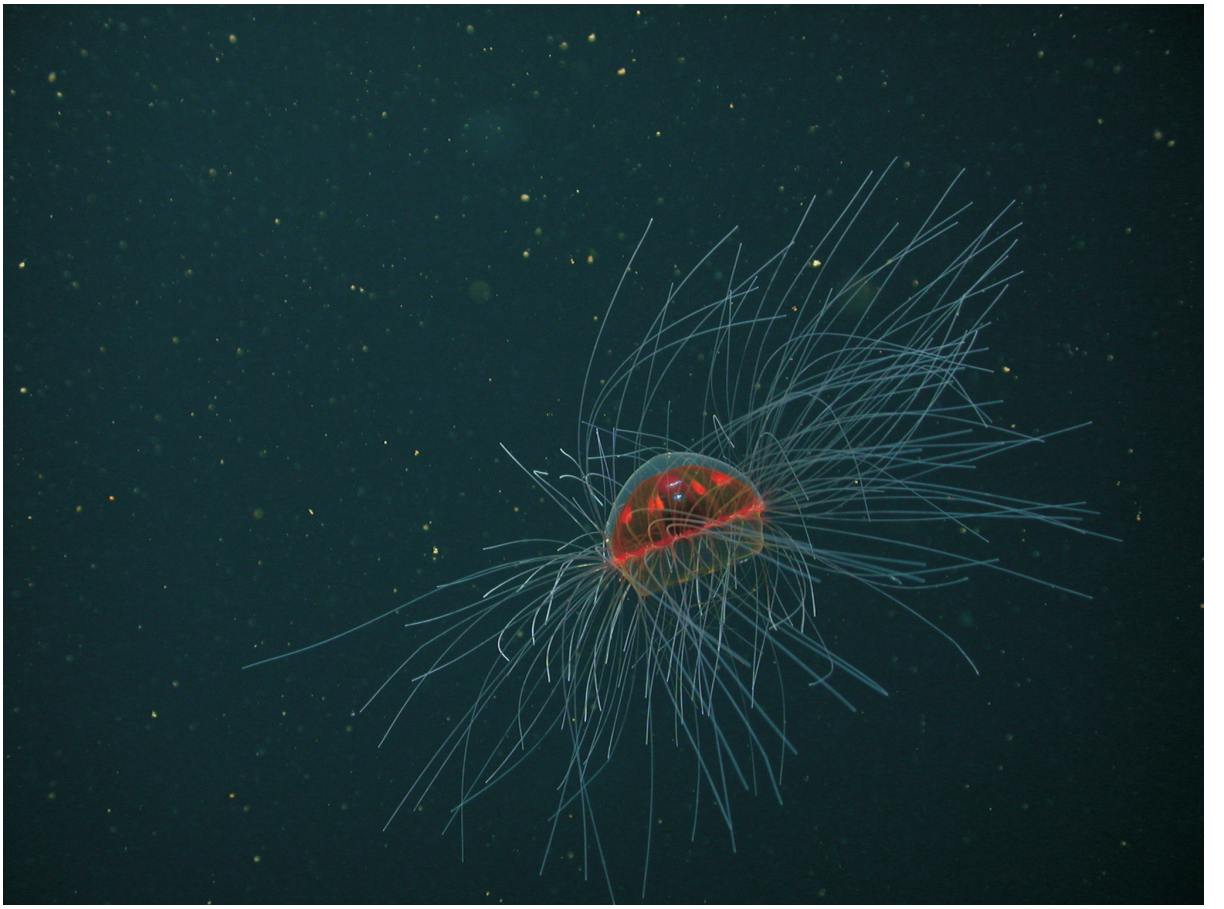


Figura 3. Hydromedusa *Crossota millsae* Thuesen, 2003, recolectada en aguas profundas del golfo de California (foto cortesía MBARI).

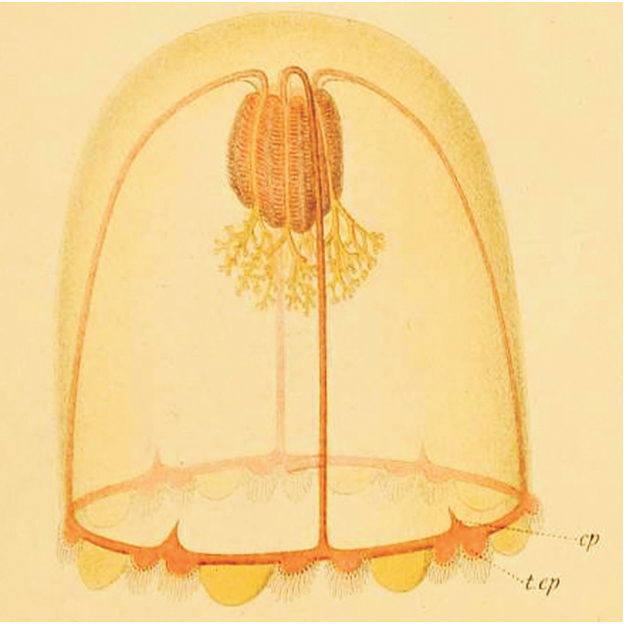


Figura 4. Hydromedusa Bougainvilliidae *Chiarella centripetalis*, primera medusa descrita para aguas mexicanas (de Maas, 1897).

algunos sifonóforos la usan como carnada para atraer a sus presas (Haddock et al., 2010).

Hábitat. Las cubo y escifomedusas han colonizado una gran diversidad de hábitats, poseen amplios rangos de distribución abarcando la plataforma continental y el área oceánica. El endemismo es raro en ambos grupos y muchas especies son consideradas cosmopolitas. La distribución vertical de ambos grupos está definida por una conjunción de factores como la luz, presión, presencia de presas, etapa en el ciclo de vida, así como gradientes de temperatura, salinidad y oxígeno. Las escifomedusas son exclusivamente marinas y algunas de ellas son capaces de realizar extensos desplazamientos verticales (p.ej. *Periphylla periphylla* y *Atolla vanhoeffeni*).

Dentro de los Hydrozoa, las automedusas son principalmente marinas, solitarias y pelágicas. Aún cuando el grupo es extremadamente exitoso en el ámbito marino, existen algunos representantes dulceacuícolas, menos de 40 especies, en todos los ambientes acuáticos continentales desde mesotróficos hasta eutróficos (Jankowski et al., 2008). Las especies dulceacuícolas comprenden 4 grupos filogenéticamente dispersos: *1)* la común hidra (*Hydra*), *2)* los Cordylophorinae anthoatecados con hidroides coloniales, *3)* las medusas de agua dulce *Craspedacusta* y *Limnocnida* y *4) Polypodium*, un inusual parásito de huevos de peces asignado a una clase propia: Polypodioza (Boero y Bouillon, 2000). Las Hydroidomedusa generalmente

Figura 5. Sifonóforo *Lensia havock*, recolectado en el golfo de California (foto RG).

alternan un estadio pólipo béntico y sésil con un estadio medusa pelágico, de vida libre.

Ciclos de vida. Cubozoa. Algunas especies de cubomedusas de tamaño grande viven varios años, pero la mayoría vive algunas semanas o meses. Presentan una gran capacidad de dispersión, ya que pueden desplazarse en amplias áreas geográficas, por cientos o miles de kilómetros desde su área de origen. Todas las cubomedusas cuyo ciclo de vida es conocido poseen una etapa de pólipo. Los pólipos de las cubomedusas son muy pequeños y se pueden reproducir asexualmente mediante bipartición para formar nuevos pólipos. Sin embargo, no estrobilan, por el contrario, se desarrollan directamente por metamorfosis en una pequeña medusa. La acumulación en enjambres de cubomedusas está en gran medida en función de los procesos reproductivos de cópula, único dentro del phylum.

Scyphozoa. La reproducción de las escifomedusas es estacional, excepto en latitudes tropicales. Aún cuando la mayoría de las especies son dioicas, algunas pocas son hermafroditas típicamente siendo protándricas o protogínicas. Algunas son ligeramente paedomórficas, maduran sexualmente antes que todos sus caracteres

sexuales de adulto se han desarrollado (p. ej. *Chrysaora*). Algunas escifomedusas de aguas profundas pueden vivir varios años pero la mayoría vive pocas semanas o meses. Típicamente los ciclos de vida incluyen una etapa polipoide béntica, llamada escifistoma. Las pequeñas larvas medusoides o éfiras, estrobilan (se desprenden) a partir de la parte superior del escifistoma. Casi todas las escifomedusas alternan una etapa béntica asexual sésil (escifistoma) y una planctónica sexual (medusa). Cada éfira se desarrolla en una nueva medusa que puede ser hembra o macho. Un sólo escifistoma puede producir algunas a muchas medusas. Algunas escifistomas pueden vivir varios años por lo que parece ser un patrón común y, durante sus vidas, pueden liberar cientos de éfiras. Algunas escifomedusas de tallas grandes pudieron ser liberadas cientos o tal vez miles de kilómetros lejos del área en la que comenzaron su etapa reproductiva. Esto significa que es probable que se haya dado un intercambio genético panoceánico; la mayoría de las especies están distribuidas en extensas áreas geográficas. La mayoría de las escifomedusas con ciclos de vida conocidos poseen una etapa de pólipo. Se conocen los ciclos de vida de algunas especies costeras pero para las demás especies, que aún no han sido estudiadas, la etapa bentónica permanece desconocida. En algunas escifomedusas Coronatae la etapa medusa es vestigial o ausente, una tendencia evolutivamente paralela y común que se ha documentado en los Hydrozoa Leptolida. En contraste, en al menos una especie de *Pelagia*, la etapa del escifistoma se ha suprimido en su ciclo de vida, lo que le permite distribuirse en mar abierto.

Hydrozoa. Los ciclos de vida de los Hydrozoa son los más complejos y variados del reino animal y son poco conocidos, pero se pueden distinguir 4 tipos principales (Bouillon et al., 2006): *a)* automedusa, en el que los embriones o plánula nunca son bénticos y se desarrollan directamente o por medio de larvas actinuloides pelágicas en una medusa adulta sexual; *b)* el de la mayoría de los Hydroidomedusa en el que la plánula se desarrolla en un estadio larvario, los pólipos, esencialmente bénticos, y que pueden ser solitarios o agruparse, y que posteriormente engendrarán por reproducción asexual, vía un nódulo medusario, al estadio de medusa adulto, sexual, solitario y pelágico. Este ciclo puede tener numerosas variantes y la más significativa es la supresión de la medusa. Este ciclo es compartido por cerca de la mitad de las especies de hidroidomedusas. En éste, el estadio medusa es reducido en grados variables a esporosacos (gonóforos) fijos a pólipos y de los que se diferencian los gametos. Los pólipos larvales producen por pedogénesis el estadio adulto sexuado; *c)* el tipo hidroidomedusa Siphonophora, donde las plánulas no se fijan nunca y se desarrollan en colonias pelágicas, extremadamente polimórficas compuestas de diferentes tipos de polipoides y donde las medusas están reducidas a órganos flotadores o propulsores y *d)* el de los Polipodiozoa,, estadios endocelulares parásitos (polipoides?) que producen estadios tentaculados de vida libre (medusoides?).

Diversidad

El número de especies de Medusozoa distribuidas en México es de 289 (Cuadro 1) y pertenecen a las clases Cubozoa (2 familias, 3 especies), Scyphozoa (7 familias, 20 especies) y a la superclase Hydrozoa (52 familias y 266 especies) de los cuales 106 especies pertenecen a la subclase Siphonophorae. La mayoría de las especies registradas son formas nerítico-costeras, excepto los sifonóforos (Fig. 5) que son generalmente holoplanctónicos y oceánicos; pocas especies, relativamente, son completamente oceánicas o estuarinas. Ésto puede estar relacionado a esfuerzos de muestreo más intensos en las áreas costeras y de plataforma, principalmente en la columna de agua (Segura-Puertas et al., 2003, 2010; Mendoza-Becerril et al., 2009).

Distribución en México. En México se han registrado 289 especies de medusozoarios desde 1897 (Fig. 6); en el Pacífico se han registrado 176 (61%) especies, 167 (58%) en las aguas del golfo de México y 161 (56%) en el Caribe mexicano. No hay evidencias de endemismo en estos grupos en México.

Mundialmente se conocen alrededor de 3 702 especies dentro de la superclase Hydrozoa (Bouillon et al., 2006). El grupo que posee menos especies es el de las automedusas (134), 3 567 pertenecen a las hidroidomedusas y sólo se conoce una especie de la clase Polipodiozoa (Bouillon et al., 2006) de la cual no se tienen registros para este

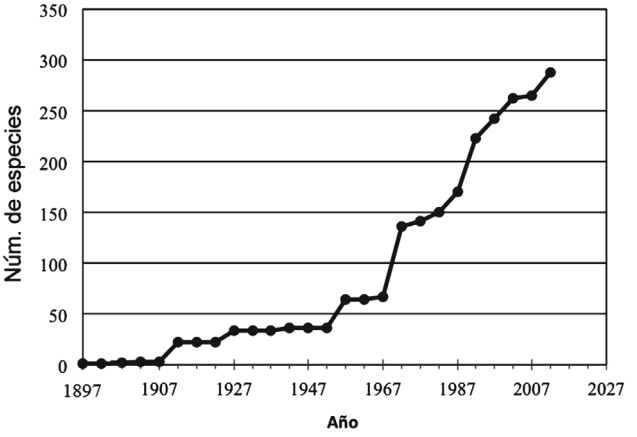


Figura 6. Curva de acumulación de especies de Medusozoa registradas en aguas mexicanas.

Cuadro 1. Número de especies de Medusozoa registradas en México, sumadas por familia, con el porcentaje de especies que representan para México y para el número de especies conocidas en el mundo y datos de su hábitat y distribución

	Núm. spp.	*% de spp. en Mex.*	*% spp. mundial*	*Hábitat*	*Prof. (m)*	*Núm. de especies por región*		
						G. de Méx.	*Caribe*	*Pacífico*
Clase Cubozoa Werner, 1979	3	1.03	0.07					
Carybdeidae Gegenbaur, 1856	2	0.69	0.05	Nerítica	0-20	1	2	0
Chirodropidae Haeckel, 1892	1	0.35	0.02	Estuarina, Nerítica	0-85	1	0	0
Clase Scyphozoa Goette, 1887	20	6.92	0.49					
Atollidae Bigelow, 1913	3	1.04	0.07	Oceánica	0-1 410	1	1	2
Linuchidae Haeckel, 1879	1	0.35	0.02	Nerítica, Oceánica	0-200	0	1	0
Nausithoidae Bigelow, 1913	3	1.04	0.07	Nerítica, Oceánica	0-1 000	2	2	1
Peryphillidae Haeckel, 1880	2	0.69	0.05	Oceánica	0-2 900	2	0	2
Pelagiidae Gegenbaur, 1856	3	1.04	0.07	Costera, Oceánica	0-1 600	3	1	1
Ulmaridae Haeckel, 1879	4	1.39	0.10	Estuarina, Nerítica	0-1 250	2	1	3
Cassiopeidae L. Agassiz, 1862	2	0.69	0.05	Estuarina, Nerítica	0-10	1	2	0
Rhizostomatidae Cuvier, 1799	2	0.69	0.05	Estuarina, Nerítica	0-85	1	0	1
Superclase Hydrozoa Owen, 1843	266	92.04	6.48					
Bougainvillidae Lütken, 1850	14	4.86	0.34	Costera	0-200	9	5	8
Clavidae McCrady, 1859	2	0.69	0.05	Nerítica	0-1 000	2	1	0
Cytaeididae L. Agassiz, 1862	1	0.35	0.02	Costera, Plataf. Ocean.	0-200	1	1	1
Hydractiniidae L. Agassiz, 1862	7	2.43	0.17	Costera, Plataf. Ocean.	0-200	0	4	2
Bythotiaridae Mass, 1905	3	1.04	0.07	Oceánica	0-675	1	2	1
Niobiidae Petersen, 1979	1	0.35	0.02	Nerítica	0-260	1	1	0
Pandeidae Haeckel, 1879	16	5.56	0.39	Estuarina, Nerítica	0-200	9	3	14
Proboscidactylidae Hand y Hendrickson, 1950	1	0.35	0.02	Nerítica	0-85	0	0	1
Protiaridae Haeckel, 1879	1	0.35	0.02	Nerítica	0-32	1	1	0
Polyorchidae Agassiz, 1862	2	0.69	0.05	Nerítica	0-160	1	0	1
Cladonematidae Gegenbaur, 1857	1	0.35	0.02	Nerítica	0-200	0	1	0
Corynidae Johnston, 1836	12	4.17	0.29	Estuarina, Nerítica	0-200	2	7	6
Eleutheriidae Browne, 1902	1	0.35	0.02	Nerítica	0-200	0	1	0
Corymorphidae Allman, 1872	5	1.74	0.12	Costera, Plataf.	0-200	3	3	2
Euphysidae Haeckel, 1879	2	0.69	0.05	Nerítica, Oceánica	0-200	1	1	1
Pennariidae McCrady, 1859	2	0.69	0.05	Nerítica	0-210	1	1	0
Tubulariidae Fleming,1828	2	0.69	0.05	Costera	0-200	1	0	2
Zancleidae Russell, 1953	2	0.69	0.05	Nerítica	0-215	1	1	1
AequoridaeEschscholtz, 1829	5	1.74	0.12	Nerítica	0-210	3	3	2
Blackfordiidae Bouillon, 1984	1	0.35	0.02	Estuarina, nerítica	0-30	1	0	1
Dipleurosomatidae Russell, 1953	2	0.69	0.05	Nerítica	0-100	1	2	0
Eirenidae Haeckel, 1879	12	4.17	0.29	Nerítica	0-200	4	7	4

Cuadro 1. Continúa

Laodiceidae Agassiz, 1862	4	1.39	0.10	Costera	0-200	2	2	1
Loveneliidae Russell, 1953	4	1.39	0.10	Nerítica	0-200	2	2	4
Malagazziidae Bouillon, 1984	3	1.04	0.07	Estuarina, nerítica	0-75	2	1	1
Phialellidae Russell, 1953	1	0.35	0.02	Nerítica	0-200	1	0	0
Melicertidae Agassiz, 1862	2	0.69	0.05	Nerítica	0-175	1	1	1
Orchistomatidae Bouillon, 1984	1	0.35	0.02	Nerítica, oceánica	0-1 875	1	1	0
Tiarannidae Russell, 1940	3	1.04	0.07	Oceánica	0-50	0	2	1
Campanulariidae Johnston, 1836	10	3.47	0.24	Costera	0-200	5	7	7
Olindiidae Haeckel, 1879	5	1.74	0.12	Nerítica	0-200	1	4	1
Aeginidae Gegenbaur, 1857	5	1.74	0.12	Oceánica	0-1 000	3	3	3
Cuninidae Bigelow, 1913	7	2.43	0.17	Oceánica	0-200	4	1	5
Solmarisidae Haeckel, 1879	3	1.04	0.07	Oceánica	0-1000	0	2	3
Geryonidae Eschscholtz, 1829	2	0.69	0.05	Oceánica	0-200	1	2	2
Halicreatidae Fewkes, 1886	2	0.69	0.05	Oceánica	0-1 000	1	1	2
Rhopalonematidae Russell, 1953	13	4.17	0.29	Nerítica, oceánica	0-3 000	6	5	11
Physalidae Brandt, 1835	1	0.35	0.02	Pleustónica	Superf.	1	1	1
Rhizophysidae Brandt, 1835	2	0.69	0.05	Epibent/ planctónica	meso, bat	2	2	2
Agalmatidae Brandt, 1835 *	15	5.21	0.37	Planctónica	0 - batip	12	9	7
Apolemiidae Huxley, 1859	1	0.35	0.02	Planctónica	meso, batip	0	1	1
Erennidae Pugh, 2001	3	1.04	0.07	Planctónica	meso, bat	3		1
Resomiidae Pugh, 2006	2	0.69	0.05	Planctónica	meso, batip	0	0	2
Pyrostephidae Moser, 1925	3	1.04	0.07	Planctónica	0 - batip	2	1	3
Rhodaliidae Haeckel, 1888	1	0.35	0.02	Epibentónica	meso, batip	0	0	1
Forskaliidae Haeckel, 1888	3	1.04	0.07	Planctónica	0 - batip	2	2	0
Prayidae Kölliker, 1853	16	5.56	0.39	Planctónica	0 - batip	10	6	10
Hippoppodiidae Kölliker, 1853	5	1.74	0.12	Planctónica	0 - mesop	5	5	4
Diphyidae Quoy y Gaimard, 1827	38	13.19	0.93	Planctónica	0 - batip	28	33	33
Clausophyidae Totton, 1954	5	1.74	0.12	Planctónica	0 - batip	4	3	3
Sphaeronectidae Huxley, 1859	1	0.35	0.02	Planctónica	0-200	1	0	1
Abylidae L. Agassiz, 1862	10	3.47	0.24	Planctónica	0-200	9	9	9

* en esta familia se incluyeron los géneros *Cordagalma*, *Frillagalma*, *Lychnagalma* y *Marrus.*

grupo en México. Se conocen también 200 especies de escifomedusas (Mianzan y Cornelius, 1999) y 36 especies de cubomedusas (Daly et al., 2007), lo que hace un total de 3 938 especies registradas en el mundo del grupo Medusozoa. De ese total mundial, a México le corresponde el 7.3%, 289 especies.

Conforme se incrementen los trabajos que incluyan las etapas hidroides de pólipos bénticos y el análisis de las medusas liberadas en laboratorio a partir de éstos, se irán encontrando mayor número de especies aún no registradas para aguas mexicanas o se corregirán registros inválidos. Las regiones abisales o batiales y meso y batipelágicas, son ambientes diversos para algunos taxa del zooplancton, como los cnidarios y es de esperarse que se encuentren nuevas especies y nuevos registros a partir de muestras recolectadas en aguas profundas (Gasca, 2009). Se sabe ya que hay especies nuevas e incluso más de una docena de especies de sifonóforos ya recolectadas y en espera de

ser descritas. Aún siguen siendo escasos los estudios sobre medusas en aguas tropicales del Pacífico mexicano; es más conocida la zona pelágica de esta última área y la zona de plataforma aún permanece prácticamente desconocida; es de esperarse que surjan más especies conforme se aumenten los estudios en esta vasta área.

Dentro de las especies más comunes y abundantes en el Pacífico y Atlántico mexicanos se encuentran: *Bougainvillia muscus*, *Lizzia alvarinoae*, *Cytaeis tetrastyla*, *Stomotoca pterophylla*, *Euphysora gracilis*, *Eucheilota duodecimalis*, *Clytia discoida*, *C. folleata*, *Liriope tetraphylla*, *Solmundella bitentaculata*, *Cunina octonaria*, *Aglaura hemistoma*, *Rhopalonema velatum*, *Nausithöe punctata*, *Pelagia noctiluca* y *Aurelia aurita* (Segura-Puertas et al., 2003, 2010; Mendoza-Becerril et al., 2009). Entre los sifonóforos más comúnmente recolectados en aguas epipelágicas están: *Abylopsis eschscholtzi*, *Chelophyes appendiculata*, *Dyphies bojani*, *D. dispar*, *Eudoxoides spiralis* y *Bassia bassensis*. En el Pacífico mexicano son abundantes *Muggiaea atlantica*, *Chelophyes contorta*, *E. mitra* y *Agalma elegans* y algunos physonectes de los géneros *Bargmania* y *Marrus*, grupos que aún no han sido suficientemente estudiados en aguas mesopelágicas (Gasca y Suárez-Morales, 1992; Gasca, 1993, 1999a, 1999b; Pugh y Gasca, 2009).

En este trabajo se registran por primera vez a las medusas *Halitrephes maasi* (Bigelow, 1909); *Atorella octogonos* Mills, Larson y Young, 1987; *Tiburonia granrojo* Matsumoto, Raskoff y Lindsay, 2003; *Stygiomedusa gigantea* (Browne, 1919); *Periphyllopsis braweri* Vanhöffen, 1902; *Crossota millsae* Thuesen, 2003; y a los sifonóforos *Resomia persica* Pugh y Haddock, 2009; *R. dunni* Pugh y Haddock, 2009; *Bargmannia lata* Mapstone, 1998 y *Lensia quadriculata* Pagès, Flood y Youngbluth, 2006, recolectadas u observadas en el golfo de California en expediciones realizadas en 2003 y 2012 por el Monterey Bay Aquarium Research Institute.

Agradecimientos

A Humberto Bahena por permitirnos usar su fotografía, a Steve Haddock por la identificación de varias de las especies, incluso algunas de las registradas por primera vez en este trabajo. Al MBARI por permitirnos usar la fotografía de *Crossota millsae* recolectada en aguas del golfo de California.

Literatura citada

Boero F., J. Bouillon, C. Gravilli, M. P. Miglietta, T. Parsons y S. Piraino. 2008. Gelatinous plankton: irregularities rule the world (sometimes). Marine Ecology Progress Series 366:199-310.

Bouillon, J. 1999. Hydromedusae. *In* South Atlantic zooplankton, D. Boltovskoy (ed.). Backhuys Publishers. Leiden. p. 385-465.

Bouillon, J. y F. Boero. 2000. Phylogeny and classification of Hydroidomedusae. Thalassia Salentina 24:1-296.

Bouillon, J., C. Gravili, F. Pagès, J. M. Gili y F. Boero. 2006. An introduction to Hydrozoa. Memoires du Museum National d'histoire Naturelle, Paris 194:1-591.

Collins, A. G., P. Schuchert, A. C. Marques, T. J. Ankowski, M. Medina y B. D. Schierwater. 2006. Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. Systematic Biology 55:97-115.

Daly, M., M. Brugler, P. Cartwright, A. G. Collins, M. Dawson, D. Fautin, S. France, C. McFadden, D. M. Opresko, E. Rodríguez, S. Romano y J. Stake. 2007. The phylum Cnidaria: A review of phylogenetic patterns and diversity 300 years after Linnaeus. Zootaxa 1668:127-182.

Gasca, R. 1993. Especies y abundancia de sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) en la región sur del Golfo de México. Caribbean Journal of Science 29:220-225.

Gasca, R. 1999a. Siphonophores (Cnidaria) and summer mesoscale features in the Gulf of Mexico. Bulletin of Marine Science 65:75-89.

Gasca, R. 1999b. Sifonóforos (Cnidaria) de aguas superficiales del mar Caribe mexicano (1991). Revista de Biología Tropical 47(Supl. 1):113-122.

Gasca, R. y E. Suárez. 1992. Sifonóforos (Cnidaria: Hydrozoa) de la zona sudoccidental de la Península de Baja California, en invierno y verano durante el evento oceanográfico "El Niño" 1983. Revista de Investigación Científica 3:37-46.

Gasca, R. 2009. Diversity of Siphonophora (Cnidaria: Hydrozoa) in the Western Caribbean Sea: new records from deep-water trawls. Zootaxa 2095:60-68.

Haddock, S. H. D, M. A. Moline y J. F. Case. 2010. Bioluminiscence in the sea. Annual Review of Marine Science 2:443-493.

Jankowski, T., A. G. Collins y R. Campbell. 2008. Global diversity of inland freshwater cnidarians. Hydrobiologia 59:35-40.

Kass-Simon, G. y A. A. Scappaticci, Jr. 2002. The behavioral and developmental physiology of nematocysts. Canadian Journal of Zoology 80:1772-1794.

Mariscal, R. N. 1974. Nematocysts. *In* Coelenterate biology: reviews and perspectives, H. Lenhoff y L. Muscatine (eds.). Academic Press, San Diego. p. 129-178.

Mendoza-Becerril, M. A., A. Ocaña-Luna, M. Sánchez-Ramírez y L. Segura-Puertas. 2009. Primer registro de *Phialella quadrata* y ampliación del límite de distribución de ocho especies de hidromedusas (Hydrozoa) en el Océano Atlántico Occidental. Hidrobiológica 19:257-267

Mills, C. E. 2001. Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? Hydrobiologia 451:55-68.

Mianzan, H. y P. F. S. Cornelius. 1999. Cubomedusae and

Scyphomedusae. *In* South Atlantic zooplankton, D. Boltovskoy (ed.). Backhuys Publishers, Leiden. p. 513-559.

Pugh, P. R. 1999. Siphonophorae. *In* South Atlantic zooplankton, D. Boltovskoy (ed.). Backhuys Publishers, Leiden. p. 467-511.

Pugh, P. R y R. Gasca. 2009. Siphonophorae (Cnidaria) of the Gulf of Mexico. *In* Gulf of Mexico-origin, waters and biota, volume 1. Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). Texas A&M University Press. College Station. p. 395-402.

Totton, A. K. 1965. A Synopsis of the Siphonophora. London; Trustees of the British Museum (Natural History). 230 p.

Purcell J. E., S. Uye y W. T. Lo. 2007. Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. Marine Ecology Progress Series 350:153-174.

Segura-Puertas, L., E. Suárez-Morales y L. Celis. 2003. A checklist of the Medusae (Hydrozoa, Scyphozoa and Cubozoa) of Mexico. Zootaxa 194:1-15.

Segura-Puertas, L., C. Franco-Gordo, E. Suárez-Morales y E. Godínez-Domínguez. 2010. Summer composition and distribution of the jellyfish (Cnidaria: Medusozoa) in the shelf area off the central Mexican Pacific. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:103-112.

Williamson, J. A., P. J. Fenner, J. W. Burnett y J. F. Rifkin. 1996. Venomous and poisonous marine animals: a medical and biological handbook. University of New South Wales Press, Sydney. 504 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S164-S170, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31756

Biodiversidad de Platyhelminthes parásitos en México

Biodiversity of parasitic Platyhelminthes in Mexico

Luis García-Prieto✉, Berenit Mendoza-Garfias y Gerardo Pérez-Ponce de León

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510, México, D. F., México.
✉ *gprieto@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Los platelmintos constituyen el grupo de gusanos parásitos de vertebrados silvestres más numeroso de México; hasta la fecha se han descrito 1 015 especies nominales: 544 de tremátodos, 269 de monogéneos y 202 de céstodos, que en conjunto representan el 7.4% de la diversidad mundial de este grupo. Los peces actinopterigios están parasitados por un mayor número de platelmintos (589 especies), aún cuando son los vertebrados que presentan el menor promedio de especies por hospedero (0.7). Estos helmintos han sido registrados en 1 249 especies de vertebrados de todos los estados de la República Mexicana, en 1 014 localidades, siendo Veracruz el que posee la mayor riqueza específica (185). Los estados del norte de México han sido menos muestreados que los del sur y sureste. Por otra parte, el número relativamente alto de especies nuevas descritas en hospederos que ocurren dentro del territorio mexicano (185 tremátodos, 131 monogéneos y 75 céstodos), permite suponer un nivel de endemismo elevado para el grupo. El estudio de los platelmintos que parasitan a los vertebrados silvestres de México requiere intensificarse para completar el inventario, ya que de acuerdo con nuestras estimaciones, podrían faltar por registrarse más de 3 000 especies.

Palabras clave: Trematoda, Monogenoidea, Cestoda, vertebrados, parásitos, helmintos.

Abstract. Platyhelminths represent undoubtedly the most diverse group of parasites of wild vertebrates in Mexico. A total of 1 015 nominal species have been recorded thus far, representing overall 7.4% of the world biodiversity of this parasitic group: 544 trematodes, 269 monogeneans, and 202 tapeworms. Actynopterigians are infected by the largest number of species (589), even though these vertebrates harbour the smallest mean number of species per host species (0.7). Flatworms have been recorded in 1 249 species of vertebrates in 1 014 localities throughout Mexico. The state of Veracruz shows the largest species richness, with 185. The northern states have been sampled less intensively for platyhelminths than the southern and southeastern states of Mexico. On the other hand, the relatively high number of new platyhelminth species described in hosts within the Mexican territory (185 trematodes, 131 monogeneans, and 75 tapeworms), allows us to predict a high level of endemism for the group. According to our estimates, over 3000 species of flatworms that parasitize wild vertebrates in Mexico remain to be recorded, which would suggest that their study requires to be intensified to complete the inventory.

Key words: Trematoda, Monogenoidea, Cestoda, vertebrates, parasites, helminths.

Introducción

Descripción morfológica del grupo. Los platelmintos o gusanos planos se caracterizan por ser acelomados, aplanados dorsoventralmente, con simetría bilateral y mayormente hermafroditas. Tienen representantes de vida libre (como las planarias) y parásitos, pertenecientes a 3 grupos: Trematoda, Monogenoidea y Cestoda. Su tamaño varía entre unos micrones (muchos tremátodos y monogéneos) hasta casi 30 m (algunas especies de céstodos). Los tremátodos presentan, generalmente, un cuerpo foliáceo provisto de una ventosa anterior que rodea a la boca y de una ventosa ventral (acetábulo). En los monogéneos el cuerpo es alargado con el extremo posterior ensanchado por la presencia de un órgano de fijación (haptor), armado con ganchos, pinzas o ventosas. Finalmente, el cuerpo típico de un céstodo está dividido en 3 regiones: *1)* escólex, provisto de las estructuras de fijación (ventosas, botrios, botridios, etc.); *2)* cuello, que origina la cadena de segmentos que constituyen la última parte y *3)* estróbilo, formado por segmentos con distinto grado de maduración (Roberts y Janovy, 2005) (Fig. 1).

El cuerpo de los platelmintos está cubierto por tegumento sincitial, cuyas funciones básicas son la absorción de nutrientes, agua y protección. A continuación se encuentra el parénquima, tejido de sostén para los órganos y almacenamiento de alimento o eliminación

Recibido: 03 mayo 2012; aceptado: 20 febrero 2013

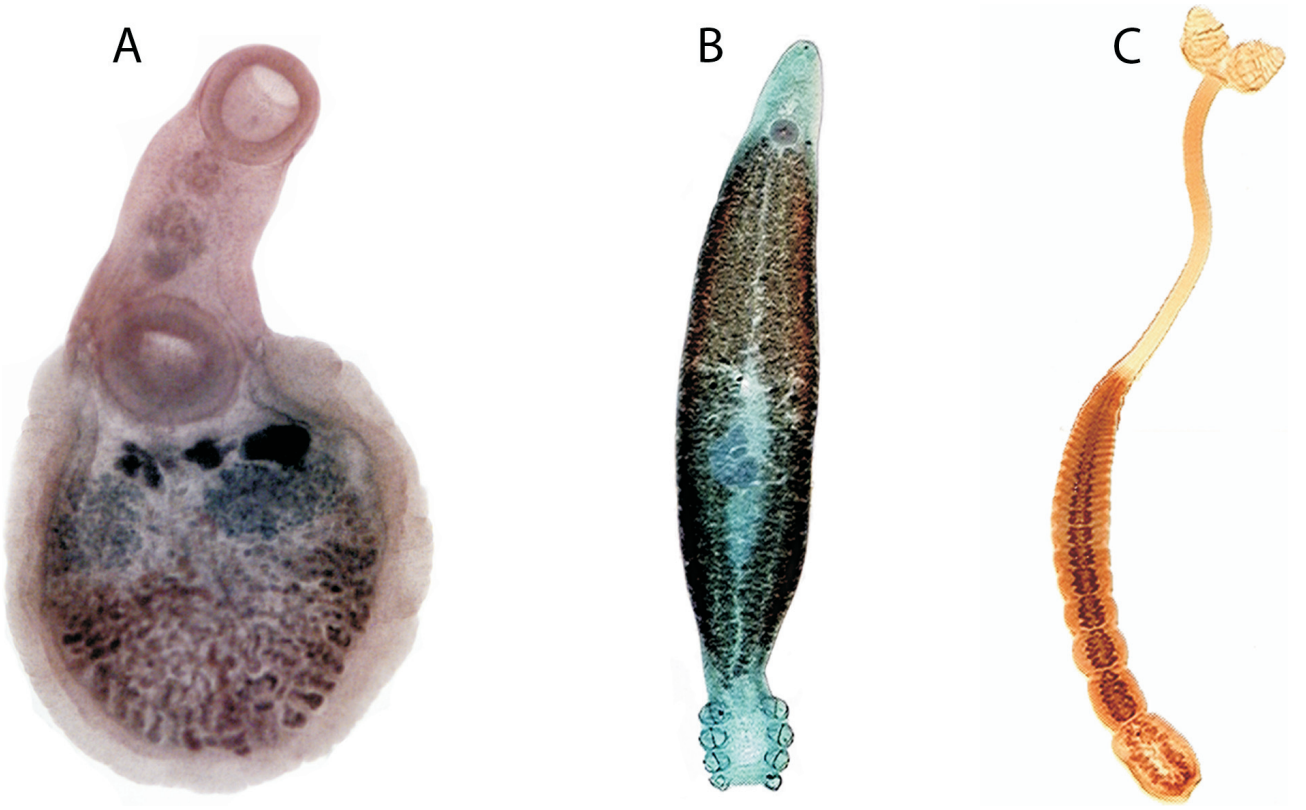


Figura 1. Representantes de la fauna mexicana de Platyhelminthes. A, Trematoda: *Xystretum caballeroi* Bravo-Hollis, 1953; B, Monogenoidea: *Octomacrum mexicanum* Lamothe-Argumedo, 1980; C, Cestoda: *Duplicibothrium cairae* Runhke, Curran y Holbert, 2000.

de productos de deshecho. El sistema nervioso consiste en 1-2 ganglios unidos por una comisura, situados en el extremo anterior y de un plexo nervioso por debajo del tegumento. El aparato digestivo es, en la mayoría de los casos, incompleto por carecer de ano o bien, puede estar ausente como en el caso de los céstodos. El sistema excretor es protonefridial y principalmente con función osmoreguladora. De manera general los platelmintos son hermafroditas. El aparato reproductor masculino está compuesto por uno a numerosos testículos, un conducto deferente y un órgano copulador llamado cirro, contenido por una bolsa. El aparato reproductor femenino consta de un ovario, cuyo oviducto desemboca en la cámara de formación de los huevos u ootipo, al igual que la vagina (en monogéneos y céstodos) y el viteloducto; del ootipo parte el canal de Laurer (en tremátodos) y el útero que desemboca en el atrio genital antes mencionado. Una buena parte de las especies hermafroditas pueden fertilizar sus propios ovocitos, sin embargo la fecundación cruzada es la práctica común.

Los estadios larvales de los platelmintos parásitos pueden encontrarse en cualquier parte del cuerpo de sus hospederos intermediarios (vertebrados e invertebrados), mientras que los adultos, frecuentemente parasitan el tubo digestivo y órganos anexos. Sin embargo, los monogéneos son principalmente ectoparásitos de las branquias y superficie corporal de peces; algunos pueden vivir en el uréter de peces o en la vejiga urinaria de tortugas y ranas; una sola especie es conocida parasitando los ojos de los hipopótamos.

El ciclo de vida de las 3 clases es muy variable; puede ser directo (huevo-hospedero definitivo), o bien indirecto, por participar 1 o varios hospederos intermediarios. Los monogéneos tienen un ciclo directo, en el cual la larva ciliada u oncomiracidio emerge del huevo, nada e infecta al hospedero definitivo. En los tremátodos, la larva ciliada o miracidio nada y penetra o es ingerida por el primer hospedero intermediario (un molusco), donde se transforma en esporocisto que por reproducción asexual, origina una serie de estadios larvales: esporocistos, redias y cercarias; estas últimas, pueden penetrar activamente en el hospedador definitivo o bien, nadar y enquistarse

en el medio o en un segundo hospedero intermediario, para convertirse en metacercaria, que es infectiva para el hospedero definitivo. La larva de los céstodos puede estar contenida en el huevo (oncósfera) o ser libre nadadora (coracidio) y requiere encontrar al hospedero intermediario (vertebrado o invertebrado), donde se desarrollan los diversos tipos de metacéstodos (cisticercoide, plerocercoide, etc.), que constituyen el estadio infectivo para el hospedero definitivo vertebrado.

A nivel global, las obras taxonómicas más importantes para monogéneos son las de Yamaguti (1963) y Boeger y Kritsky (1993); para tremátodos Yamaguti (1971), Gibson et al. (2002), Jones et al. (2005) y Bray et al. (2008), y para céstodos Schmidt (1986) y Khalil et al. (1994). En México se han publicado obras que inventarían el acervo para este grupo de helmintos, como la de Lamothe-Argumedo et al. (1997) y la monografía sobre tremátodos de Pérez-Ponce de León et al. (2007).

Diversidad

Los platelmintos representan, sin duda alguna, el grupo de helmintos con mayor riqueza de especies en los vertebrados silvestres de México (Pérez-Ponce de León et al. 2011). Los primeros registros de platelmintos en nuestro país corresponden a los céstodos *Anomotaenia larina* (Krabbe, 1869), *Armadoskrjabinia rostellata* (Abildgaard, 1790) Yamaguti, 1959 y *Dicracotaenia fusa* (Krabbe, 1869), parásitos del intestino de aves marinas en la Bahía de Guaymas, Sonora (Linton, 1892). Hasta la fecha se han registrado 1 015 especies nominales de platelmintos: 544 de tremátodos, 269 de monogéneos y 202 de céstodos (Cuadro 1), que representan el 7.4% de la diversidad mundial de este grupo, estimada en 13 570 especies (Hugot et al., 2001). El cuadro 1 muestra la riqueza de especies de platelmintos por grupo de vertebrado, incluyendo además el número de taxa no identificados a nivel específico, así como la manera en que la riqueza está representada a niveles taxonómicos superiores como género y familia. En este contexto, destacan los peces actinopterigios como el grupo que contiene el mayor número platelmintos, con 589 de las 1 015 especies totales. Es claro que los actinopterigios son el grupo más extensamente estudiado, lo que corresponde con el patrón de riqueza observado en la fauna de helmintos que los parasita; sin embargo, contrasta el hecho de que es el grupo con el menor valor promedio (0.7) especie parásita/especie de hospedero. En todos los casos, el porcentaje de especies de hospederos que han sido estudiados en busca de platelmintos en nuestro país es no sólo asimétrico, sino también muy pequeño, oscilando entre el 10.4% para el caso de las aves y 37.4% para los elasmobranquios.

Al analizar la distribución de cada grupo de platelminto en los distintos grupos de vertebrados silvestres de México (Cuadros 2, 3), se observa claramente un patrón de distribución característico, en el que los tremátodos (incluyendo las 3 especies de aspidogastreos conocidas para México) destacan como los platelmintos más diversos entre los vertebrados, con excepción de los elasmobranquios, en los cuales los céstodos han tenido procesos de diversificación muy importantes; no obstante, en el caso de México en particular, la riqueza de céstodos detectada refleja el amplio esfuerzo de muestreo realizado sobre este grupos en el golfo de California durante la década de 1990 (p. ej., Caira y Zahner, 2001; Caira y Burge, 2001). Aunado a lo anterior, las especies de vertebrados que muestran la mayor riqueza son los peces de aguas continentales: *Cichlasoma urophthalmus* (Günther, 1862), con 34 especies, *Petenia splendida* Günther, 1862, con 29 y *Rhamdia quelen* Quoy y Gaimard, 1824, con 22.

Cuadro 1. Riqueza específica del Phylum Platyhelminthes parasitando vertebrados silvestres de México

	*Elasmobranchii (195)**	*Actinopterygii (2 497)*	*Amphibia (361)*	*Reptilia (804)*	*Aves (1 096)*	*Mammalia (535)*
Familias	23	85	26	32	35	29
Géneros	52	359	34	62	102	57
Platelmintos registrados (especies)	95	589	53	96	159	74
Taxa indeterminados	9	117	19	9	25	25
Hospederos estudiados (especies)	73	835	51	85	114	91
% de especies de hospederos estudiados	37.4	33.4	14.1	10.6	10.4	17
Promedio especies/hospedero	1.3	0.7	1	1.1	1.4	0.8

* Número de especies de vertebrados reportados para México de acuerdo con Sarukhán et al. (2009). La suma de las primeras 4 filas no coinciden con los totales referidos en el texto, debido a que 2 ó más clases de vertebrados pueden alojar a la misma especie.

Cuadro 2. Riqueza específica por clases de platelmintos parásitos de vertebrados silvestres de México

		Elasmobranchii	*Actinopterygii*	*Amphibia*	*Reptilia*	*Aves*	*Mammalia*
Familias	Trematoda	8	47	19	25	23	18
	Monogenoidea	3	25	1	1	—	—
	Cestoda	12	13	6	6	12	11
Géneros	Trematoda	10	202	23	50	59	35
	Monogenoidea	11	134	4	3	—	—
	Cestoda	31	23	7	9	43	22
Especies	Trematoda	12	305	42	74	102	47
	Monogenoidea	16	247	4	5	—	—
	Cestoda	67	37	7	17	57	27
Taxa indeterminados	Trematoda	2	95	16	5	15	7
	Monogenoidea	1	2	—	1	—	—
	Cestoda	6	20	3	3	10	18
Especies de hospederos	Trematoda	26	395	30	43	61	42
	Monogenoidea	17	257	5	8	—	—
	Cestoda	30	183	16	34	53	49

Cuadro 3. Riqueza y distribución geográfica por clases de platelmintos parásitos de vertebrados silvestres mexicanos

Clase		*Elasmobranchii*	*Actinopterygii*	*Amphibia*	*Reptilia*	*Aves*	*Mammalia*
Trematoda*	Riqueza	12	305	42	74	102	47
	Estados (localidades)	7 (22)	30 (619)	18 (76)	20 (71)	24 (85)	25 (85)
Monogenoidea	Riqueza	16	247	4	5	—	—
	Estados (localidades)	7 (19)	27 (335)	5 (6)	15 (23)		
Cestoda	Riqueza	67	37	7	17	57	27
	Estados (localidades)	5 (22)	31 (246)	9 (18)	19 (28)	16 (51)	18 (36)

* Los valores incluyen las 3 especies de aspidogastreos registrados en México.

Una especie de tremátodo y una de céstodo son las que se han registrado en el mayor número de hospederos y de localidades de la República Mexicana. En el primer caso, *Posthodiplostomum minimum* (MacCallum, 1921), que parasita peces como hospederos intermediarios y aves ictiófagas como definitivos, habiéndose recolectado en 102 y 7 especies, respectivamente, en un total de 25 estados. Por su parte, *Bothriocephalus acheilognathi* Yamaguti, 1934, una especie de céstodo introducida, se ha recolectado en 94 especies de peces dulceacuícolas que actúan como sus hospederos definitivos, en 25 estados.

El conocimiento acumulado de la fauna de platelmintos en vertebrados de México ha tenido una pendiente ascendente a partir de la década de 1940, época en la que el Dr. Eduardo Caballero y Caballero dedicó un esfuerzo importante a documentar la diversidad de estos helmintos. A partir de ese momento, el número de especies que se han registrado para estos parásitos se ha incrementado de manera constante, en gran parte debido a la labor del Dr. Rafael Lamothe-Argumedo y colegas. La figura 2 muestra claramente que lo anterior es particularmente cierto para los tremátodos, mientras que para los monogéneos y los céstodos, el crecimiento ha sido más lento. El estudio de los monogéneos se incrementó de manera importante en la década de 1960, con los estudios realizados por la Maestra Margarita Bravo-Hollis. Los céstodos han recibido mayor atención tan sólo desde hace 2 décadas aproximadamente. Para los 3 grupos, resulta evidente que la última década ha determinado un incremento importante en el conocimiento de su biodiversidad.

Por otra parte, al considerar la distribución de los platelmintos en el territorio nacional, destaca que este grupo de helmintos presenta registros en todos los estados de la República Mexicana (Fig. 3), habiendo sido muestreados

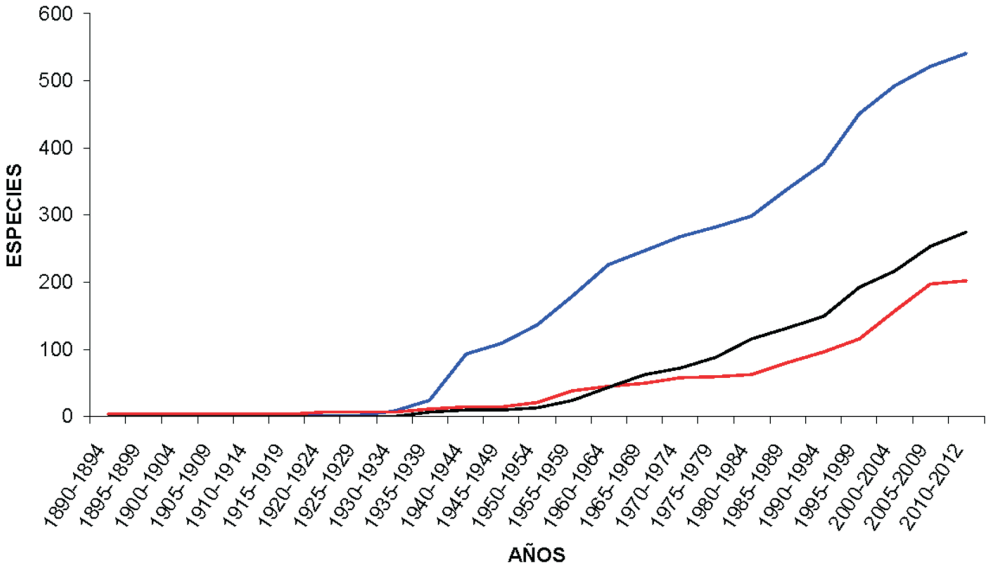


Figura 2. Curva acumulativa de especies de platelmintos por año de descripción (en intervalos de 5 años); en azul: Trematoda; en negro: Monogenoidea; en rojo: Cestoda.

Figura 3. Riqueza específica del phylum Platyhelminthes en vertebrados silvestres por estado de la República Mexicana.

en 1 014 localidades. En la vertiente del golfo de México, Veracruz exhibe la mayor riqueza específica con 185, seguido por Yucatán con 127 y Tabasco con 117; en la costa del Pacífico, sobresalen Jalisco con 172 especies, Baja California Sur con 166, así como Oaxaca y Guerrero con 119 y 112, respectivamente. En el centro y norte del país, el Estado de México registra 78 especies y Nuevo León y Durango 50 y 51 especies, respectivamente. Asimismo, en el cuadro 3 se observa que los actinopterigios alcanzan el valor más alto en cuanto a localidades muestreadas entre los diferentes grupos de platelmintos en los 30 estados donde se tienen registros. De manera general, resulta

evidente que los estados del norte de la república han sido menos muestreados que los del sur y sureste (Fig. 3), lo que obedece, como para otros grupos de helmintos, a que se ha prestado menos atención a esta región del país por parte de los investigadores interesados en describir la fauna helmintológica de vertebrados silvestres de México.

El grado de endemismo de este grupo en México es difícil de establecer, debido a que no existen estudios comparativos en otras regiones del continente Americano, por lo que se desconoce la distribución geográfica completa de una gran parte de las especies de platelmintos, en particular en la región Neotropical. No obstante, el elevado número de especies nuevas descritas a partir de hospederos mexicanos (185 tremátodos, 131 monogéneos y 75 céstodos, que representan el 38.6% del total conocido), permite suponer un nivel de endemismo relativamente elevado para el grupo.

De acuerdo con los patrones que aquí se describen, la fauna de platelmintos que parasitan a los vertebrados silvestres de México aún requiere de un estudio más intensivo para poder considerar que el inventario está cerca de ser completado. Como se dijo anteriormente, México cuenta con el 7.4% de la biodiversidad del grupo a nivel mundial; sin embargo, por sus características ecológicas, por su ubicación biogeográfica y por la enorme diversidad de especies de vertebrados que posee y de hábitats donde éstos viven, es altamente posible que aún falten muchas especies por registrarse. Estimar cuantas faltan por conocerse no es tarea sencilla basados en el cúmulo de datos que tenemos hasta el momento; no obstante, si consideramos que se han registrado platelmintos desde hace 120 años en México y que únicamente se han estudiado 1 249 especies de vertebrados de las aproximadamente 5 488 que ocurren dentro del territorio nacional (ver Sarukhán et al., 2009), de mantenerse la misma tasa de descubrimiento de especies, al estudiar el 77% restante de los hospederos, deberíamos estar registrando entre 3 500 y 4 500 especies más de platelmintos para el país.

Agradecimientos

A las instituciones que han financiado nuestros proyectos de investigación en los últimos 20 años, lo que nos ha permitido acumular una gran cantidad de información, a partir de la cual hemos realizado varios análisis de datos como el presente, particularmente Conacyt, al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica-UNAM y a la Conabio. A los curadores de las colecciones científicas consultadas, Eric P. Hoberg (USNPC), Scott L. Gardner (HWML) y Marcos Rafael Lamothe y Argumedo (CNHE), por permitirnos el acceso a los acervos de las mismas; a Georgina Ortega Leite quien nos proporcionó importantes referencias bibliográficas.

Literatura citada

Boeger, A. W. y D. C. Kritsky. 1993. Phylogeny and a revised classification of the Monogenoidea Bychowsky, 1937 (Platyhelminthes). Systematic Parasitology 26:1-32.

Bray, R. A., D. I. Gibson y A. Jones (eds.). 2008. Keys to the Trematoda. Vol. 3. CAB International,Wallingford, U.K. 824 p.

Caira, J. N. y A. N. Burge. 2001. Three new species of *Acanthobothrium* (Cestoda: Tetraphyllidea) from the ocellated electric ray, *Diplobatis ommata*, in the Gulf of California, Mexico. Comparative Parasitology 68:52-65.

Caira, J. N. y S. D. Zahner. 2001. Two new species of *Acanthobothrium* Beneden, 1849 (Tetraphyllidea: Onchobothriidae) from horn sharks in the Gulf of California, Mexico. Systematic Parasitology 50:219-229.

Gibson, D. I., A. Jones y R. A. Bray (eds.). 2002. Keys to the Trematoda. Vol. 1. CAB International, Wallingford, U.K. 521 p.

Hugot, J. P., P. Baujard y S. Morand. 2001. Biodiversity in helminthes and nematodes as a field of study: an overview. Nematodology 3:199-208.

Jones, A., R. A. Bray y D. I. Gibson (eds.). 2005. Keys to the Trematoda, Vol. 2. CAB International, Wallingford, U.K. 745 p.

Khalil, L. F., A. Jones y R. A. Bray (eds.). 1994. Keys to the cestode parasites of vertebrates. CAB Internacional, Cambridge, U.K. 751 p.

Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia y G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. 211 p.

Linton, E. 1892. Notes on avian entozoa. Proceedings of the National Museum 15:87-113.

Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfias. 2007. Trematode parasites (Platyhelminthes) of wildlife vertebrates in Mexico. Zootaxa 1534:1-247.

Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfias. 2011. Describing parasite biodiversity: the case of the helminth fauna of wildlife vertebrates in Mexico. *In* Changing diversity in changing environment, O. Grillo y G. Venora (eds.). InTech, Rijeka, Croacia. p. 33-54.

Roberts, L. y J. Janovy. 2005. Foundations of Parasitology (7th edition). McGraw-Hill, New York. 702 p.

Schmidt, G. D. 1986. Handbook of tapeworm identification. CRC Press, Boca Ratón, Florida. 675 p.

Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente, G. Halfter, R.

González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. De la Maza. 2009. Capital Natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión

Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 100 p.
Yamaguti, S. 1963. Systema Helminthum Volume IV. Monogenea and Aspidocotylea. Intersciences Publishers, New York. 699 p.
Yamaguti, S. 1971. Synopsis of Digenetic Trematodes of Vertebrates. Vol. I. Keigaku, Tokyo. 1074 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S171-S176, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31746

Biodiversidad de Nematoda parásitos de vertebrados en México

Biodiversity of Nematoda parasites of vertebrates in Mexico

Luis García-Prieto✉, David Osorio-Sarabia y Marcos Rafael Lamothe-Argumedo

Colección Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *gprieto@ib.unam.mx*

Resumen. La riqueza de nemátodos parásitos de vertebrados silvestres mexicanos registrada hasta la fecha está conformada por 402 especies nominales, que aportan el 4.8% de la riqueza a nivel global. Este grupo de helmintos ha sido registrado en 720 localidades distribuidas en todos los estados de la República Mexicana, aún cuando su representación es heterogénea, ya que para estados como Aguascalientes sólo se conocen 2 especies, mientras que para otros como Chiapas se han descrito 86. El mayor número de hospederos estudiados corresponde a los actinopterigios, con 167 especies; no obstante, la mayor riqueza de nemátodos la exhiben los mamíferos, con 166 especies. Completar el inventario de nemátodos parásitos de vertebrados silvestres de México es aún una tarea larga y compleja. De mantenerse la tasa promedio de especies registrada en los hospederos revisados (0.97) y considerando que aún falta estudiar desde el punto de vista nematológico 4 983 especies de vertebrados distribuidas en el territorio nacional, podríamos estimar que aún faltan por describirse al menos 5 137 especies de nemátodos en el país.

Palabras clave: nemátodos, vertebrados, helmintos, parásitos.

Abstract. The richness of nematode parasites of wild vertebrates of Mexico known so far consists of 402 nominal species, which account for 4.8% of the world's total. This group of helminths has been recorded in 720 localities in all states of Mexico, even though their representation is heterogeneous as states such as Aguascalientes have only 2 species, while others such as Chiapas have 86. The largest number of hosts studied corresponds to the Actinopterygii, with 167 species; however, the greatest richness of nematode species is found in mammals with 166 species. To complete the inventory of nematodes parasitic on wild vertebrates of Mexico is still a long and complex task. If the average rate of nematode species recorded by host reviewed (0.97) continues, and considering that there are 4 983 vertebrate species distributed in the country that have not been studied yet from the standpoint of nematology, we could estimate that at least 5 137 species of nematodes remain to be described in the country.

Key words: nematodes, vertebrates, helminthes, parasites.

Introducción

El phylum Nematoda (término derivado del latín nema= hilo) incluye organismos triploblásticos, protostomados, blastocelomados, bilaterales y con cuerpo característicamente cilíndrico (Fig. 1). Su tamaño varía desde unos cuantos milímetros hasta más de 8 metros. Como grupo monofilético, representa uno de los más diversificados phyla del reino Animalia, cuyos miembros parasitan tanto vertebrados como invertebrados y plantas, y además existen numerosas especies de vida libre (Hugot et al., 2001). Los nemátodos parásitos de vertebrados se alojan prácticamente en cualquier órgano, aunque la mayoría se encuentran asociados al tubo digestivo y glándulas anexas. Se les ha incluido colectivamente en el grupo de los helmintos (gusanos parásitos), junto con platelmintos, acantocéfalos e hirudineos.

La superficie corporal está cubierta por una cutícula proteica, que brinda protección y contribuye al movimiento del nemátodo junto con el líquido blastocelómico; de la misma forma, la carencia de musculatura circular confiere el movimiento ondulatorio propio del grupo. El blastocele contiene al aparato digestivo que es completo, exhibiendo como órgano más destacado al esófago, cuya forma y componentes varía de acuerdo con el tipo de alimentación de estos gusanos: hematófaga, mucófaga o de alimento predigerido, entre otras. El sistema nervioso es de tipo ganglionar, con 4 cordones hipodérmicos que inervan todo el cuerpo, unidos mediante anillos en las regiones esofágica y anal. En las especies parásitas, los órganos sensoriales están reducidos, restringiéndose a la presencia de anfidios, fasmidios, deiridios y papilas, principalmente. El aparato excretor es glandular o tubular, desembocando

Recibido: 03 mayo 2012; aceptado: 18 octubre 2012

(a) (b) (c)

Figura 1. Representantes de la fauna mexicana de Nematoda. a), larva de *Gnathostoma binuclaetum*Almeyda-Artigas, 1991; b), extremo anterior de *Websternema parnelli* (Webster, 1971) Vaucher y Durette-Desset, 1986; c), macho de *Trichuris muris* (Schrank, 1788) Hall, 1916.

al exterior mediante un poro ventral situado en la región anterior del cuerpo. La mayor parte de los nemátodos son dioicos y existen algunas especies partenogenéticas; el aparato reproductor masculino está formado por 1 o 2 testículos, conectados a una vesícula seminal y ésta a un conducto eyaculador que abre a la cloaca; como órganos accesorios presentan 1 o 2 espículas, papilas y expansiones cuticulares; el femenino generalmente presenta 2 ovarios que desembocan a los receptáculos seminales y éstos a los oviductos y de ahí al útero, que abre al exterior mediante la vulva a través de la vagina. La fecundación comúnmente es cruzada y el desarrollo consta de 6 estadios y 4 ecdisis, las cuales pueden ocurrir fuera o dentro del hospedero. La forma infectiva para el hospedero definitivo es la larva de tercer estadio. Sus ciclos biológicos pueden ser directos o indirectos, con la participación de 1 o varios hospederos intermediarios. La transmisión a un hospedero se realiza por la ingestión de huevos o larvas, penetración cutánea, asistida por un vector, o bien, transmamaria o transplacentariamente.

Las obras de revisión más importantes para el grupo incluyen los trabajos de Yamaguti (1961), Anderson et al. (1974-1983) y Gibbons (2010); para México, los trabajos de Lamothe-Argumedo et al. (1997), Moravec (1998), Garrido-Olvera et al. (2006), Salgado-Maldonado (2006), Caspeta-Mandujano (2010), Paredes-León et al. (2008) y García-Prieto et al. (2012), recopilan la información más completa sobre los nemátodos parásitos de vertebrados silvestres.

Diversidad

Dentro de los helmintos, los nemátodos constituyen el segundo grupo con mayor riqueza específica como parásitos de vertebrados silvestres de México, sólo después de los platelmintos (Pérez-Ponce de León et al., 2011). La primera especie descrita para el país fue *Chabaudgolvania elongata* (Baird, 1858) Richardson y Adamson, 1990 (=*Lepotodera elongata* [Baird, 1858]) parásita de *Ambystoma tigrinum* (Green, 1825) (Baird, 1858). Sin embargo, el estudio de este grupo se inició formalmente en 1932, con la fundación de la Colección Nacional de Helmintos del Instituto de Biología de la UNAM. Desde esta fecha, el inventario de los nemátodos como parásitos de vertebrados silvestres mexicanos ha tenido un desarrollo asimétrico, iniciando el siglo XX con una tasa de descripción de 3.2 especies/año, la cual se redujo a 2.1 entre los años 50-60 y alcanzó su máximo nivel en los 10 primeros años del siglo actual (5.3) (Fig. 2). Este ritmo de crecimiento, ha determinado que en la actualidad la fauna de nemátodos asociados a vertebrados silvestres ascienda a 402 especies nominales (Cuadro 1), que representan el 4.8 % de la diversidad de este grupo de parásitos a nivel mundial (8 359 especies de acuerdo con Hugot et al., 2001). Asimismo, se han registrado 136 taxa no identificados hasta especie, debido a que gran parte de ellos son larvas, estadio cuya morfología no siempre permite su determinación. Los valores registrados en este trabajo proceden de la consulta a colecciones científicas nacionales (Colección

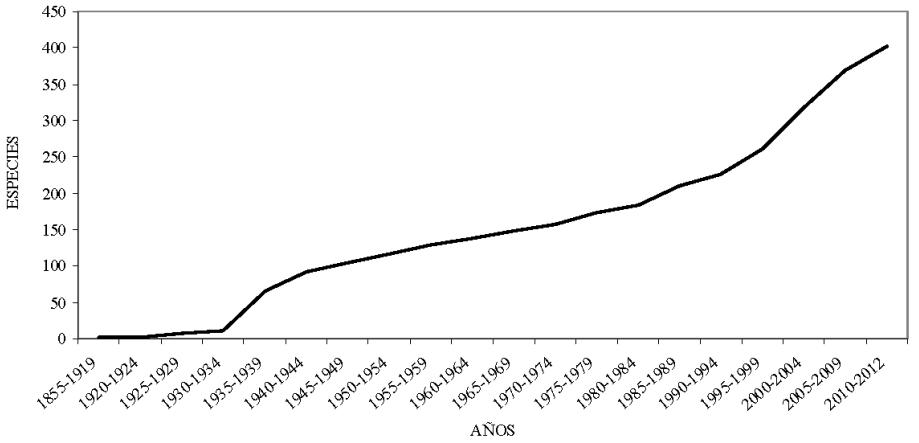


Figura 2. Curva acumulativa de especies de nemátodos por año de registro (en intervalos de 5 años).

Cuadro 1. Riqueza específica de nemátodos parásitos de vertebrados silvestres de México

	*Elasmobranchii (195)**	*Actinopterygii (2 497)*	*Amphibia (361)*	*Reptilia (804)*	*Aves (1 096)*	*Mammalia (535)*
Familias	4	21	9	23	18	38
Géneros	6	50	33	49	36	112
Nemátodos registrados (especies)	4	95	49	86	64	166
Taxa indeterminados	4	40	27	26	17	61
Hospederos estudiados (especies)	7	167	49	111	65	106
% de especies de hospederos estudiados	3.6	6.7	13.6	13.8	5.9	19.8
Promedio especies/hospedero	0.6	0.6	1	0.8	0.98	1.6

* Número de especies de vertebrados registrados para México de acuerdo con Sarukhán et al. (2009); la suma de las primeras 4 filas no coinciden con los totales anotados en el texto debido a que 2 o más clases de vertebrados pueden alojar la misma especie.

Nacional de Helmintos, Instituto de Biología, UNAM, México) e internacionales (principalmente la United States National Parasite Collection, Maryland, EUA y la Harold W. Manter Laboratory of Parasitology Collection, Nebraska, EUA), así como de la recopilación y el análisis bibliohemerográfico especializados. La riqueza específica de estos helmintos está distribuida en 59 familias y 184 géneros. Las familias Onchocercidae, Pharyngodonidae y Anisakidae son las que albergan el mayor número de especies, con 30, 27 y 23, respectivamente.

Las 505 especies de vertebrados silvestres registradas como hospederos de al menos 1 especie de nemátodo representan el 9.2% de los 5 488 cordados distribuidos en México (véase Sarukhán et al., 2009). Desde el punto de vista nematológico, los actinopterigios son los hospederos más intensamente estudiados, aun cuando el mayor registro de especies se ha realizado en mamíferos (Cuadro 1). Entre los hospederos con el mayor registro nematológico se encuentran el caballo silvestre *Equus caballus* Linneo, 1758 con 23 especies, el sapo *Rhinella marina* (Linneo, 1758) con 16 y el tlacuache *Didelphis virginiana* Kerr, 1792, con 11. Las especies de nemátodos con mayor distribución entre hospederos y estados del país son *Gnathostoma binucleatum* Almeyda-Artigas, 1991 y *Rhabdochona kidderi* Pearse, 1936. La primera, es parásita de 40 especies de actinopterigios, anfibios, reptiles, aves y mamíferos procedentes de 10 estados; la segunda, infecta 29 especies de peces en 2 estados.

Los registros de este grupo de parásitos se han realizado de manera heterogénea a lo largo del territorio nacional; el estado con el menor número de especies registradas es Aguascalientes, con sólo 2, mientras que Chiapas, con 86, es el estado de la vertiente del Pacífico, y de México en general, con la mayor riqueza específica de nemátodos. En la vertiente del golfo de México, Veracruz es el estado con el mayor número de especies de nemátodos registradas (78), mientras que para el Caribe, lo es Yucatán (56; Fig. 3). Hasta la fecha, los hospederos registrados para

Figura 3. Riqueza específica del phylum Nematoda en vertebrados silvestres por estado de la República Mexicana.

los nemátodos de México proceden de 720 localidades (Cuadro 2).

La escasez de estudios helmintológicos realizados en regiones geográficas cercanas a México, particularmente en Centroamérica y una buena parte de Sudamérica, impide establecer con precisión los niveles de endemismo que presenta la fauna nematológica mexicana; sin embargo, el elevado número de especies nuevas descritas a partir de los vertebrados que se distribuyen en el país (182, que representan el 45% del total conocido), sugiere que la proporción de endemismos entre los nemátodos mexicanos pudiera ser alto.

Como en el resto de los grupos de helmintos estudiados en México durante los últimos 80 años, la descripción de especies de nemátodos ha sido lenta y heterogénea en cuanto a grupos de hospederos y regiones geográficas muestreados; la mayor parte de los trabajos pioneros (Caballero, 1937; Caballero y Zerecero, 1943) reportaron registros aislados de especies, al igual que una buena parte de los realizados en últimas fechas (véase García-Prieto et al., 2012). De mantenerse la tasa promedio de especies registrada en los hospederos revisados (0.97) y considerando que aún faltan estudios nematológicos de 4 983 especies de vertebrados distribuidas en el territorio nacional, puede estimarse que al menos 5 137 especies de nemátodos estarían por describirse.

Los datos anteriores evidencian que completar el inventario de nemátodos parásitos de vertebrados silvestres de México es aún una tarea larga y compleja. El primer paso para concretarla se ha dado con la elaboración de este trabajo; a partir de este diagnóstico, podrán definirse las líneas y objetivos a cumplir para alcanzar una visión más completa de la diversidad del grupo. La combinación de técnicas de estudio tradicionales (morfológicas) con las nuevas herramientas de estudio (moleculares, ultraestructurales), así como la sistematización de los proyectos de investigación, serán elementos indispensables para lograr este objetivo.

Cuadro 2. Riqueza y distribución geográfica de nemátodos en vertebrados silvestres de México (entre paréntesis se indica el número de localidades muestreadas)

	Elasmobranchii	*Actinopterygii*	*Amphibia*	*Reptilia*	*Aves*	*Mammalia*
Aguascalientes				2 (1)		
Baja California Norte	1 (3)	5 (7)	2 (3)	3 (5)		3 (4)
Baja California Sur	2 (4)	3 (11	4 (5)	8 (7)		3 (3)
Campeche	1 (1)	17 (19)		1 (1)	3 (3)	2 (3)
Chiapas	1 (1)	15 (36)	10 (4)	3 (3)	12 (11)	46 (9)
Chihuahua		1 (3)		7 (2)	14 (3)	1 (1)

Cuadro 2. Continúa

Coahuila	1 (2)		13 (3)		
Colima	4 (4)	3 (2)	4 (4)		8 (8)
Distrito Federal	1 (2)	9 (4)	11 (8)	8 (5)	21 (11)
Durango	6 (34)		7 (1)		2 (3)
Estado de México	2 (12)	8 (10)	9 (5)		16 (10)
Guanajuato	2 (17)		8 (4)		1 (1)
Guerrero	11 (13)	10 (10)	16 (15)	10 (5)	13 (11)
Hidalgo	5 (14)		13 (5)	3 (1)	22 (10)
Jalisco	14 (30)	7 (7)	4 (7)	3 (2)	9 (3)
Michoacán	15 (35)	7 (5)	11 (8)	5 (1)	8 (6)
Morelos	5 (13)		7 (3)	4 (1)	12 (7)
Nayarit	6 (15)	1 (1)	7 (3)	2 (3)	6 (5)
Nuevo León		4 (6)	15 (6)	4 (4)	18 (17)
Oaxaca	11 (37)	10 (8)	12 (10)	5 (6)	11 (9)
Puebla	4 (6)	5 (7)	11 (7)	1 (1)	5 (4)
Querétaro	3 (9)	2 (1)	4 (1)		9 (2)
Quintana Roo	20 (36)		2 (1)		8 (5)
San Luis Potosí	6 (17)		4 (1)	1 (1)	8 (5)
Sinaloa	3 (8)	7 (1)	3 (4)	2 (3)	2 (2)
Sonora	1 (4)	11 (4)	20 (5)	2 (2)	1 (1)
Tabasco	12 (38)	3 (3)	3 (4)	5 (2)	4 (9)
Tamaulipas	11 (17)	2 (2)	5 (2)		3 (3)
Tlaxcala					3 (5)
Veracruz	23 (42)	13 (11)	16 (16)	7 (8)	22 (23)
Yucatán	27 (54)	5 (3)	8 (11)	6 (5)	13 (7)
Zacatecas			3 (1)		1 (1)

Agradecimientos

A los curadores de las colecciones científicas consultadas, doctores Eric P. Hoberg (USNPC) y Scott L. Gardner (HWML), por permitirnos el acceso a los acervos de las mismas; a Georgina Ortega Leite quien nos proporcionó importantes referencias bibliográficas y a Berenit Mendoza Garfias y Aldo Iván Merlo Serna por las imágenes incluidas en el trabajo.

Literatura citada

Baird, W. 1858. Descriptions of two new species of Entozoa. Proceedings of the Zoological Society of London 26:224-225.

Anderson, R. C., A. G. Chabaud y S. Willmott. 1974-1983. CIH Keys to the nematode parasites of vertebrates. CAB International, Farnham Royal, Slough.

Caballero, C. E. 1937. Nemátodos de algunos vertebrados del Valle del Mezquital, Hgo. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 8:189-200.

Caballero, C. E. y C. Zerecero. 1943. *Longistriata convoluta* n. sp. (Nematoda: Trichostrongylidae) parásito del intestino de una "tuza" *Cratogeomys merriami* (Thomas). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 14:201-205.

Capeta-Mandujano, J. M. 2010. Nemátodos parásitos de agua dulce de México: clave de identificación, descripción y distribución de las especies. AGT, México, D. F. 216 p.

García-Prieto, L., J. Falcón-Ordaz y C. Guzmán-Cornejo. 2012. Helminth parasites of wild Mexican mammals: list of species, hosts and geographical distribution. Zootaxa 3290:1-92.

Garrido-Olvera, L., L. García-Prieto y G. Pérez-Ponce de León. 2006. Checklist of the adult nematode parasites of fishes in freshwater localities from Mexico. Zootaxa 1201:1-45.

Gibbons, L. M. 2010. Keys to the nematode parasite of vertebrates supplementary volume. CAB International, Wallingford.

416 p.

Hugot, J. P., P. Baujard y S. Morand. 2001. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. Nematodology 3:199-208.

Lamothe-Argumedo, R., L. García-Prieto, D. Osorio-Sarabia y G. Pérez-Ponce de León. 1997. Catálogo de la Colección Nacional de Helmintos. Universidad Nacional Autónoma de México y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 211 p.

Moravec, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical Region. Academia, Praga. 464 p.

Paredes-León, R., L. García-Prieto, C. Guzmán-Cornejo, V. León-Règagnon y T. Pérez-Ortíz. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. Zootaxa 1904:1-166.

Pérez-Ponce de León, G., L. García-Prieto y B. Mendoza-Garfias. 2011. Describing parasite biodiversity: The case of the helminth fauna of wildlife vertebrates in Mexico. *In* Changing diversity in changing environment, O. Grillo y G. Venora (eds.). InTech, Rijeka, Croacia. p. 33-54.

Salgado-Maldonado, G. 2006. Checklist of helminth parasites of freshwater fishes from Mexico. Zootaxa 1324:1-357.

Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente, G. Halfter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. De la Maza. 2009. Capital Natural de México. Síntesis: Conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F. 100 p.

Yamaguti S. 1961. Systema Helminthum. 3. The nematodes of vertebrates. Interscience, New York. 1261 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S177-S182, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31684

Biodiversidad de Acanthocephala en México

Biodiversity of Acanthocephala in Mexico

Luis García-Prieto✉, Martín García-Varela y Berenit Mendoza-Garfias

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *gprieto@ibiologia.unam.mx*

Resumen. La riqueza actual de acantocéfalos asociados a vertebrados silvestres de México asciende a 60 especies nominales, lo que representa el 5% de la diversidad conocida para este grupo en el mundo. Este valor fue obtenido a partir del análisis de 227 especies de hospederos distribuidos en 28 estados de la República, entre los que destacan los actinopterigios como el grupo más intensamente estudiado, con 151 especies registradas como hospederos de por lo menos 1 especie de acantocéfalo. Consideramos que el conocimiento de la diversidad de este grupo de helmintos es limitado, especialmente si tomamos en cuenta que de los 5 488 vertebrados registrados para el país el 94.5% no se han registrado como hospederos de especies de este grupo. Sólo a través de estudios sistemáticos que integren los caracteres morfológicos con los ecológicos y moleculares se podrá lograr un conocimiento más preciso de la diversidad de este grupo en México.

Palabras clave: acantocéfalos, vertebrados, helmintos, parásitos.

Abstract. Richness of acanthocephalans associated to wild vertebrates of Mexico is currently composed of 60 nominal species, representing 5% of the known diversity for this group worldwide. This value was derived from the analysis of 227 host species in 28 states of the country, among which the actinopterygians were the most intensively studied vertebrate group, with 151 species being reported as hosts of at least 1 species of acanthocephalan. We believe that knowledge of the diversity of this group of helminths is still limited, especially if we consider that 94.5% of 5 488 recorded vertebrates in the country have not been reported as hosts for species of this group. Only through a systematic study that integrates ecological, morphological, and molecular data, a more comprehensive view of this group of parasites will be obtained

Key words: acanthocephalans, vertebrates, helminthes, parasites.

Introducción

Los acantocéfalos o gusanos de cabeza espinosa son endoparásitos de todas las clases de vertebrados; se caracterizan por ser blastocelomados, bilaterales, con el cuerpo blando y cilíndrico provisto de una estructura anterior, retráctil y armada con ganchos, llamada probóscide (Fig. 1). Carecen de aparato respiratorio y digestivo, por lo que la pared del cuerpo o tegumento absorbe los nutrientes que son distribuidos por un sistema lagunar de canales asociado a éste. Sólo algunas especies presentan un sistema excretor de tipo protonefridial; el sistema nervioso es ganglionar, con un ganglio cerebral y cordones longitudinales dirigidos hacia la parte anterior (presoma) y posterior (metasoma) del cuerpo. El presoma comprende la probóscide, el cuello, el receptáculo de la probóscide y los lemniscos, que se originan en la base del cuello. En el metasoma o tronco se encuentran los órganos reproductores masculinos y femeninos.

Recibido: 30 abril 2012; aceptado: 18 septiembre 2012

Todos los acantocéfalos son dioicos; los machos presentan un par de testículos cuyos conductos eferentes se unen en uno deferente que desemboca en el pene; presentan ademas varios órganos sexuales accesorios como las glándulas de cemento (que sellan la vagina despues de la cópula), la bolsa copulatriz y el saco (o bolsa) de Saefftingen, que controla la eversión de la bursa durante la cópula. En las hembras, el ovario se fragmenta en etapas tempranas de su desarrollo, flotando libremente en el saco ligamentario, el cual se conecta a la campana uterina. Este órgano regula el paso de huevos maduros al útero, la vagina y finalmente, el poro genital (Roberts y Janovy, 2005). El ciclo de vida de este grupo de helmintos es indirecto y siempre se asocia a un artrópodo como hospedero intermediario, utilizando las relaciones depredador-presa entre sus hospederos para su transmisión. Las formas adultas maduran sexualmente en el intestino de vertebrados; los huevos fecundados, que son eliminados con las heces, contienen una larva (acantor) que se desarrolla en la forma infectiva (acantela) en el hospedero intermediario (un artrópodo terrestre o acuático). En el artrópodo, la acantela se transforma en cistacanto que

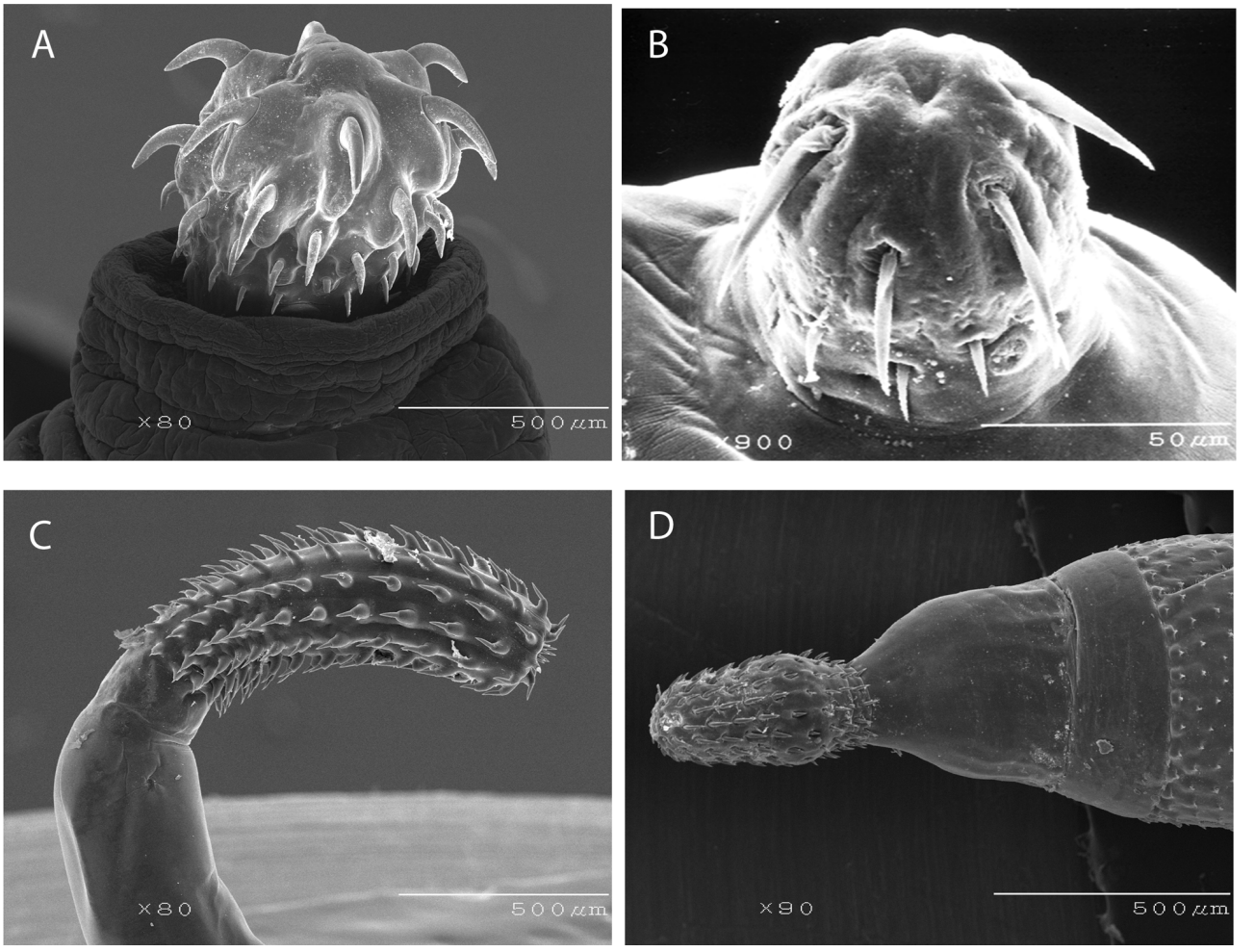


Figura 1. Representantes de la fauna mexicana de Acanthocephala. A, *Oncicola* sp.; B, *Neoechinorhynchus brentnickoli* Monks, Pulido-Flores y Violante-González, 2011; C, *Atactorhynchus duranguensis* Salgado-Maldonado, Aguilar-Aguilar y Cabañas-Carranza, 2005; D, *Pseudocorynosoma anatarium* (Van Cleave, 1945).

puede infectar directamente al hospedero definitivo, o bien, a un hospedero paraténico vertebrado; asimismo, algunas especies de acantocéfalos siguen estrategias de desarrollo poscíclico facilitadas por la depredación hospedero definitivo-hospedero definitivo (Schmidt, 1985).

En la actualidad, el phylum se divide en 4 clases: Archiacanthocephala, Eoacanthocephala, Palaeacanthocephala y Polyacanthocephala. De acuerdo con análisis filogenéticos recientes, a partir de caracteres moleculares, la primera clase es la basal (García-Varela et al., 2000, 2002); estos análisis también apoyan la relación cercana del phylum con Rotifera, en un grupo denominado Syndermata (García-Varela y Nadler, 2006; Gazi et al., 2012).

La diversidad de acantocéfalos fue recientemente estimada por Monks y Richardson (2011), quienes establecen que el número actual de especies en el mundo es de 1 194, agrupadas en 22 familias y 147 géneros.

Entre los trabajos más importantes para el grupo se encuentran los de Petrochenko (1956), Yamaguti (1963) y Amin (1985, 1987), que revisaron su clasificación. En el ámbito local, García-Prieto et al. (2010) publicaron una lista anotada que recopila las especies de acantocéfalos de vertebrados silvestres de México, así como su distribución geográfica y hospedatoria hasta la fecha.

Diversidad

Entre los helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México, los acantocéfalos son el grupo que menos atención ha recibido (Pérez-Ponce de León y García-Prieto, 2001). La primera especie registrada en el país, *Plagiorhynchus schmidti* Golvan, 1994 (= *Prosthorhyncus rectus* [Linton, 1892]), fue encontrada en un ave marina (*Larus* sp.) de la bahía de Guaymas, Sonora (Linton, 1892). A

partir de entonces y de manera paulatina, se ha realizado la descripción de especies, promediando 0.5 especies/año, con incrementos significativos en los últimos 25 (Fig. 2). El número de especies nominales mexicanas hoy asciende a 60 (Cuadro 1), que constituyen el 5% de la diversidad mundial de este grupo de parásitos (véase Monks y Richardson, 2011). Adicionalmente, se han registrado 33 taxa no identificados en un nivel específico, debido principalmente a que su estado de desarrollo no ha permitido su determinación. Ambos valores se obtuvieron a partir de la consulta a colecciones científicas (principalmente la Colección Nacional de Helmintos [CNHE], Instituto de Biología, UNAM, México; United States National Parasite Collection [USNPC], Maryland, EUA y Harold W. Manter Laboratory of Parasitology Collection [HWML], Nebraska, EUA), así como a literatura especializada. Las 60 especies registradas en México pertenecen a 12 familias, 3 (Gigantorhynchidae, Moniliformidae y Oligacanthorhynchidae) incluidas en Archiacanthocephala, 1 (Neoechinorhynchidae) en Eoacanthocephala y 8 (Cavisomidae, Centrorhynchidae, Echinorhynchidae, Illiosentidae, Plagiorhynchidae, Polymorphidae, Pomphorhynchidae y Rhadinorhynchidae) en la clase Palaeacanthocephala (García-Prieto et al., 2010).

Los acantocéfalos en México se han registrado en 227 especies de vertebrados silvestres, entre los que destacan los actinopterigios con 151 especies estudiadas (Cuadro 1); sin embargo, el total de hospederos revisados

Cuadro 1. Riqueza específica del phylum Acanthocephala en vertebrados silvestres de México

	Elasmobranchii *(195)**	Actinopterygii *(2497)*	Amphibia *(361)*	Reptilia *(804)*	Aves *(1096)*	Mammalia *(535)*
Familias	2	8	5	4	5	4
Géneros	2	27	7	2	11	8
Acantocéfalos registrados (especies)	1	34	4	2	15	9
Taxa indeterminados	1	51	10	3	17	12
Hospederos estudiados (especies)	3	151	13	21	27	12
% de especies de hospederos estudiados	1.5	6	3.6	2.6	2.5	2.2
Promedio especies/hospedero	0.3	0.2	0.3	0.9	0.5	0.7

* Número de especies de vertebrados registrados para México de acuerdo con Sarukhán et al. (2009); la suma de las primeras 4 filas no coincide con los totales en el texto, debido a que 2 o más clases de vertebrados pueden alojar la misma especie.

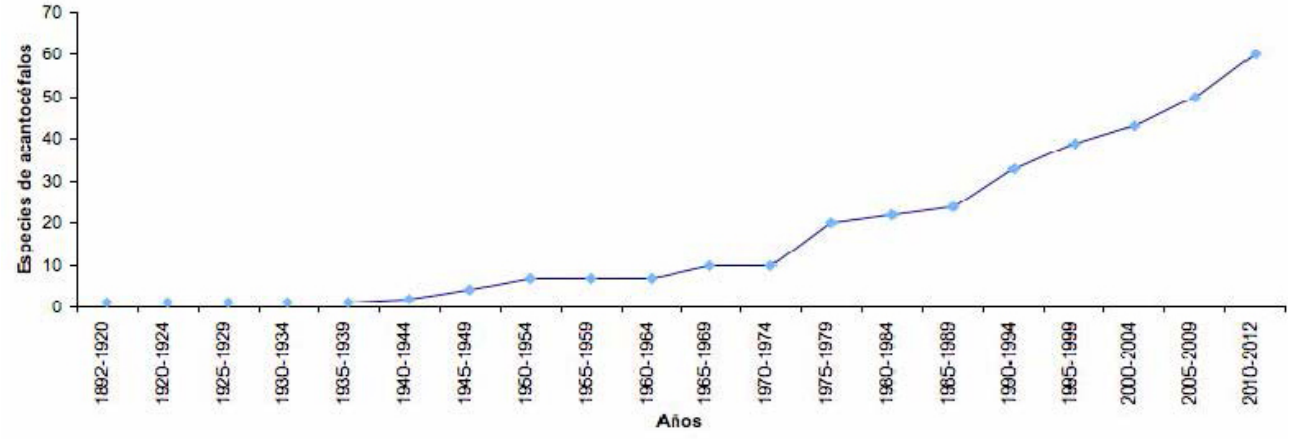


Figura 2. Curva acumulativa de especies de acantocéfalos por año de descripción (en intervalos de 5 años).

Cuadro 2. Riqueza y distribución geográfica de acantocéfalos en vertebrados silvestres de México, entre paréntesis se indica el número de localidades muestreadas

	Elasmobranchii	Actinopterygii	Amphibia	Reptilia	Aves	Mammalia
Aguascalientes					2 (1)	
Baja California Norte		2 (6)			2 (2)	1 (2)
Baja California Sur		6 (10)			4 (1)	1 (3)
Campeche		8 (12)			1 (1)	
Chiapas		5 (11)			1 (1)	4 (3)
Chihuahua		1 (1)			2 (2)	
Colima		5 (5)				2 (2)
Distrito Federal				1 (1)		1 (1)
Durango		3 (7)			3 (2)	
Guanajuato		1 (2)			1 (1)	
Guerrero		5 (7)	1 (2)		2 (3)	1 (1)
Hidalgo		1 (1)				
Jalisco		7 (8)		1 (1)	2 (1)	
Estado de México		1 (3)		1 (1)	1 (2)	
Michoacán		4 (11)	1 (1)	1 (3)	1 (2)	2 (3)
Morelos			1 (2)			1 (2)
Nayarit		2 (2)			3 (3)	
Nuevo León		1 (1)		1 (1)		
Oaxaca		5 (5)				1 (1)
Puebla					2 (1)	
Quintana Roo	1 (2)	6 (12)				
San Luis Potosí		1 (2)				
Sinaloa		7 (5)			3 (2)	
Sonora					2 (2)	
Tabasco		5 (16)		2 (2)	2 (2)	2 (2)
Tamaulipas		4 (3)			3 (1)	
Veracruz		10 (15)	1 (1)	1 (4)	6 (8)	4 (10)
Yucatán		6 (14)			3 (5)	

sólo representa el 4.1% del total de vertebrados conocidos para el país (5 488 de acuerdo con Sarukán et al., 2009). Los hospederos con la mayor riqueza específica de acantocéfalos son la mojarra *Cichlasoma urophthalmus* (Günther, 1862), con 7 especies y el tlacuache *Didelphis virginiana* Kerr, 1792, con 4. Por su parte, las especies de acantocéfalos con mayor distribución geográfica y con el más amplio espectro hospedatorio son: *Neoechinorhynchus golvani* Salgado-Maldonado, 1978 (en 13 estados y 41 especies de hospederos), *Polymorphus brevis* (Van Cleave, 1916) Travassos, 1926 y *Southwellina hispida* (Van Cleave, 1925) Witenberg, 1932 (con 12 y 36, y 10 y 31, respectivamente).

Desde el punto de vista geográfico, los estados que registran la mayor riqueza específica en la vertiente del Pacífico son Baja California Sur con 11 y Chiapas, Jalisco y Sinaloa con 10 especies cada uno; en la vertiente del golfo de México, Veracruz es el estado con el mayor número de especies de acantocéfalos registradas en México (22), seguido por Tabasco (11), Campeche y Yucatán (9 especies cada uno). En el centro y norte de México se observa una marcada disminución de la riqueza; sobresaliendo Durango con 6 especies registradas. Hasta la fecha se han estudiado hospederos registrados en 200 localidades (Cuadro 2), sin que existan registros para acantocéfalos en Coahuila, Querétaro, Tlaxcala y Zacatecas (Fig. 3).

El escaso conocimiento alcanzado sobre este grupo en México, junto a la reducida información sobre acantocéfalos en el sur del continente americano, no permite determinar la proporción de endemismos en el país; hasta la fecha, se han descrito 18 especies nuevas que parasitan vertebrados distribuidos en México (30% del total de especies conocidas), principalmente en peces dulceacuíco-

Figura 3. Riqueza específica del phylum Acanthocephala en vertebrados silvestres por estado de la República Mexicana.

las (6) y salobres (5). Sólo los muestreos sistemáticos en hospederos y regiones poco o nada estudiadas permitirán conocer este aspecto con precisión.

La descripción de este enigmático grupo de parásitos en México ha sido lenta a lo largo de 12 décadas; la mayor parte de los registros son aislados y se restringen a la descripción de especies en un hospedero y/o localidad particular (Bravo-Hollis, 1946; Salgado-Maldonado, 1978; Monks y Pérez-Ponce de León, 1996). La incorporación de marcadores moleculares en la taxonomía del grupo ha permitido detectar complejos de especies denominadas crípticas (morfológicamente idénticas, genéticamente distintas), así como resolver controversias taxonómicas (véase Martínez-Aquino et al., 2009; García-Varela et al., 2011). En un futuro, la integración de la taxonomía alfa con caracteres ecológicos y moleculares permitirá describir y reconocer más especies de acantocéfalos, por lo que se estima que el inventario de estos helmintos en México es incompleto y más aún si consideramos que en apenas el 4.5% de la diversidad de hospederos vertebrados registrados para México se ha registrado este grupo de helmintos.

Agradecimientos

A los curadores de las colecciones científicas consultadas, doctores Eric P. Hoberg (USNPC), Scott L. Gardner (HWML) y Marcos Rafael Lamothe y Argumedo (CNHE), por permitirnos el acceso a los acervos de las mismas; a Georgina Ortega Leite quien nos proporcionó importantes referencias bibliográficas.

Literatura citada

Amin, O. M. 1985. Classification. *In* Biology of the Acanthocephala, B. B. Nickol, D. W. T Crompton (eds.). Cambridge University Press. p. 27-72.

Amin, O. M. 1987. Key to the families and subfamilies of Acanthocephala with the erection of a new class (Polyacanthocephala) and a new order (Polyacanthorhynchida). Journal of Parasitology 73:1216-1219.

Bravo-Hollis, M. 1946. *Neoechynorynchus emydis* (Leidy, 1852) Van Cleave, 1913, parásito del intestino de *Chrysemys*

ornata. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 17:187-192.

García-Prieto, L., M. García-Varela, B. Mendoza-Garfias y G. Pérez-Ponce de León. 2010. Checklist of the Acanthocephala in wildlife vertebrates of Mexico. Zootaxa 2419:1-50.

García-Varela, M., G. Pérez-Ponce de León, P. de la Torre, M. P. Cummings, S. S. Sarma y J. P. Laclette. 2000. Phylogenetic relationships of Acanthocephala based on analysis of 18S ribosomal RNA gene sequences. Journal of Molecular Evolution 50:532-540.

García-Varela, M., M. P. Cummings, G. Pérez-Ponce de León, S. L. Gardner y J. P. Laclette. 2002. Phylogenetic analysis based on 18S ribosomal RNA gene sequences supports the existence of class Polyacanthocephala (Acanthocephala). Molecular Phylogenetics and Evolution 23:288-292.

García-Varela, M., G. Pérez-Ponce de León, F. J. Aznar y S. A. Nadler. 2011. Erection of *Ibirhynchus* gen. nov. (Acanthocephala: Polymorphidae), based on molecular and morphological data. Journal of Parasitology 97:97-105.

Gazi, M., T. Sultana, G. S. Min, Y. C. Park, M. García-Varela, S. A. Nadler y J. K. Park. 2012. The complete mitochondrial genome sequence of *Oncicola luehei* (Archiacanthocephala: Acanthocephala) and its phylogenetic information within the Syndermata. Parasitology International 61:307-316

Linton, E. 1892. Notes on Avian Entozoa. Proceeding of the United States National Museum 15:87-113.

Martínez-Aquino, A., M. E. Reyna-Fabián, R. Rosas-Valdez, U. Razo-Mendivil, G. Pérez-Ponce de León y M. García-Varela. 2009. Detecting a complex of cryptic species within *Neoechinorhynchus golvani* (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) inferred from ITS's and LSU rDNA gene sequences. Journal of Parasitology 95:1040-1047.

Monks, S. y G. Pérez-Ponce de León. 1996. *Koronacantha mexicana* n. gen. n. sp. (Acanthocephala: Illiosentidae) from marine fishes in Chamela Bay, Jalisco, Mexico. Journal of Parasitology 82:788-792.

Monks, S. y D. J. Richardson. 2011. Phylum Acanthocephala Kohlreuther, 1771. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa 3148:234-237.

Pérez-Ponce de León, G. y L. García-Prieto. 2001. Diversidad de helmintos parásitos de vertebrados silvestres de México. Biodiversitas 37:7-11.

Petrochenko, V. I. 1956. Acanthocephala of domestic and wild animals, vol. 1. Izdatel'stvo Akademii Nauk, Moskvá. 435 p.

Roberts, L. y J. R. Janovy. 2005. Foundation of Parasitology. McGraw-Hill, New York. 702 p.

Salgado-Maldonado, G. 1978. Acantocéfalos de Peces IV. Descripción de dos especies nuevas de *Neoechinorhynchus* Hamann, 1892 (Acanthocephala: Neoechinorhynchidae) y algunas consideraciones sobre este género. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 49:35-48.

Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente, G. Halfter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. De La Maza. 2009. Capital Natural de México. Síntesis: conocimiento actual, evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D. F. 100 p.

Schmidt, G. D. 1985. Development and life cycles. *In* Biology of Acanthocephala, B. B. Nickol D. y W. T. Crompton (eds.). Cambridge University Press. p. 273-286. Yamaguti, S. 1963. Systema helminthum: Acanthocephala, vol. 5. Interscience, New York. 423 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S183-S189, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33212

Biodiversidad de sanguijuelas (Annelida: Euhirudinea) en México

Biodiversity of leeches (Annelida: Euhirudinea) in Mexico

Alejandro Oceguera-Figueroa[1]✉ y Virginia León-Règagnon[2]

[1]*Laboratorio de Helmintología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tercer circuito s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México, D. F., México. Laboratorio de Genética Evolutiva, Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Valencia, España. Calle Catedrático José Beltrán 2, Paterna, 46980 Valencia, España.*
[2]*Estación de Biología Chamela, Sede Colima. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 48980 San Patricio, Jalisco, México.*
✉ *aoceguera@ib.unam.mx*

Resumen. El número total de especies de sanguijuelas verdaderas (Annelida: Euhirudinea) registradas en México asciende a 31, las cuales representan el 4.5% de las aproximadamente 680 especies conocidas en el mundo. De las 14 familias reconocidas de euhirudíneos, 10 de ellas tiene representantes en México. Veinte especies y los géneros *Limnobdella* y *Diestecostoma* pueden ser considerados como endémicos de México. Los estados de Jalisco y Michoacán son los mejor representados con 10 y 11 registros respectivamente, por el contrario Baja California, Campeche, Quintana Roo y Zacatecas carecen completamente de registros.

Palabras clave: sanguijuelas, hirudíneos, Euhirudinea, México.

Abstract. The total number of true leech species (Annelida: Euhirudinea) recorded in Mexico now reaches 31, representing 4.5% of the approximately 680 known species in the world. Of the 14 currently recognized families of euhirudineans, 10 occur in Mexico. Twenty species and the genera *Diestecostoma* and *Limnobdella* can be considered endemic to Mexico. The states of Jalisco and Michoacan have a well-characterized leech fauna with 10 and 11 records respectively, in contrast to Baja California, Campeche, Quintana Roo and Zacatecas, all of which completely lack records.

Key words: leeches, hirudineans, Euhirudinea, Mexico.

Introducción

Las sanguijuelas verdaderas o euhirudíneos (*sensu* Sawyer, 1986) pertenecen al phylum Annelida (Brusca y Brusca, 2002; Sawyer, 1986). Este grupo incluye alrededor de 680 especies descritas (Sket y Trontelj, 2008) las cuales forman un grupo monofilético cuyo grupo hermano son los branchiobdélidos (Siddall et al., 2001, 2006). Las sanguijuelas se caracterizan por presentar el cuerpo con un número constante de somitos, 34 en el caso de los euhirudíneos, además de exhibir distintos patrones de anillamiento superficial. Presentan, al igual que los oligoquetos, acantobdélidos y branchiobdélidos, una estructura glandular llamada clitelo la cual está relacionada con la reproducción. Presentan 2 ventosas, una en cada extremo del cuerpo que funcionan como órganos de fijación y locomoción (Fig. 1). No presentan quetas ni ningún otro tipo de apéndices. Son hermafroditas con fecundación cruzada. La mayoría de las especies de sanguijuelas deposita los huevos fertilizados en cápsulas u ootecas que se fijan en el sustrato, sin embargo, algunos miembros de la familia Glossiphoniidae presentan cierto grado de cuidado parental (Siddall et al., 2006).

Las sanguijuelas son bien conocidas por sus hábitos hematófagos, sin embargo, un gran número de especies se alimentan de los fluidos internos y órganos blandos de invertebrados de agua dulce (líquidosomatofagia), o bien, son depredadores y engullen invertebrados acuáticos completos o son carroñeros (macrofagia). Las sanguijuelas presentan ciclos de vida directos sin la presencia de estados larvarios. La mayoría de las sanguijuelas habitan ambientes dulceacuícolas, sin embargo hay especies estrictamente marinas y terrestres o semiterrestres (Brusca y Brusca, 2002; Apakupakul et al., 1999). La mayoría de las sanguijuelas son pequeñas (0.5-5 cm), aunque algunas especies de sanguijuelas terrestres del género *Diestecostoma* pueden llegar a alcanzar los 20 cm y *Haementeria ghilianii* de América del sur llega a medir hasta 30 cm (Ringuelet, 1985; Sawyer, 1986).

La subclase Euhirudinea (*sensu* Sawyer, 1986) se ha dividido en 2 órdenes, Rhynchobdellida Blanchard, 1849

Recibido:10 septiembre 2012; aceptado: 30 marzo 2013

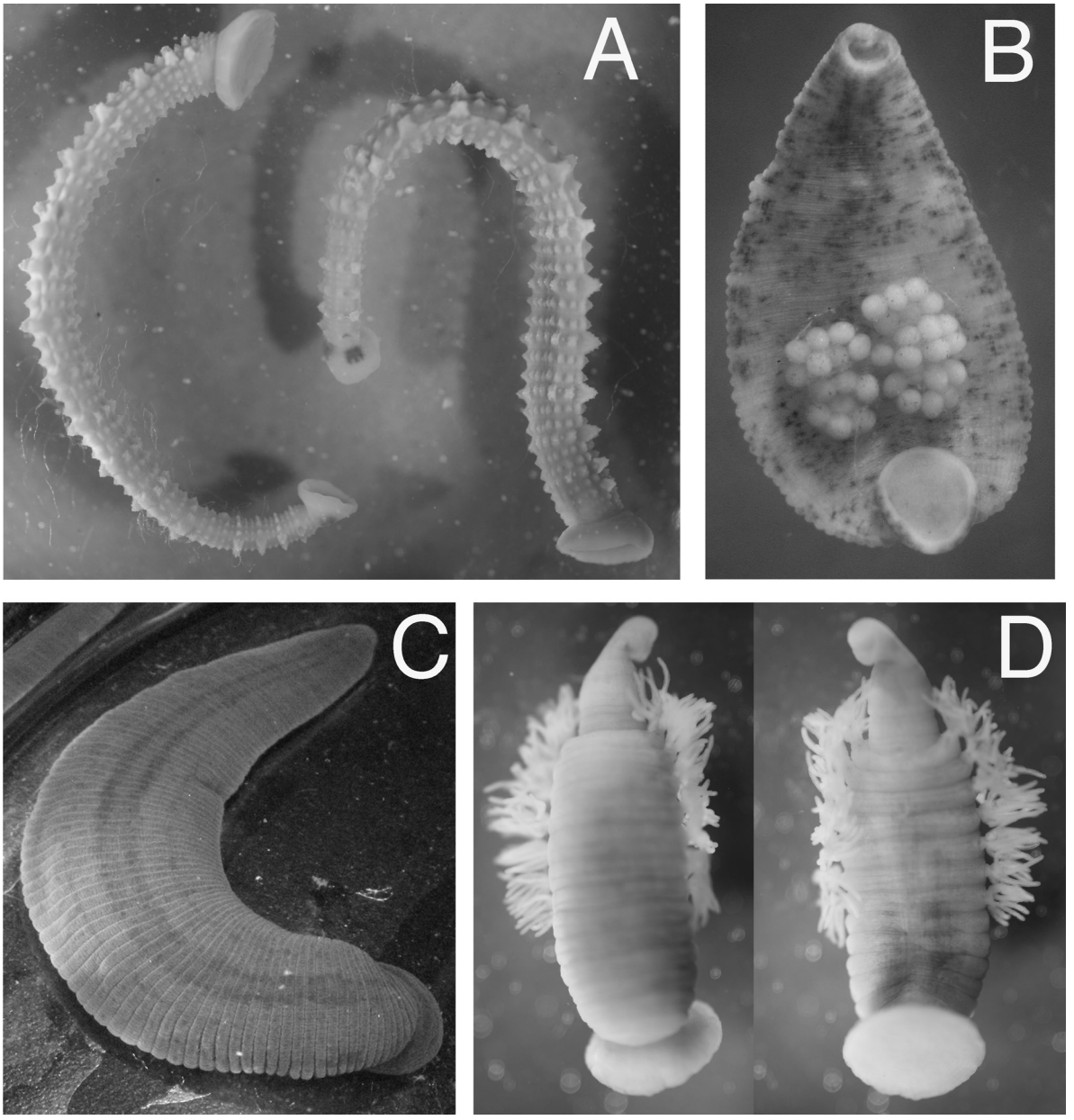


Figura 1. Representantes de euhirudíneos mexicanos. A), *Stibarobdella macrothela*; B), *Helobdella virginiae* mostrando huevos adheridos; C), *Limnobdella mexicana*; D), *Ozobranchus branchiatus*.

y Arhynchobdellida Blanchard, 1894 dependiendo de la presencia o no de una proboscis eversible. Las sanguijuelas con proboscis pertenecientes al orden Rhynchobdellida han sido subdivididas en 3 familias, Glossiphoniidae Vailant, 1890, Ozobranchidae Pinto, 1921 y Piscicolidae Johnston, 1865. Cada una de las familias ha sido recuperada como monofilética, sin embargo, el orden Arhynchobdellida forma un grupo parafilético (Apakupakul, 1999; Siddall et al., 2006).

La clasificación del orden Arhynchobdellida ha sido históricamente mucho más compleja y el esquema propuesto por Sawyer (1986) no se encuentra respaldado por las hipótesis filogenéticas por lo cual en este trabajo reconocemos las familias sugeridas por Phillips y Siddall (2009), Phillips et al. (2010) y Siddall et al. (2006, 2011) para el suborden Hirudiniformes y Siddall (2002) y Oceguera-Figueroa et al. (2005, 2011) para el suborden Erpobdelliformes.

El primer registro científico sobre sanguijuelas en México del que se tiene noticia fue realizado por Wagler (1831) quien describió *Liostoma coccineum* Wagler, 1831, nombre que no es considerado válido en la actualidad y que muy posiblemente se trate de *Haementeria officinalis* de Filippi, 1849. Posteriormente diversos naturalistas realizaron trabajos aislados, entre ellos Mendoza y Herrera (1865), Jiménez (1865) y E. Dugès (1876), entre otros. El estudio de estos organismos se intensificó significativamente gracias al trabajo del Dr. Eduardo Caballero y Caballero quién publicó 22 artículos sobre el tema. De particular importancia son sus trabajos (Caballero, 1956, 1959) en los que realizó diversos cambios taxonómicos y nomenclaturales del grupo completo. Ringuelet (1981) publicó la única clave para la identificación de especies mexicanas disponible a la fecha y Sawyer (1986) publicó su obra magna sobre sanguijuelas en 3 volúmenes en los que recopiló la información más relevante relacionada con estos organismos, incluyendo embriología, fisiología, neurología, ecología, taxonomía y biogeografía. Sawyer (1986) reconoció a México como una región biogeográfica independiente debido a la singularidad de su fauna. López-Jiménez (1985) estudió 10 especies de euhirudíneos y posteriormente, Badillo-Solís et al. (1988) estudiaron aspectos biológicos de 3 especies del centro del país. En los últimos años el estudio de este grupo de organismos ha sido abordado empleando nuevas herramientas que incluyen el análisis de secuencias del ácido desoxirribonucleico (ADN) y microscopía electrónica de barrido, lo cual ha permitido una mejor caracterización de los euhirudíneos mexicanos.

Diversidad

Desde el registro de *Haementeria officinalis* en México, realizado en 1849, se han contabilizado un total de 31 especies de sanguijuelas a la fecha con un promedio de 0.19 nuevos registros por año. El promedio de nuevos registros no es constante a lo largo del tiempo, los primeros informes sobre euhirudíneos en México fueron realizados de forma aislada y esporádica (ver Ringuelet, 1981), sin embargo, durante el periodo de actividad del Dr. Caballero (1930-1950), así como entre 1970 y 1980 gracias a la actividad del Dr. Ringuelet y particularmente en la última década (Oceguera-Figueroa 2005; Oceguera-Figueroa et al., 2005, 2010), el número de registros aumentó considerablemente (Fig. 2).

Del total aproximado de 680 sanguijuelas que se reconocen a nivel mundial, sólo 31 de ellas se distribuyen en México (Cuadro 1), lo cual representa el 4.5% de la diversidad total. De manera sorprendente, de las 14 familias de sanguijuelas verdaderas consideradas válidas

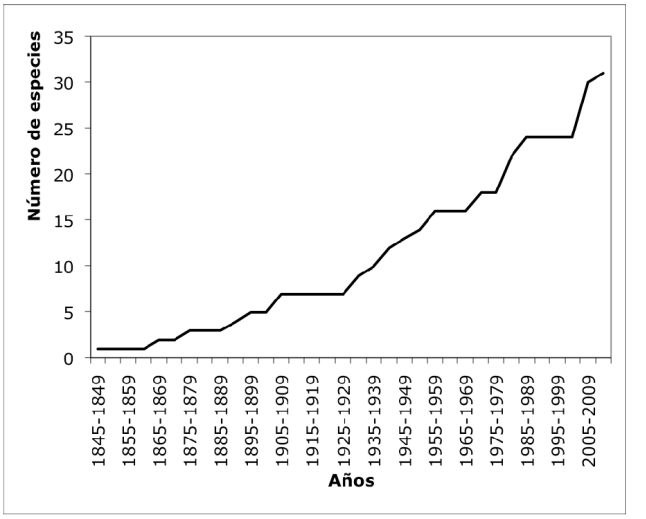


Figura 2. Curva acumulativa de especies de euhirudíneos por año de registro (en intervalos de 5 años).

(Sawyer, 1986; Siddall et al., 2006, 2011; Phillips y Siddall, 2009; Oceguera-Figueroa et al., 2010; Phillips et al., 2010), 10 de ellas tienen representantes en México, con excepción de Gastrostomobdellidae y Haemadipsidae del este de Asia, Hirudinidae de distribución paleártica y la familia monotípica Americobdellidae de Chile. Los valores que se presentan en este trabajo fueron obtenidos a partir del estudio de los ejemplares depositados en la Colección Nacional de Helmintos (CNHE) del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y de la Invertebrate Collection del National Museum of Natural History (NMNH), Smithsonian Institution, Washington, D.C., así como de literatura especializada.

En cuanto a la distribución geográfica (Fig. 3), con excepción de Baja California, Campeche, Quintana Roo y Zacatecas, en el resto de los estados y el Distrito Federal se ha realizado al menos un registro de euhirudíneos; sin embargo, el muestreo dista mucho de considerarse representativo de la diversidad de estos organismos ya que el muestreo en nuestro país no se ha realizado de forma sistemática. En los estados de Aguascalientes, Baja California Sur, Coahuila y Sonora únicamente se ha registrado una especie. En contraste, en Jalisco y Michoacán se han registrado 10 y 11 especies, respectivamente, lo cual corresponde con aquellos estados que han sido muestreados más intensivamente.

Del total de 31 especies 20 pueden considerarse como endémicas de México. De particular importancia son los géneros *Diestecostoma* y *Limnobdella* que posiblemente sean endémicos del país o bien con una distribución restringida a México y Centro América. Diversas especies

Cuadro 1. Riqueza específica por familia y distribución geográfica de especies de Euhirudinea de México

Taxa	*Distribución*
Familia Erpobdellidae	
Erpobdella mexicana (Dugès, 1872)	Chihuahua, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Hidalgo, Michoacán, Morelos, San Luis Potosí, Tlaxcala
Erpobdella ochoterenai Caballero, 1932	Aguascalientes, Chihuahua, Coahuila, Distrito Federal, Durango, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Querétaro, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tlaxcala
Erpobdella triannulata Moore, 1908	Chiapas, Tabasco, Veracruz, Yucatán
Familia Glossiphoniidae	
Actinobdella magnidisca (Moore, 1938)	Yucatán
Haementeria officinalis de Filippi, 1849	Durango, Estado de México, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Querétaro, Sinaloa
Haementeria lopezi Oceguera-Figueroa, 2006	Colima, Jalisco
Haementeria acuecueyetzin Oceguera-Figueroa 2008	Oaxaca, Veracruz
Helobdella atli Oceguera-Figueroa y León-Règagnon, 2005	Distrito Federal, Puebla, Tlaxcala
Helobdella elongata (Castle, 1900)	Colima, Jalisco, Michoacán, Morelos, Puebla, Sinaloa, Tabasco, Tlaxcala, Veracruz
Helobdella modesta Verrill, 1872	Morelos
Helobdella octatestisaca Lai y Chang, 2009	Colima, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Morelos, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Durango
Helobdella socimulcensis (Caballero, 1931)	Chiapas, Chihuahua, Distrito Federal, Estado de México, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Michoacán, Morelos, Querétaro, San Luis Potosí, Veracruz, Yucatán
Helobdella virginiae Oceguera-Figueroa, 2007	Veracruz
Placobdella lamothei Oceguera-Figueroa y Siddall, 2008	Estado de México
Placobdella mexicana Moore, 1898	Jalisco, Michoacán, Tamaulipas
Placobdella ringueleti López-Jiménez y Oceguera-Figueroa, 2009	Chiapas, Nayarit, Oaxaca
Theromyzon tessulatum (Müller, 1774)	Michoacán
Familia Haemopidae	
Haemopis caballeroi (Richardson, 1971)	Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, Morelos, Tlaxcala
Familia Macrobdellidae	
Macrobdella decora (Say, 1824)	Nuevo León
Familia Ozobranchidae	
Ozobranchus branchiatus (Menzies, 1791)	Baja California Sur, Jalisco, Michoacán, Oaxaca
Familia Piscicolidae	
Branchellion lobata Moore, 1952	Baja California Sur
Myzobdella lugubris Leidy, 1851	Jalisco, Oaxaca, Tamaulipas, Veracruz
Myzobdella patzcuarensis (Caballero, 1941)	Michoacán
Myzobdella platensis (Cordero, 1933)	Yucatán
Stibarobdella macrothela (Schmarda, 1861)	Tamaulipas, Veracruz, Yucatán
Familia Praobdellidae	

Cuadro 1. Continúa

Limnobdella mexicana Blanchard, 1893	Colima, Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, Michoacán, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Tamaulipas, Tlaxcala
Pintobdella chiapasensis Caballero, 1957	Chiapas
Familia Salifidae	
Barbronia weberi Blanchard, 1897	Morelos
Familia Semiscolecidae	
Semiscolex lamothei Oceguera-Figueroa, 2007	Veracruz
Familia Xerobdellidae	
Diestecostoma magnum Moore, 1945	Oaxaca, Veracruz
Diestecostoma mexicanum (Baird, 1869)	Distrito Federal, Estado de México, Puebla

del género *Limnobdella* o estrechamente relacionadas han sido descritas para México, incluyendo *Limnobdella tehuacanea* (Jiménez, 1865), *L. olivacea* (Caballero, 1933), *L. profundisulcata* (Caballero, 1933) y *Pintobdella cajali* (Caballero, 1935). Al no existir una clara delimitación de cada una de estas especies, se considera válida únicamente a *Limnobdella mexicana* Blanchard, 1893, la cual presenta una amplia distribución en el centro y norte de México. El registro de *Barbronia weberi* en Morelos es particularmente relevante ya que esta especie es considerada como introducida y ha sido registrada en una multitud de países alrededor del mundo (Oceguera-Figueroa et al., 2010). El caso de *Helobdella octatestisaca* es opuesto al descrito anteriormente; ejemplares de esta especie habían sido registradas en México desde el año 2005 (Oceguera-Figueroa, 2005b) y fueron identificados con datos moleculares (secuencias de la subunidad I del citocromo C, oxidasa) como una especie independiente, sin embargo, al no encontrarse caracteres morfológicos que sin ambigüedad permitieran su diferenciación de *Helobdella modesta* y *H. stagnalis* de EUA y Europa, respectivamente, el taxón fue registrado como *Helobdella* sp. (=*H. stagnalis*). Con base en ejemplares recolectados en Taiwán, Lai et al. (2009) describieron *Helobdella octatestisaca*, la cual resultó ser muy próxima genéticamente a las formas mexicanas antes señaladas, por lo cual Oceguera-Figueroa et al. (2010) sugirieron denominar a la especie mexicana como *H. octatestisaca*, la cual consideramos como nativa de México y que fue introducida a Taiwán, lugar en donde fue descrita.

Con excepción de las especies marinas *Branchellion lobata*, *Stibarobdella macrothela* y *Ozobranchus branchiatus*, así como las especies terrestres *Diestecostoma mexicana* y *D. magna*, el resto de las especies conocidas para México son de hábitat dulceacuícola, habitando ríos, lagunas, lagos, presas, acequias y canales de riego. Se tienen registros de sanguijuelas desde el nivel del mar hasta cerca de los 3 000 m, siendo posible que puedan sobrevivir en altitudes aún mayores como ha sido documentado en otros países en donde se han encontrado ejemplares cerca de los 5 000 m sobre el nivel del mar (Siddall, 2001).

En México se han registrado 6 especies liquidosomatófagas, todas ellas del género *Helobdella*; 9 especies macrófagas, de los géneros *Diestecostoma*, *Erpobdella*, *Barbronia* y *Semiscolex*; y finalmente, 16 especies hematófagas. Algunas de estas últimas son parásitas permanentes de vertebrados, como *Ozobranchus branchiatus*, parásita de tortugas marinas o *Stibarobdella macrothela*, parásita de elasmobranquios, o bien las especies de *Myzobdella*, parásitas de peces teleósteos tanto marinos como de agua dulce. Las especies de *Haementeria*, *Limnobdella mexicana*, *Pintobdella chiapasensis*, *Macrobdella decora* y *Theromyzon tessulatum* únicamente se adhieren a sus hospederos durante la alimentación y cumplen el resto de su ciclo de vida como organismos de vida libre.

A pesar de lo preliminar de los datos recabados sobre sanguijuelas en México, se pueden distinguir ciertos patrones sobre la riqueza de especies en las distintas regiones del país. La región de la mesa central es al parecer la región con mayor riqueza de especies, sin embargo, es prematuro discernir si la distribución de las especies señaladas en este trabajo son un reflejo de la distribución real de los organismos o si bien es simplemente el resultado de un muestreo insuficiente. De igual forma, el conocimiento sobre los patrones poblacionales de los euhirudíneos mexicanos es completamente desconocido y representa un área de investigación completamente novedosa en nuestro país.

Los datos presentados en este trabajo nos permiten sugerir que estamos aún lejos de conocer de manera precisa el número total de especies de sanguijuelas verdaderas de México, de igual forma, el uso de secuencias de ADN y su utilidad para detectar especies difícilmente

Figura 3. Riqueza específica de euhirudíneos por estado de la República Mexicana.

diagnosticables con base en caracteres morfológicos nos permite predecir que el número de especies por descubrir es relativamente alto, particularmente dentro de los géneros *Helobdella*, *Erpobdella* y *Limnobdella*, los cuales posiblemente contengan complejos de especies. Por otra parte, se evidencia el escaso conocimiento disponible sobre la distribución geográfica de los euhirudíneos en el territorio mexicano, existiendo amplias regiones geográficas sin ningún o escasos registros. El presente trabajo constituye, por lo tanto, un punto de partida para el diseño de proyectos de exploración y catalogación de euhirudíneos mexicanos.

Agradecimientos

Agradecemos a L. García y W. Moser por las facilidades otorgadas durante la revisión de la CNHE y de la NMNH, respectivamente. Berenit Mendoza y Ricardo Salas revisaron las primeras versiones de este manuscrito. Al proyecto Inventario de sanguijuelas (Annelida: Clitellata: Hirudinea) de México, con énfasis en las especies del Centro de México (JF045), financiado por la Conabio.

Literatura citada

Apakupakul, K., M. E. Siddall y E. M. Burreson. 1999. Higher level relationships of leeches (Annelida: Clitellata: Euhirudinea) based on morphology and gene sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 12:350-359.

Badillo-Solís, A., R. Pérez-Rodríguez y R. Lamothe-Argumedo. 1998. Taxonomía e importancia ecológica de las "sanguijuelas" (Annelida:Hirudinea) en tres embalses del estado de Tlaxcala. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 48:57-64.

Brusca, R. C. y J. G. Brusca. 2003. Invertebrates. Sinauer Associates. Massachusetts. 936 p.

Caballero, E. 1956. Hirudíneos de México. XX. Taxa y nomenclatura de la clase Hirudinea hasta géneros. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 27:279-302.

Caballero, E. 1959. Hirudíneos de Mexico. XXII. Taxa y nomenclatura de la clase Hirudinea hasta géneros. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 30:227-242.

Dugès, E. 1891. Una nueva sanguijuela, *Nephelis mexicana*, nob. La Naturaleza 1:60-63.

Jiménez, L. M. 1865. Apuntes sobre algunas de las especies de sanguijuelas de México. Gaceta Médica de México 1:483-492.

Lai, Y. T., C. H. Chang y J. H. Chen. 2009. Two new species of *Helobdella* Blanchard 1896 (Hirudinida: Rhynchobdellida: Glossiphoniidae) from Taiwan, with a checklist of hirudinea fauna of the island. Zootaxa 2068:27-46.

López-Jiménez, S. 1985. Estudio taxonómico de algunos hirudíneos de México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 182 p.

Mendoza, G. y A. Herrera. 1865. Observaciones sobre la sanguijuela que se usa en esta capital. Imprenta Inclán, México, D. F. 8 p.

Oceguera-Figueroa, A. 2005. Estudio taxonómico de Euhirudíneos mexicanos y su ubicación en el contexto de las hipótesis filogenéticas recientes. Tesis maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 176 p.

Oceguera-Figueroa, A., V. León-Règagnon y M. E. Siddall. 2005. Phylogeny and revision of Erpobdelliformes (Annelida, Arhynchobdellida) from Mexico based on nuclear and mitochondrial gene sequences. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:191-198.

Oceguera-Figueroa, A., V. León-Règagnon y M. E. Siddall. 2010. DNA barcoding reveals Mexican diversity within the freshwater leech genus *Helobdella* (Annelida: Glossiphoniidae). Mitochondrial DNA 21(S1):24-29.

Oceguera-Figueroa, A., A. J. Phillips, B. Pacheco-Chaves, W. K. Reeves y M. E. Siddall. 2011. Phylogeny of macrophagous leeches of the suborder Erpobdelliformes (Hirudinea, Clitellata) based on molecular dataset. Considerations about classification and barcoding. Zoologica Scripta 40:194-203.

Phillips, A. J., R. Arauco-Brown, A. Oceguera-Figueroa, G. P. Beltrán-Gómez y M. E. Siddall. 2010. *Tyrannobdella rex* n. gen. n. sp. and the evolutionary origins of mucosal leech infestations. PlosOne. 5:e10057. doi:10.1371/journal.pone.0010057.

Phillips, A. J. y M. E. Siddall. 2009. Poly-paraphyly of Hirudinidae: many lineages of medicinal leeches. BMC Evolutionary Biology 9:246 doi:10.1186/1471-2148-9-246.

Ringuelet, R. A. 1981. Clave para el reconocimiento de los hirudíneos de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 52:89-97.

Ringuelet, R. A. 1985. Fauna de agua dulce de la República de Argentina, Hirudinea, FECIC, Buenos Aires. 321 p.

Sawyer, R. T. 1986. Leech biology and behaviour, feeding biology, ecology and systematics. Oxford University Press, Oxford. 1065 p.

Siddall, M. E. 2001. Hirudinea from the Apolobamba in the Bolivian Andes, including new species of *Helobdella* (Clitellata: Hirudinea). American Museum Novitates 3341:1-14.

Siddall, M. E. 2002. Phylogeny of the leech family Erpobdellidae (Hirudinea: Oligochaeta). Invertebrate Systematics 16:1-16.

Siddall, M. E., K. Apakupakul, E. M. Burreson, K. A. Coates, C. Erséus, S. R. Gelder, M. Källersjö y H. Trapido-Rosenthal. 2001. Validating Livanow's hypothesis: molecular data agree that leeches, branchiobdellidans and *Acanthobdella peledina* form a monophyletic group of oligochaetes. Molecular Phylogenetics and Evolution 21:346-351.

Siddall, M. E., A. E. Bely y E. Borda. 2006. Hirudinida. Chapter 9. *In* Reproductive biology and phylogeny of Annelida, G. Rouse y F. Pliejel (eds.). Enfield, New Hampshire. p. 393-429.

Siddall, M. E., G. S. Min, F. M. Fontanella, A. J. Phillips y S. C. Watson. 2011. Bacterial symbionts and salivary peptide evolution in the context of leech phylogeny. Parasitology 138:1815-1827.

Sket, B. y P. Trontelj. 2008. Global diversity of leeches (Hirudinea) in freshwater. Hydrobiologia 595:129-137.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S190-S196, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32625

Biodiversidad de Polychaeta (Annelida) en México

Biodiversity of Polychaeta (Annelida) in Mexico

María Ana Tovar-Hernández[1], Patricia Salazar-Silva[2], J. Ángel de León-González[3], Luis F. Carrera-Parra[4] y Sergio I. Salazar-Vallejo[4]✉

[1]*Geomare, A. C., Ave. Miguel Alemán 616-4B, Col. Lázaro Cárdenas, 82040 Mazatlán, Sinaloa, México y El Colegio de Sinaloa, 80000 Culiacán, Sinaloa, México.*
[2]*Instituto Tecnológico de Bahía de Banderas, Departamento de Ingenierías, 63763 Bahía de Banderas, Nayarit, México.*
[3]*Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, 66451 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.*
[4]*Departamento de Ecología Acuática, El Colegio de la Frontera Sur, 77000 Chetumal, Quintana Roo, México.*
✉ *ssalazar@ecosur.mx, savs551216@hotmail.com*

Resumen. La fauna mexicana contiene 1 500 especies de poliquetos incluidas en 63 familias y 460 géneros. Las 10 familias con mayor número de especies son Nereididae (89), Syllidae (83), Sabellidae (80), Spionidae y Terebellidae (77 c/u), Eunicidae (76), Onuphidae y Polynoidae (73 c/u), y Lumbrineridae y Serpulidae (68 c/u). El país cuenta con 3 colecciones de los litorales oriental y occidental y cada una rebasa las 600 especies, así como otras 3 concentradas en regiones o grupos específicos. Un 13% de las especies podrían ser endémicas a los litorales mexicanos. México tiene el 10% de las especies del mundo.

Palabras clave: bentos, plancton, meiofauna.

Abstract. The Mexican polychaete fauna contains 1 500 polychaete species in 63 families and 460 genera. The families with more species are Nereididae (89), Syllidae (83), Sabellidae (80), Spionidae and Terebellidae (77 each), Eunicidae (76), Onuphidae and Polynoidae (73 each), and Lumbrineridae and Serpulidae (68 each). There are 3 collections with over 600 species from the eastern and western shores, and at least 3 other smaller collections more concentrated on a certain geographic region or environment. At least 13% could be endemic species. Mexico contains 10% of the world's polychaete species.

Key words: benthos, plankton, meiofauna.

Introducción

Morfología. Los poliquetos son una clase en el phylum Annelida al lado de los oligoquetos y los hirudineos; se le considera la más diversa de las 3, con unas 15 000 especies nominales. En la actualidad y con métodos de análisis molecular, los anélidos se han expandido para incorporar a otros grupos vermiformes que se consideraban phyla independientes como Echiura, Sipuncula y Pogonophora (Rousset et al., 2007) e incluso algunas familias de oligoquetos y los hirudineos se ubican entre los poliquetos. Sin embargo, dada la antigüedad del grupo, es posible que los métodos empleados no puedan discriminar las posibles convergencias o regresiones, por lo que la clasificación tradicional no se ha reflejado en los análisis filogenéticos. Para esta contribución nos limitaremos a los poliquetos en su concepción tradicional.

Recibido: 03 agosto 2012; aceptado: 27 marzo 2013

El cuerpo de los poliquetos presenta 2 variantes básicas (Fig. 1); en una, los segmentos se parecen entre sí (homómeros), mientras que en la otra, los segmentos pueden distinguirse en 2 o más regiones (heterómeros). El extremo anterior puede mostrar mucha variación en ambos casos, con un desarrollo variable de los ojos, antenas, palpos, cirros tentaculares y branquias, de modo que pueden transformarse en una serie de apéndices múltiples, a veces radiales que forman una corona, o desaparecer por completo. Los segmentos corporales tienen apéndices laterales variados para la locomoción, parápodos, y una variedad de setas en los mismos; las setas están compuestas por β-quitina asociada con proteínas y son por lo general abundantes, lo que explica el nombre de la clase, aunque a veces son diminutas, escasas o faltan por completo. Dichos segmentos se denominan setígeros y los segmentos que carecen de ellas se denominan asetígeros. Las variaciones en sus apéndices y en los tipos de setas son fundamentales para la identificación a familia, género e incluso para especies. Otras cuestiones relativas al grupo pueden

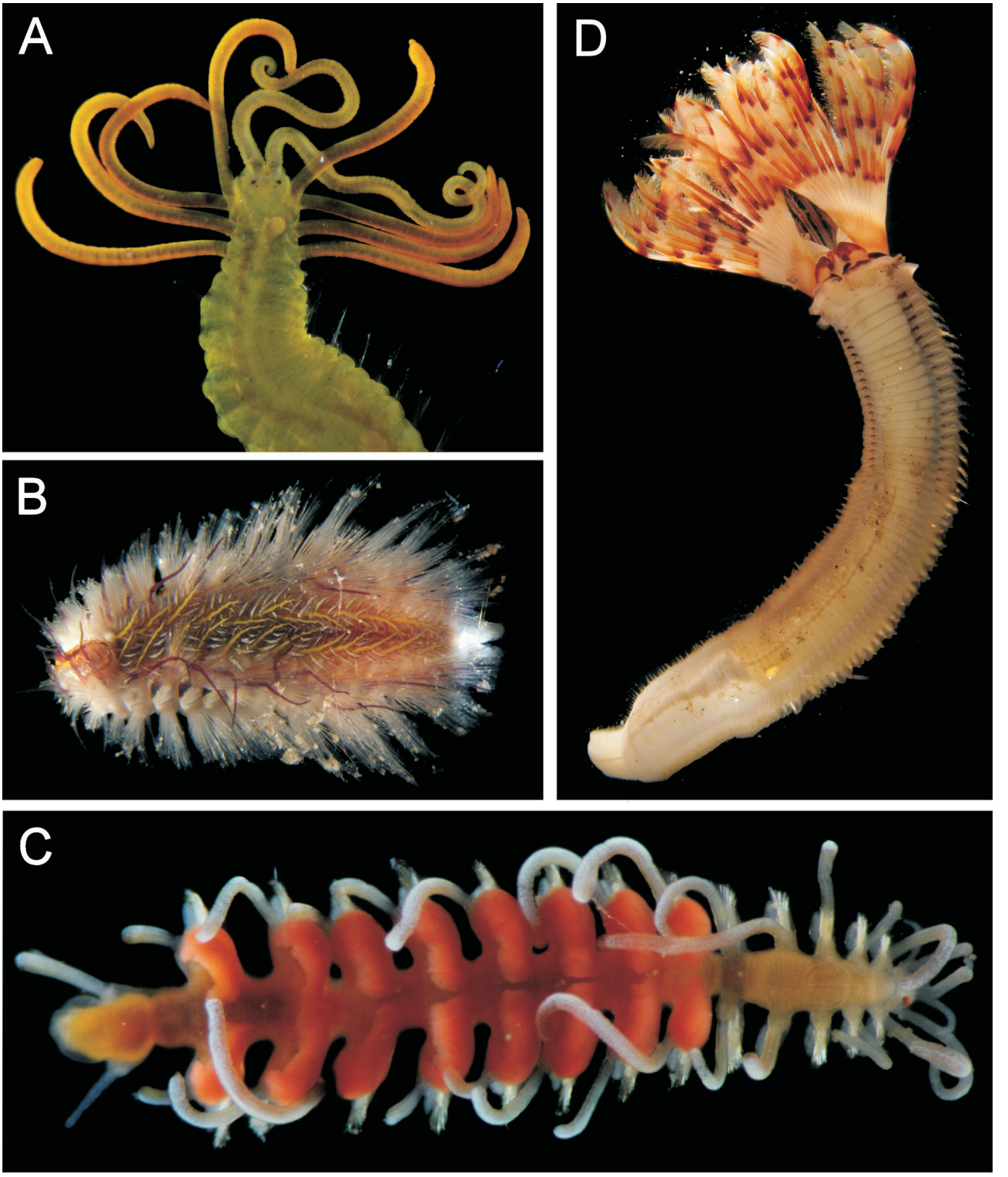


Figura 1. Representantes de cuatro familias de poliquetos de México (fotos: Humberto Bahena-Basave). A. Acrocírrido del golfo de California (*Acrocirrus*), B. Gusano de fuego, anfinómido del Caribe (*Chloeia*), C. Sílido del golfo de California (*Ambliosyllis*), D. Gusano plumero, sabélido del Caribe (*Bispira*).

hallarse en una obra reciente sobre el grupo en México y América tropical (de León-González et al., 2009).

Tamaño. Los poliquetos muestran 2 patrones básicos de crecimiento. Unos tienen crecimiento determinado, cuentan con pocos setígeros que van aumentando de tamaño con el tiempo, mientras que los que tienen crecimiento indeterminado, pueden alcanzar varios centenares de setígeros. Su cuerpo puede tener alrededor de 1 mm de longitud o rebasar los 2 m, aunque la mayoría ronda unos centímetros. Empero, las especies tropicales y especialmente las que viven en regiones con tormentas frecuentes tienden a ser menores que los residentes en áreas con menos tormentas, o en zonas templadas o frías.

Hábitats. Los poliquetos son esencialmente marinos y bénticos, aunque unas 10 familias tienen representantes en el plancton, unas 5 cuentan con especies estuarinas, e incluso 2 familias incluyen especies anfibias o claramente terrestres.

Patrón de vida. Los poliquetos tienen una amplia gama de patrones reproductivos. La mayoría de las especies son gonocóricas y usan señales ambientales y feromonas para sincronizar la liberación de gametos. Otras son hermafroditas protándricas, aunque pueden ser simultáneas, y unas pocas pueden transmitir los espermatozoides mediante parápodos modificados o penes definitivos. Los óvulos fecundados pueden mantenerse en la columna de agua, en el interior de los tubos o galerías que ocupan, o en cápsulas formadas especialmente para proteger a los embriones durante su desarrollo temprano. Son raras las especies con cuidado intraparental. El desarrollo de los huevos es espiral y determinado; culmina en una fase larvaria denominada trocófora que puede ser de larga duración y que captura alimento del plancton (planctrófica); en el pasado se consideraba que algunas de ellas podrían llegar a atravesar los océanos (teleplánica), lo que ayudaba a explicar la distribución de especies cosmopolitas. En otros casos, la larva es de corta vida y no se alimenta del plancton sino de sus reservas de vitelo (lecitotrófica), con lo que su dispersión exitosa se limita a unas pocas decenas o centenas de metros, a lo sumo. El reclutamiento ocurre en fase metatrocófora o juvenil y a menudo se dispara por señales ambientales, generadas por la cubierta bacteriana del sedimento, por la presencia de otros miembros de la misma especie, o por una combinación de ambas.

Estudios relevantes. Hay por lo menos 3 reseñas importantes sobre la historia del estudio de los poliquetos en México (Salazar-Vallejo et al., 1989; Fernández-Álamo, 1994; Solís-Weiss y Hernández-Alcántara, 1994). También se han compilado las especies descritas para el Pacífico mexicano (Hernández-Alcántara et al., 2008), pero ha ido creciendo la perspectiva de considerar al país como parte de unidades biogeográficas mayores, de manera que el litoral oriental sea considerado parte del Gran Caribe, mientras que el occidental se integra al Pacífico oriental tropical. En la primera región se cuenta con una lista de especies (Salazar-Vallejo, 1996) y con una compilación de las autoridades taxonómicas de todas ellas, incluyendo archivos en formato pdf de las descripciones originales (Salazar-Silva y Salazar-Vallejo, 2008). En la segunda región se realizó una lista (Salazar-Vallejo y Londoño-Mesa, 2004) en la que se incorporó la percepción de que algunos nombres serían cuestionables al considerar la localidad tipo y las diferencias ambientales esperadas en términos de salinidad, temperatura y tipos de sedimento disponible (horizonte ecológico). Siguiendo esta consideración, se generaron claves para la identificación de 50 familias, 570 géneros y unas 2 100 especies de México y América tropical (de León-González et al., 2009), por lo que se espera que se promueva el estudio del grupo. Debe enfatizarse que varias familias no fueron incorporadas y que, por la presencia de especies cuestionables, debe fortalecerse el enfoque taxonómico del grupo. Otra consecuencia importante de los estudios reseñados es la modificación del enfoque en los estudios del grupo porque se ha pasado de análisis faunísticos de regiones delimitadas en el país hacia otros con una perspectiva planetaria de la taxonomía; esto ha implicado la realización de revisiones de supuestas especies cosmopolitas, que se ha demostrado que no son tales, de las especies de uno o varios géneros, e incluso sobre el contenido o las afinidades de varias familias de poliquetos. Sin embargo, es mucho más lo que resta por hacer que lo que se ha avanzado, por lo que esperamos que se mantenga e incremente el entusiasmo e interés entre los estudiantes de biología, biología marina, ecología, ecología marina u oceanología.

Diversidad

Principales taxa y riqueza. Las familias de poliquetos difieren marcadamente en su composición de especies y las 70 familias del grupo pueden separarse por su riqueza de especies como aparece en el cuadro 1. La riqueza de especies de una familia puede motivar el interés por estudiarla. Otros factores serían su abundancia regional, la biomasa o su papel ecológico, la presencia de adaptaciones únicas o espectaculares, su posible importancia farmacológica o el nivel de ignorancia sobre el grupo. Los grupos que han sido menos atendidos son los de la meiofauna y de ecosistemas como manglares y marismas, por lo que debemos incrementar nuestros esfuerzos de investigación en estos terrenos.

Número de especies en México. Con base en las listas disponibles ya mencionadas, hay unas 1 500 especies formalmente registradas para México, repartidas en 63

Cuadro 1. Ejemplos de la riqueza de especies por familia de la clase Polychaeta en México

Familias	*Riqueza*	*Ejemplos*
9	< 10	Antonbruunidae, Iphitimidae, Pontodoridae
29	10-49	Alciopidae, Euphrosinidae, Oweniidae
16	50-149	Amphinomidae, Capitellidae, Sabellariidae
7	150-249	Lumbrineridae, Maldanidae, Orbiniidae
4	250-349	Eunicidae, Phyllodocidae, Sabellidae
5	> 350	Nereididae, Polynoidae, Syllidae

familias y 460 géneros; las 10 familias con mayor número de especies son Nereididae (89), Syllidae (83), Sabellidae (80), Spionidae y Terebellidae (77 c/u), Eunicidae (76), Onuphidae y Polynoidae (73 c/u) y Lumbrineridae y Serpulidae (68 c/u). La gran mayoría de estas especies están depositadas en por lo menos 6 colecciones que ordenadas por número de lotes serían: la Colección de Anélidos Poliquetos de México (DFE.IN.061.0598), del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM (Solís-Weiss, 2008) cuenta con 8 954 lotes que incluyen 601 especies de 47 familias y 342 géneros; de dichas especies 421 fueron recolectadas en el Pacífico y 424 en el Atlántico y la discrepancia de la suma con el total se explica por las anfiamericanas o cosmopolitas. Esta colección también alberga 45 lotes de material tipo (16 holotipos, 1 neotipo, 28 paratipos; Pablo Hernández, com. pers.). La Colección Poliquetológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León (NL-INV-0002-05-09), de la Facultad de Ciencias Biológicas, UANL, cuenta con 7 538 lotes que contienen 612 especies de 50 familias y 249 géneros que proceden de ambos litorales de México; además, se resguardan 34 lotes de material tipo (24 holotipos, 9 paratipos y 1 sintipo) (de León-González, 2012). La Colección de Referencia de Bentos Costeros, de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal (QNR.IN.021.0497) contiene especies de las costas de México con 2 647 lotes que incluyen 651 especies de 45 familias y 250 géneros, de ellas, 342 proceden del Pacífico y 339 del Atlántico. Además, cuenta con 101 lotes de material tipo (26 holotipos, 42 paratipos y 33 sintipos). Otras 2 colecciones concentradas a las especies del Pacífico son la Colección de Referencia de Poliquetos, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Unidad Mazatlán (MAZ.POL.078.1198); esta colección cuenta con 316 lotes y 315 especies de 38 familias y 89 géneros (Méndez, 1997), y la Colección de Invertebrados Marinos del Instituto de Investigaciones Oceanológicas, UABC (B.C.-INV-192-11-06) que cuenta con 1 370 lotes y 169 especies de 37 familias y 113 géneros, recolectadas entre Tijuana y Ensenada, Baja California (Rodríguez-Villanueva et al., 2009). Para terminar, la colección de Cnidarios, Decápodos, Poliquetos y Quetognatos del Laboratorio de Invertebrados, Facultad de Ciencias, UNAM (D.F-INV-201-09-07), difiere de todas las colecciones anteriores por estar concentrada en los poliquetos pelágicos; esta colección cuenta con 548 lotes y 35 especies de 10 familias y 15 géneros, del Pacífico y del Atlántico (Fernández-Álamo, 1999). Se tiene además la Colección de Invertebrados de la Universidad del Mar, Puerto Ángel, Oaxaca, que se ha concentrado en los poliquetos de los litorales de Oaxaca y Chiapas.

Distribución vertical. La diversidad morfológica y modos de alimentación de los poliquetos reflejan la variedad de ambientes en que habitan; por ello, se distribuyen desde la zona entre mareas hasta fondos en aguas profundas. En México los poliquetos tienen representantes en todas las regiones del océano. En el Pacifico mexicano 43% de las especies han sido descritas de ecosistemas de la zona costera, como manglares, estuarios, lagunas costeras, arrecifes, playas rocosas; 19% se han descrito de la zona sublitoral entre los 50 y 200 m; 38% corresponde a especies descritas del mar profundo (> 200 m), tanto de la región del talud continental como de la región batial (1 000 a 4 000 m), incluyendo las especies descritas en las ventilas hidrotermales de la cuenca de Guaymas en el golfo de California y las de la dorsal del Pacífico oriental (21° N). Las especies sublitorales y batiales fueron descritas en su mayoría durante el siglo XX por autores como Chamberlin (1919) y Fauchald (1970, 1972). Las especies de Chamberlin fueron recolectadas por la expedición de Alexander Agassiz al Pacífico tropical de 1899 a 1890, la cual fue una de las primeras expediciones en estudiar la costa occidental de México. Las especies descritas por Fauchald (1972) fueron recolectadas entre 1967 y 1970 a lo largo de la costa occidental de México por las expediciones de la Fundación Allan Hancock. Otras expediciones orientadas a los poliquetos de aguas profundas del Pacífico mexicano fueron las de la Woods Hole Oceanographic Institution que muestrearon en 1982 en las ventilas hidrotermales (21° N) y en la cuenca de Guaymas; muchas de las especies fueron descritas por Pettibone (1985a, b; 1989) y Blake (1985). Más recientes, las expediciones en el golfo de California, por parte de la UNAM como las del proyecto TALUD (Méndez, 2006) han incrementado el número de registros de especies, pero no ha habido un incremento substancial en el número de especies nuevas sublitorales. En el litoral del Atlántico los poliquetos tienen representantes en el área marino-costera tanto en el golfo de México como en el Caribe mexicano. De la lista de especies de poliquetos (Fauchald et al., 2009) para la cuenca del golfo de México, la mayoría fueron

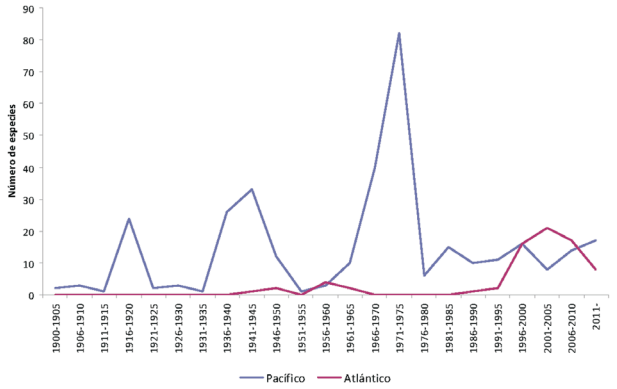
recolectadas en ecosistemas de la zona costera como bancos ostrícolas, arrecifes y playas rocosas y en segundo lugar provienen de la plataforma continental. A diferencia del Pacífico mexicano el número de especies para el mar profundo (> 200 m) es menor y éstas se recolectaron en las siguientes ecoregiones: talud del golfo de México, talud del Caribe mexicano, cuenca de Yucatán y planicie del golfo de México (nomencl. Bezaury-Creel, 2008). En la lista de Fauchald et al. (2009) de 826 registros de poliquetos para la cuenca del golfo de México, 53% se ubican en el sector sudoeste que comprende Tamaulipas, Veracruz, Tabasco y Campeche, y 14% de los registros se realizaron en el sector sureste que comprende Yucatán. Para el Caribe mexicano el registro de poliquetos y descripción de especies nuevas se ha incrementado notablemente en la primera década de este siglo. Los nuevos registros se han realizado en por lo menos 41 localidades de Quintana Roo y abarcan arrecifes, manglares, pastos marinos y fondos entre 50 y 300 m de profundidad.

Endemismo. Hasta fines del siglo XX numerosas especies de poliquetos se consideraban con distribuciones amplias, como anfiamericanas e incluso cosmopolitas. La incorporación de los análisis moleculares a la taxonomía de los poliquetos y recientes trabajos de revisión taxonómica de las especies han rechazado esa supuesta amplia distribución. Así, es posible que el endemismo de las especies sea alto pero con las listas actuales de poliquetos para México no es posible reconocerlo. En la lista de Fauchald et al. (2009) para el golfo de México se indicaron 118 especies endémicas del total de 854 (13%). Los principales problemas para determinar el endemismo es que en las listas aparecen especies con registros en ambos litorales, otras tienen registros únicos de la localidad donde fueron descritas. Esto refleja la falta de estudios taxonómicos en la región y no la distribución real de las especies.

Proporción del total mundial. Si estimamos de manera conservadora la riqueza de especies de poliquetos en México estaríamos en el orden de 2 000 especies. Dado que se cuenta con unas 24 600 especies de anélidos pero apenas unas 12 300 son consideradas aceptadas (Costello et al., 2013), podríamos considerar que de un total de especies nominales de poliquetos de alrededor de 20 000, México tendría 10% del total de la riqueza planetaria. La pregunta sobre cuántas especies hay en una región ha vuelto a tener vigencia por la publicación de Mora et al. (2011). Por nuestros estudios en el Gran Caribe, hemos mostrado que incluso entre las familias mejor conocidas, alrededor de 30% de sus especies eran indescritas, incluyendo el restablecimiento de nombres que se habían considerado como sinónimos menores. Este porcentaje languidece al compararse con la estimación de los autores mencionados porque estimaron que habría en los océanos unos 2.2 millones de especies y que nuestra ignorancia es del 91%; entonces, nuestras expectativas del total de especies del país de unas 2 000, deben modificarse según estas estimaciones y considerando dos aspectos: *1)* que los anélidos estarían mejor conocidos que otros invertebrados marinos de menor tamaño y *2)* asumiendo un 50-70% de ignorancia (siendo mayor para la meiofauna y la fauna abisal), entonces podría haber en los litorales mexicanos y en sus aguas profundas 3.0-3.4 mil especies en total. En consecuencia, debemos insistir en la necesidad de incrementar los recursos para los estudios de invertebrados marinos (Salazar-Vallejo et al., 2007), porque nuestra ignorancia es mucho mayor que la que podría presentarse en el conocimiento de los vertebrados.

Abundancia. Tres grupos de poliquetos son particularmente abundantes. Los gregarios y tubícolas pueden formar masas impresionantes con cientos o miles de organismos,

2A



2B

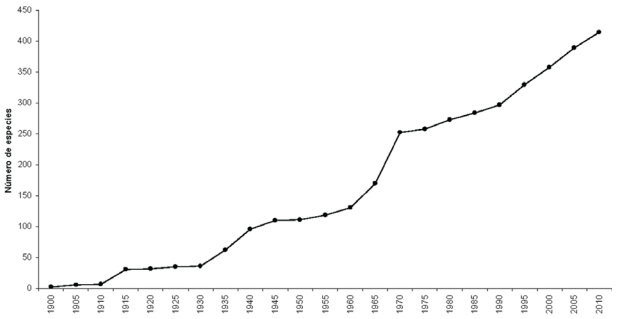


Figura 2. A, número de especies de poliquetos descritos para México entre 1904 y 2012 (Pacífico: azul; Atántico: rojo); B, curva acumulativa de descripción de especies de poliquetos de México.

tal que incluso pueden considerarse bioingenieros; entre ellos destacan los sabeláridos, cuyas conglomeraciones arenosas en playas mixtas brindan espacio secundario para muchas especies y que son notorias en varias playas en Ensenada, Puerto Ángel, Salina Cruz, o Veracruz, o algunos sabélidos que forman masas de tubos blandos, a menudo cubiertas por arena fina. Entre los poliquetos de la infauna pueden ser muy abundantes los capitélidos y los espiónidos y su papel en la mineralización de la materia orgánica es relevante. Un tercer grupo lo forman las especies simbióticas, especialmente las asociadas a esponjas y en particular los sílidos que pueden hallarse en cientos o miles en algunas esponjas en Bahía Concepción o en Veracruz. *Progreso en descripciones*. Para el territorio mexicano se han descrito 405 especies de poliquetos: 334 en el Pacífico y 71 en el Atlántico, aunque actualmente 38 especies no se consideran válidas. Entre los años 1971 y 1975 se describió el mayor número de especies (82), cifra generada principalmente por los estudios de Fauchald (Fig. 2). En el Atlántico mexicano, Rioja (1945) describió la primera especie (*Mercierellopsis prietoi = F. miamiensis* Treadwell). En los años posteriores y hasta 1963, el mismo autor describió especies de varias familias. Durante los 25 años siguientes no se describieron especies y a partir de 1988, producto de revisiones regionales o mundiales y a nivel familia, se han descrito especies de manera constante y, en menor grado, descripciones aisladas de otras familias. Hernández-Alcántara et al. (2008) reseñaron las especies descritas para el Pacífico mexicano. De acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010, ninguna especie de poliquetos está en la lista.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Dr. Fernando Álvarez la invitación para participar en este número especial. Guillermo San Martín y Mikel Liñero leyeron atentamente el documento y realizaron recomendaciones valiosas.

Literatura citada

Bezaury-Creel, J. 2008. Ecoregiones marinas de México. *In* Capital natural de México, J. R. Lara-Lara, V. Arenas-Fuentes, C. Bazán-Guzmán, V. Díaz-Castañeda, E. Escobar-Briones, M. D. García-Abad, G. Gaxiola-Castro, G. Robles-Jarero, R. Sosa-Ávalos, L. A. Soto-González, M. Tapia-García, J. E. Váldez-Holguin (Aut.). Conabio, México, V1, p. 135-159.

Blake, J. A. 1985. Polychaeta from the vicinity of deep-sea geothermal vents in the eastern Pacific, 1. Euphrosinidae, Phyllodocidae, Hesionidae, Nereididae, Glyceridae, Dorvilleidae, Orbiniidae and Maldanidae. Bulletin, Biological Society of Washington 6:67-101.

Chamberlin, R. V. 1919. The Annelida Polychaeta of the Albatross Tropical Pacific Expedition, 1891-1905. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University 48:1-514.

Costello, M. J., P. Bouchet, G. Boxshall, K. Fauchald, D. Gordon, B. W. Hoeksma, G. C. B. Poore, R. W. M. van Soest, S. Stöhr, T. C. Walter, B. Vanhoorne, W. Decock y W. Appeltans. 2013. Global coordination and standardization in marine biodiversity through the World Register of Marine Species (WoRMS) and related databases. PLoS ONE 8(1): e51629, 20 pp. doi:10.371/journal.pone.0051629.

de León-González, J. A. 2012. Actualización de la Colección Poliquetológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León. Informe Final, Conabio H029, 25 p.

de León-González, J. A., J. R. Bastida-Zavala, L. F. Carrera-Parra, M. E. García-Garza, A. Peña-Rivera, S. I. Salazar-Vallejo y V. Solís-Weiss (eds). 2009. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México y América Tropical. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. 737 p.

Fauchald, K. 1972. Benthic polychaetous annelids from deep waters off Western Mexico and adjacent areas in the Eastern Pacific Ocean. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 7:1-575.

Fauchald, K., A. Granados-Barba y V. Solís-Weis. 2009. Polychaeta (Annelida) of the Gulf of México. *In* Gulf of Mexico. Origin, waters, and Bbiota, Vol. 1, Biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds). Texas A&M University Press. Corpus Christi, 1312 p.

Fernández-Álamo, M. A. 1994. Reseña del estudio de la Clase Polychaeta (Annelida) en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, Volumen Especial 44:177-189.

Fernández Álamo, M. A. 1999. Colección de zooplancton del Laboratorio de Invertebrados: Hydrozoa (Cnidaria) y Polychaeta (Annelida), UNAM. Informe Final, Snib-Conabio. Proy. H259, México, D. F.

Hernández-Alcántara, P., M. A. Tovar-Hernández y V. Solís-Weiss. 2008. Polychaetes (Annelida: Polychaeta) described from the Mexican Pacific: an historical overview and an updated checklist. Latin American Journal of Aquatic Research 36:37-61.

Méndez, N. 1997. Poliquetos (Annelida: Polychaeta). *In* Tercer catálogo de la Colección de Referencia de Invertebrados, Estación Mazatlán, ICML, UNAM, M. E. Hendrickx, M. C. Espinosa-Pérez, J. Salgado-Barragán y N. Méndez (eds.). Conabio e ICMyL, UNAM, México. p. 1-24.

Méndez, N. 2006. Deep-water polychaetes (Annelida) from the southeastern Gulf of California, México. Revista de Biología Tropical 54:773-785.

Mora, C., D. P. Tittensor, S. Adl, A. G. B. Simpson y B. Worm. 2011. How many species are there on earth and in the Ocean? PLoS Biology 9(8): e1001127, 8 p. doi:10.1371/journal.pbio.1001127.

Pettibone, M. H. 1985a. An additional new scale worm (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift area off Western Mexico at 21º N. Proceedings of the Biological Society of Washington 98:150-157.

Pettibone, M. H. 1985b. Additional branchiate scale-worms (Polychaeta: Polynoidae) from Galapagos hydrothermal vent and rift-area off Western Mexico at 21°N. Proceedings of the Biological Society of Washington 98:447-469.

Pettibone, M. H. 1989. New species of scale-worms (Polychaeta: Polynoidae) from the hydrothermal rift area of the Mariana Back-arc basin in the Western Central Pacific. Proceedings of the Biological Society of Washington 102:137-153.

Rioja, E. 1945. Estudios anelidológicos, 13. Un nuevo género de serpúlido de aguas salobres de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 16:411-417.

Rodríguez-Villanueva, L. V., S. C. Frontana-Uribe y E. Carpizo-Ituarte. 2009. Biodiversidad de macroinvertebrados bénticos de la región marina Tijuana-Ensenada Baja California, México. Universidad Autónoma de Baja California. Instituto de Investigaciones Oceanológicas. Bases de datos Snib-Conabio, Proy. DJ004, México, D. F.

Rousset, V., F. Pleijel, G. W. Rouse, C. Erséus y M. E. Siddall. 2007. A molecular phylogeny of annelids. Cladistics 23:41-63.

Salazar-Silva, P. y S. I. Salazar-Vallejo. 2008. Catálogo de autoridad taxonómica de las especies de poliquetos (Annelida: Polychaeta) del Gran Caribe. Base de datos Snib-Conabio EE004. http://www.biodiversidad.gob.mx/especies/gran_familia/animales/lombrices/lombricesCatalogo.html; última consulta: 02.VIII.2013.

Salazar-Vallejo, S. I. 1989. Enrique Rioja y su contribución al estudio de los poliquetos (Annelida: Polychaeta) en México. Brenesia 30:39-65.

Salazar-Vallejo, S. I. 1996. Lista de especies y bibliografía de los poliquetos (Polychaeta) del Gran Caribe. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología 67:11-50.

Salazar-Vallejo, S. I., J. A. de León-González y H. Salaices-Polanco. 1989. Poliquetos (Annelida: Polychaeta) de México: Generalidades, claves ilustradas para familias y géneros, y bibliografía lista de especies. Libros, Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz. 211 p.

Salazar-Vallejo, S. I., E. Escobar-Briones, N. E. González, E. Suárez-Morales, F. Álvarez, J. A. de Léon-González y M. Hendrickx. 2007. Iniciativa mexicana en taxonomía: biota marina y costera. Ciencia y Mar 11:69-77.

Salazar-Vallejo, S. I. y M. H. Londoño-Mesa. 2004. Lista de especies y bibliografía de poliquetos (Polychaeta) del Pacífico oriental tropical. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, serie Zoología 75:9-97.

Solis Weiss, V. 2008. Actualización y adiciones a la Colección de Poliquetos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM., Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Informe final Snib-Conabio Proy. DC021, México D. F.

Solís-Weiss, V. y P. Hernández-Alcántara. 1994. Polychaete research in Mexico. Polychaete Research Newsletter 16:10-13.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S197-S207, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33581

Biodiversidad de lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta: Crassiclitellata) en México

Biodiversity of earthworms (Annelida: Oligochaeta: Crassiclitellata) in Mexico

Carlos Fragoso✉ y Patricia Rojas

Laboratorio de Invertebrados del Suelo, Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología A. C. Carretera Antigua a Coatepec No. 351. Col. El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.
✉ *carlos.fragoso@inecol.edu.mx*

Resumen. La actualización del inventario de lombrices de tierra de México indica que existen 102 especies descritas, 51 nativas y 51 exóticas. Con las 40 especies nuevas no descritas de la colección IEOL del INECOL se tienen 91 especies nativas recolectadas. Se calcula que el número real de nativas debe rondar las 130 especies, aunque este número podrá ser mayor con el uso de técnicas moleculares. Las especies nativas predominan en los ambientes naturales (71% de registros) y el 41% de estas especies sólo se encuentran en ambientes naturales. Las lombrices exóticas predominan en los ambientes perturbados, aunque también son frecuentes en los bosques templados relativamente bien conservados. La mayor cantidad de especies se encuentra en los estados de Veracruz (70), Chiapas (35), Tamaulipas (27), Tabasco (26) y D. F. (25). Entre las exóticas, la especie más común es *Pontoscolex corethrurus* y entre las nativas *Balanteodrilus pearsei*. La tasa de descripción de especies indica que en el periodo 1991-1995 se describió la mayor cantidad de especies (13).

Palabras clave: oligoquetos terrestres, nativas, exóticas, Acanthodrilidae, Megascolecidae, Ocnerodrilidae, Lumbricidae.

Abstract. An update of the Mexican earthworm fauna points out 102 described species, 51 natives and 51 exotics. In the IEOL collection of earthworms of the INECOL, there are non-described species (*c*. 40 spp.), which gives a conservative figure of 91 native species. We estimate that the native species richness should be around 130 species, although this number could be higher with the use of molecular techniques. Natives dominated in natural ecosystems (71% of records) and they were scarce in disturbed, human managed sites. Nearly 41% of native species were restricted to natural, relatively undisturbed ecosystems. Exotics were generally associated to disturbed ecosystems, although in temperate forests they were particularly common. The states with the highest number of earthworms were Veracruz (70 spp.), Chiapas (35), Tamaulipas (27), Tabasco (26) and D. F. (25). In the group of exotics the more common species was *Pontoscolex corethrurus*; and among the natives *Balanteodrilus pearsei*. The rate of description of new species indicates that the period 1991-1995 had the highest amount of discoveries (13).

Key words: terrestrial oligochaetes, natives, exotics, Acanthodrilidae, Megascolecidae, Ocnerodrilidae, Lumbricidae.

Introducción

Los anélidos constituyen un grupo de animales celomados segmentados muy antiguo. Probablemente aparecieron hace más de 600 millones de años y se considera que para el Cámbrico se establecieron por completo en los mares de la Tierra (Bouché, 1983; Blakemore, 2006). La antigua clasificación del phylum Annelida en 3 grandes clases (Polychaeta, Oligochaeta e Hirudinea) ha sido modificada por análisis filogenéticos y moleculares recientes (McHugh, 2000; Struck et al., 2007; Zrzavy et al., 2009). En el más reciente análisis filogenético realizado con caracteres moleculares y somáticos (Zrzavy et al., 2009) los oligoquetos, los hirudíneos y algunos poliquetos clitelados se recuperaron como un grupo monofilético, denominado Clitellatomorpha. Las clasificaciones actuales agrupan a los anélidos clitelados (solamente los oligoquetos y los hirudíneos) en el grupo de los euclitelados, aunque la categoría taxonómica varía de acuerdo al autor.

En este trabajo nos limitaremos a analizar a los oligoquetos con un clitelo formado de varias capas de células y que conforman la subclase Crassiclitellata (Jamieson, 1988; Jamieson et al., 2002; Dyne y Jamieson, 2004). Dentro de este grupo nos concentraremos en los terrimegadrilos (Jamieson, 1988), también llamados

Recibido: 25 septiembre 2012; aceptado: 30 marzo 2013

megadrilos o lombrices de tierra y que incluyen entre 7 y 14 familias dependiendo del autor (Jamieson, 1988; Blakemore, 2004). En la clasificación por encima del nivel de familia se sigue la propuesta de Jamieson (1988) y Dyne y Jamieson (2004), mientras que en la clasificación de las familias se ha optado por combinar los puntos de vista de Jamieson (1988), Blakemore (2006a) y James y Davidson (2012).

Las lombrices de tierra son gusanos segmentados celomados de hábitos fundamentalmente terrestres, comunes en suelos húmedos y cuyo tamaño cuando adultos varía desde 1 cm de largo y 2 mm de grosor, hasta más de 1 m y 3 cm de largo y grosor.

Como todos los anélidos tienen un cuerpo dividido en metámeros muy parecidos entre sí, salvo en la región anterior en donde se presentan las estructuras reproductoras y algunas otras modificaciones asociadas con los aparatos digestivo, circulatorio y nervioso. Todas las lombrices de tierra son hermafroditas y aunque predomina la reproducción sexual cruzada, algunas especies son partenogenéticas. Las estructuras asociadas con la reproducción han sido tradicionalmente utilizadas en la clasificación tanto de familias (ubicación de los poros masculinos, femeninos y prostáticos; tipo de ovarios; presencia/ausencia y tipo de próstatas), como de géneros (número de testículos) y de especies (tipo de espermateca, número y ubicación de vesículas seminales). Se puede encontrar información adicional y más detallada en Edwards y Bohlen (1996), Jamieson (2001), Dyne y Jamieson (2004) y Blakemore (2006a).

En México coexisten lombrices de tierra exóticas y nativas; las primeras son especies que se originaron en otra región del mundo y cuya presencia en México se debe a su introducción (intencional o accidental) por el hombre. Las especies nativas se consideran originarias de alguna región de nuestro país y tienen una distribución en México que puede haber ocurrido de modo natural. Estas últimas incluyen a las lombrices endémicas, que son aquellas cuya distribución actual se restringe al ambiente o región en donde probablemente se originaron.

Las lombrices de tierra viven predominantemente dentro del suelo, aunque también se les encuentra en la hojarasca, bajo piedras, bajo la corteza de troncos húmedos, dentro de epífitas y en los suelos suspendidos del dosel.

Su ciclo de vida es muy sencillo y generalmente está sincronizado con la temperatura y la humedad del suelo. Cuando 2 lombrices adultas cliteladas se acoplan, intercambian esperma que guardan en sus respectivas espermatecas y al separarse los 2 individuos, el clitelo de cada uno segrega una sustancia mucilaginosa compuesta de albúmina que lleva los óvulos no fecundados y que se desplaza hacia adelante; durante el trayecto recibe el esperma almacenado en la espermateca y de este modo ocurre la fecundación (semi-externa). La sustancia mucilaginosa se endurece y se convierte en un capullo, dentro del cual se desarrollan los embriones. El número de embriones por capullo varía, pero lo común es que sólo nazca una lombriz por capullo.

Reynolds (1994) estimó que había 7 254 especies de oligoquetos en todo el mundo, de las cuales 3 627 eran lombrices de tierra. Con base en la tasa de descripción de especies calculada por este autor (68 especies de lombrices por año), Fragoso (2001) calculó que para el año 2001 deberían existir cerca de 4 000 especies descritas, siempre y cuando se mantuviera esta tasa que dependía en cierto modo de la cantidad de taxónomos activos. Más tarde Blakemore (2006a) calculó que el número de especies descritas era de 5 900 aproximadamente. Es importante diferenciar entre el número conocido de especies descritas y el número estimado. Si las más recientes estimaciones indican que conocemos alrededor de 5 900 especies, el cálculo del número real de especies puede variar mucho, pues no sólo depende de las sinonimias que se puedan encontrar, sino de la cantidad de ambientes no explorados y del uso de las nuevas técnicas moleculares. Por ejemplo, Lavelle y Lapied (2003) tomaron en cuenta la gran cantidad de endemismos de las selvas tropicales y calcularon que deberían existir cerca de 12 000 especies, mientras que el uso de algunos genes mitocondriales (COI, 16S, entre otros) está revelando la existencia de numerosas especies crípticas, no diferenciables con los análisis morfológicos (James et al., 2010; Pérez-Losada et al., 2011).

Entre los estudios pioneros sobre las lombrices de tierra están el de Darwin (1881) y los de Michaelsen (1900) y Stephenson (1930). La obra de Stephenson fue la última monografía publicada sobre los oligoquetos y aún sigue siendo una fuente importante de consulta sobre aspectos morfológicos de estos gusanos. A finales del siglo pasado las obras más influyentes fueron las 3 ediciones de “Biology of Earthworms” (Edwards y Lofty, 1972, 1977; Edwards y Bohlen, 1996), en las que se sintetizó el conocimiento sobre la clasificación, distribución, ecología, morfología y usos prácticos de las lombrices, y el libro de Lee (1985) sobre su ecología y su relación con los suelos. La Nomenclatura Oligochaetologica de Reynolds y Cook (1976, 1981, 1989, 1993) contiene el listado de todos los oligoquetos descritos y sigue siendo la obra de consulta obligada de todo lo referente a la nomenclatura de géneros y especies (autoridad, año, cambio de género, publicación y colección del tipo). Recientemente, Jamieson (2001), Dyne y Jamieson (2004) y Blakemore (2006a) publicaron obras en formato electrónico cuyas introducciones constituyen una puesta al día sobre la morfología, la distribución y la clasificación de estos organismos. Blakemore (2006b) ha publicado en formato electrónico una serie de compendios

por país, los cuales pueden ser consultados en línea. El libro editado por Brown y Fragoso (2007) representa la compilación más actualizada de los listados de especies de todos los países de América Latina. En cuanto a las síntesis más recientes sobre ecología de las lombrices de tierra se pueden consultar las obras de Lavelle y Spain (2001) y Edwards (2004).

Diversidad

La última estimación de la riqueza de lombrices de tierra de México (Fragoso, 2007) indicaba 98 especies descritas, de las cuales 47 eran nativas y 51 exóticas. Desde entonces se han descrito 4 especies más (Fragoso y Rojas, 2007, 2009a), por lo que actualmente, México cuenta con igual número de lombrices de tierra nativas y exóticas (51 spp.) y un total de 102 especies. Sin embargo, en la colección IEOL del INECOL, mantenida por los autores desde hace más de 20 años, hay cerca de 40 especies que han sido provisionalmente determinadas como nuevas y que se espera describir en los próximos años (Cuadro 1).

Comparación con otros países. La riqueza de lombrices de tierra en México es mayor que la de muchos países europeos (Fragoso et al., 1997) y en América Latina sólo es superada por Brasil, Colombia y Ecuador (Fragoso y Brown, 2007). Sin embargo, la riqueza real del país dista mucho de haberse encontrado. En la India por ejemplo, un país con una superficie y una heterogeneidad ambiental parecida a la de México, se han registrado cerca de 400 especies. Fragoso y Rojas (2010) en un cálculo conservador, estiman que falta encontrar al menos 130 especies nativas, por lo que la riqueza total deberá rondar las 230 especies. Sin embargo, estudios moleculares recientes (Casallas, 2012; Cervantes, 2012), nos permiten predecir que este número probablemente será mayor.

Distribución por ambientes. Las lombrices de tierra se distribuyen en casi todos los tipos de ecosistemas. Como el principal factor limitante de este grupo es la humedad del suelo, es poco probable encontrarlas de modo natural en zonas desérticas o ambientes con precipitaciones anuales menores de 500 mm; tampoco se encuentran en los sitios muy fríos en donde el suelo está congelado o cubierto de nieve durante todo el año. En México se presentan en casi todos los ambientes naturales como selvas tropicales (altas, medianas y bajas), sabanas, bosques mesófilos y bosques de pino, encino y oyamel. También se les encuentra en los ambientes perturbados y manejados por el hombre como acahuales, pastizales, plantaciones de árboles, cultivos anuales, jardines, huertos, etc.

Tomando como base los trabajos de Fragoso (2001, 2007, 2011) y considerando tanto las especies descritas (51 nativas y 51 exóticas) como las nativas no descritas aún de la colección IEOL (40 spp.), se han encontrado más especies nativas en ambientes naturales (83 spp.) que en sitios perturbados (50), mientras que para las exóticas la situación se invierte (31 *vs*. 40). En promedio, el 71% de las especies encontradas en ambientes naturales son nativas, mientras que en los ambientes perturbados este valor disminuye a 58%. Además, para un tipo determinado de ecosistema los ambientes naturales albergan siempre una mayor cantidad de especies nativas que de exóticas (con excepción de los bosques de encino); mientras que en los ambientes perturbados las exóticas no siempre predominan (Cuadro 2).

El 42% de las especies nativas se ha encontrado solamente en ambientes naturales. Esta dependencia de la fauna nativa por los ambientes naturales ha sido señalada por varios autores desde hace más de 100 años (Eisen, 1900) y puede estar causando la extinción de muchas especies. En México tenemos nociones del grado en el que la perturbación ha afectado a la fauna nativa (Fragoso et al., 1997; Fragoso y Rojas, 2009b), y es muy probable que algunas especies estén en riesgo de extinguirse, si no es que ya han desaparecido. Por ejemplo, *Zapatadrilus toltecus*, fue descrita en 1900 a partir de un sólo ejemplar de los bosques de pino de Toluca, Estado de México, a una altitud de 2 440 m (Eisen, 1900) y no se ha vuelto a encontrar, a pesar de que se ha explorado en los alrededores de Toluca, en el parque Nevado de Toluca y en los bosques cercanos a Ciudad Hidalgo y Zitácuaro, en Michoacán. Lo mismo ocurre con *Larsonidrilus vasliti*, descrita en 1896 de la ciudad de Tepic, Nayarit, a 1.6 km al norte de la ciudad y a una altitud de 1 220 m (Eisen, 1896). Esta especie no fue encontrada en un estudio minucioso llevado a cabo en los alrededores de la ciudad y en otros lugares de la sierra de San Juan (Durán, 2004). Aunque no hay certeza de que estas 2 especies se hayan extinguido, el avance de la mancha urbana de las ciudades (Toluca y Tepic, en estos ejemplos) y la conversión de los bosques en cultivos o pastizales, o su reforestación, aumentan la probabilidad de que estas especies (y otras más) desaparezcan definitivamente. La reforestación de los bosques podría parecer favorable para las lombrices nativas, pues con ella se estarían recuperando en cierta medida las condiciones edáficas y microclimáticas originales, condiciones a las que estaban adaptadas estas especies de lombrices. Sin embargo, es probable que en los bosques templados y fríos, la reforestación haya sido una de las causas de la invasión de lombrices exóticas (Fig. 2), ya que las plántulas utilizadas en la reforestación se siembran con la tierra proveniente del vivero y desde luego, con capullos e individuos de diferentes especies de lombrices. Esto puede explicar la mayor cantidad de especies exóticas que se presentan en los bosques templados y fríos en

Cuadro 1. Géneros de lombrices de tierra de México separados por familia y por su origen geográfico. Las subfamilias de Acanthodrilidae se basan parcialmente en las propuestas de Czusdi (1995, 1996) y Blakemore (2000). Para los taxa nativos se mencionan la cantidad de géneros y especies nuevas aún no descritas que se encuentran en la colección IEOL. Entre paréntesis el número de especies de cada género

Familias y subfamilias	*Nativos*	*Exóticos*
Eudrilidae	No hay	*Eudrilus* (1)
Rhinodrilidae[1]	Un género nuevo en la colección IEOL	*Onychochaeta* (2), *Pontoscolex* (2), *Periscolex* (1)
Lumbricidae	No hay	*Allolobophora* (1), *Aporrectodea* (4), *Bimastos* (2), *Dendrobaena* (1), *Dendrodrilus* (1), *Eisenia* (3), *Eiseniella* (1), *Eophila* (2), *Lumbricus* (3), *Octolasion* (2)
Ocnerodrilidae	*Chacdrilus* (2), *Phoenicodrilus*[2] (1) y un género nuevo en la colección IEOL	*Eukerria* (2), *Ocnerodrilus* (1)
Sparganophilidae	No se han encontrado[3]	*Sparganophilus* (1)
Moniligastridae	No hay	*Drawida* (1)
Acanthodrilidae, Acanthodrilinae	*Balanteodrilus* (3 y una especie nueva en la colección IEOL), *Diplocardia*[4] (1), *Diplocardia*[5] (3 y 2 especies nuevas en la colección del IEOL), *Diplotrema* (6 y 5 especies nuevas en la colección IEOL), *Kaxdrilus* (3), *Larsonidrilus* (3), *Lavellodrilus* (5 y una especie nueva en la colección IEOL), *Mayadrilus* (2), *Protozapotecia*[6] (3 y 2 especies nuevas en la colección IEOL), *Zapotecia* (2 y una especie nueva en la colección IEOL)	*Microscolex* (2)
Acanthodrilidae, Octochaetinae	*Zapatadrilus* (5 y 3 especies nuevas en la colección IEOL), *Ramiellona* (5 y 15 especies nuevas[7] en la colección IEOL)	No hay
Acanthodrilidae, Benhamiinae	*Dichogaster* (5 y 2 especies nuevas en la colección IEOL), *Eutrigaster* (3)	*Dichogaster* (5)
Megascolecidae	No hay	*Amynthas* (4), *Metaphire* (3), *Pithemera* (1), *Polypheretima* (2), *Perionyx* (1), *Pontodrilus* (1)

1 En la última revisión de las familias de Crasiclitellata, James y Davidson (2012) encontraron que la familia Glossoscolecidae en realidad incluye 2 linajes diferentes, por lo que propusieron a la familia Pontoscolecidae para albergar a la mayoría de los géneros (44), dejando tan solo 7 en Glossoscolecidae. Por la morfología, los géneros encontrados en México pertenecerían a Pontoscolecidae, incluyendo el género nuevo aún no descrito. Sin embargo, James (2012) en una aclaración posterior indica que por prioridad, el nombre correcto de la nueva familia es Rhinodrilidae.
2 Es probable que *Phoenicodrilus* en realidad sea *Ilyogenia,* un género exótico proveniente de Africa; en el material de la colección IEOL, sin embargo, hay ejemplares que parecen representar una especie adicional.
3 Eisen (1900) registró especies de este género en Guatemala. Asumiendo que sean nativas, es posible que en México también las haya.
4 El género *Diplocardia* se encuentra principalmente en Estados Unidos con 40 especies (James, 1995), pero también se tienen algunas especies nativas para México.
5 *D. eiseni*, originalmente descrita en Estados Unidos, fue encontrada en el norte del estado de Veracruz en ambientes perturbados por lo que se le consideró exótica (Arteaga, 1992).
6 De acuerdo a recientes estudios moleculares es probable que este género quede incluido dentro de *Zapotecia* (Cervantes 2012).
7 Doce de estas especies serán transferidas a un nuevo género (Fragoso y Rojas, en prep).

comparación con la de las selvas tropicales (Cuadro 2). Gates (1982), al revisar la tierra que le entregaba la aduana estadounidense, documentó durante muchos años el papel de la tierra de macetas en la dispersión de las lombrices exóticas por todo el mundo.

Distribución altitudinal. En México las lombrices nativas se distribuyen tanto en las zonas tropicales bajas como en los ambientes templados y fríos de las cadenas montañosas. En general son pocas las especies nativas que se presentan a lo largo de un gradiente altitudinal extenso y generalmente

Cuadro 2. Número de especies nativas y exóticas de lombrices de tierra de México, separadas por el tipo de ambiente

Ambiente	*Ecosistema*	*Nativas*	*Exóticas*	*TOTAL*
Natural	Selva alta	26	5	31
	Selva mediana	21	5	26
	Selva baja	8	3	11
	Sabana	6	3	9
	Bosque de pino	15	11	26
	Bosque de encino	6	11	17
	Bosque de pino-encino	20	5	25
	Bosque enano de montaña	2	0	2
	Bosque mesófilo	20	13	33
	Bosque de abetos	7	6	13
	Pastizal de altura	3	0	3
	Cuevas	7	5	12
Perturbado	Bosques perturbados	3	6	9
	Acahual de selva	21	6	27
	Pastizal inducido	28	16	44
	Cultivos anuales	19	16	35
	Plantaciones perennes	17	12	29
	Ambientes antrópicos	16	37	53
	Plantaciones de árboles	2	5	7

las especies de baja altitud no se encuentran en las zonas altas y viceversa. Esto se presenta incluso a nivel de géneros pues, por ejemplo *Mayadrilus, Lavellodrilus* y *Chacdrilus* se distribuyen por debajo de los 500 m de altitud (Fig. 4), mientras que *Dichogaster* y *Eutrigaster* siempre se encuentran por arriba de los 1 000 m (Figs. 1, 2), con excepción de *Eutrigaster sporadonephra*, que a bajas altitudes sólo se encuentra dentro de bromelias (Fragoso y Rojas, 1996).

Distribución por estados. Fragoso (2001) presentó una gráfica de la riqueza de especies de lombrices de tierra para cada estado federal de México. En el cuadro 3 y la figura 3, se presenta esta información actualizada, incluyendo los datos publicados en Fragoso (2007, 2011), Fragoso et al. (2009), Rosas-Medina et al. (2010), Cervantes (2010), Cué (2011), García (2012) y Casallas (2012).

Como ya se ha registrado (Fragoso, 2001, 2007), Veracruz es el estado con mayor cantidad de especies, seguido de Chiapas, Tamaulipas y Tabasco. Si bien esto refleja un mayor muestreo, también es una indicación de que las lombrices se encuentran preferentemente en los estados con mayor cantidad de ambientes cálido-húmedos. En contraste, en los estados ubicados en zonas áridas, la cantidad de especies es muy baja (*v.g.* Aguascalientes y Chihuahua con una sola especie exótica) o inexistente (ninguna especie en Coahuila y Zacatecas), aunque estos datos seguramente están influidos por la falta de recolectas. Un muestreo adecuado en los ambientes húmedos de estas regiones áridas (generalmente inducidos por el hombre) revelará la presencia de algunas especies de lombrices de tierra, aunque es muy probable que éstas sean exóticas.

Patrones por región biogeográfica. Las zonas mejor estudiadas de México se encuentran en el este y sureste, y corresponden a las partes más húmedas del país; por esta razón la evaluación biogeográfica que podamos hacer necesariamente estará sesgada a estas regiones. Fragoso et al. (1995) propusieron algunos patrones biogeográficos que se han mantenido en estudios posteriores (Fragoso, 2007) y que sucintamente se pueden resumir del siguiente modo: *i)* región norte: caracterizada por la presencia de los géneros *Zapatadrilus*, *Diplocardia*, *Zapotecia* y *Protozapotecia* (Fig. 1), incluye la sierra Madre Oriental, el centro y este de la Faja Volcánica Transmexicana FVT y el norte de la planicie costera del golfo de México; *ii)* región oriental: dominada por una sección de especies del género *Ramiellona*, incluye el este de la FVT, las montañas de Oaxaca y el sur de la planicie costera del golfo hasta el istmo de Tehuantepec; *iii)* región sur: definida por otra sección de especies de *Ramiellona* y por los géneros *Lavellodrilus*, *Kaxdrilus* y *Mayadrilus* (Fig. 4),

Figura 1. *Dichogaster aff. eiseni* (Csuzdi y Zicsi, 1991) (ejemplar superior, de color azul) y *Zapotecia amecameca* Eisen, 1900 (ejemplar inferior de color gris), recolectados en un bosque de pino-encino a 2 760 m de altitud (faldas del volcán Popocatépetl, Puebla). *D. aff. eiseni* es una especie epigea y pertenece a un género ampliamente distribuido en la Faja Volcánica Transmexicana (FVT). *Z. amecameca* es una especie hipogea cuyo género es común en los bosques templados y fríos de la parte central y este de la FVT (Cervantes, 2010, 2012). Fotografía de C. Fragoso.

Figura 2. *Lumbricus rubellus* Hoffmeister, 1843 (ejemplar superior de color rojizo) y *Eutrigaster lineri* (Righi, 1972) (ejemplar inferior de color gris), recolectados en el Parque Nacional Nevado de Toluca (Estado de México) a 3 520 m snm. *L. rubellus* es una lombriz epigea exótica, originaria de Europa y ampliamente distribuida en los bosques de pino-encino de México y muchos otros países. *E. lineri* es una lombriz hipogea nativa, endémica de los bosques de encinos del Nevado de Toluca y alrededores. Fotografía de C. Fragoso.

Cuadro 3. Número de especies nativas y exóticas de lombrices de tierra para cada estado de la República Mexicana. En negritas, los 5 estados con mayor cantidad de especies

Estado	*Especies nativas*	*Especies exóticas*	*Total de especies*
Veracruz	38	32	70
Chiapas	27	8	35
Tamaulipas	10	17	27
Tabasco	16	10	26
Distrito Federal	4	21	25
Estado de México	6	18	24
Puebla	5	12	17
Nuevo León	1	12	13
Michoacán	5	7	12
Campeche	8	3	11
Nayarit	3	8	11
Oaxaca	7	3	10
Quintana Roo	3	7	10
San Luis Potosí	3	6	9
Baja California Sur	2	6	8
Jalisco	3	3	6
Yucatán	3	3	6
Morelos	2	4	6
Guerrero	2	3	5
Hidalgo	1	4	5
Sonora	1	2	3
Durango	0	3	3
Sinaloa	0	3	3
Guanajuato	1	1	2
Baja California	0	2	2
Tlaxcala	0	2	2
Colima	1	0	1
Aguascalientes	0	1	1
Chihuahua	0	1	1
Querétaro	0	1	1
Coahuila	0	0	0
Zacatecas	0	0	0

abarca desde el sur del istmo de Tehuantepec hasta El Salvador y Honduras y iv) Región montañosa centro-oeste: caracterizada por los géneros *Dichogaster* y *Eutrigaster* (Figs. 1, 2), incluye la sierra Madre Occidental, la sierra Madre del Sur, los sistemas montañosos de Chiapas y la porción centro-occidental de la FVT. Estos patrones se proponen de manera preliminar pues aún faltan por estudiar extensas zonas del país.

Las especies más comunes. Con base en los trabajos de Fragoso (2001, 2007, 2011) las especies con mayor número de registros en nuestro país son las exóticas *Pontoscolex corethrurus* (45 localidades de 13 estados), *Octolasion tyrtaeum* (41, 12), *Amynthas gracilis* (35, 11), *Dichogaster bolaui* (30, 10) y *Aporrectodea trapezoides* (19, 11). En el caso de las nativas, las más comunes son: *Phoenicodrilus taste* (35 localidades de 14 estados; es necesario estudiar

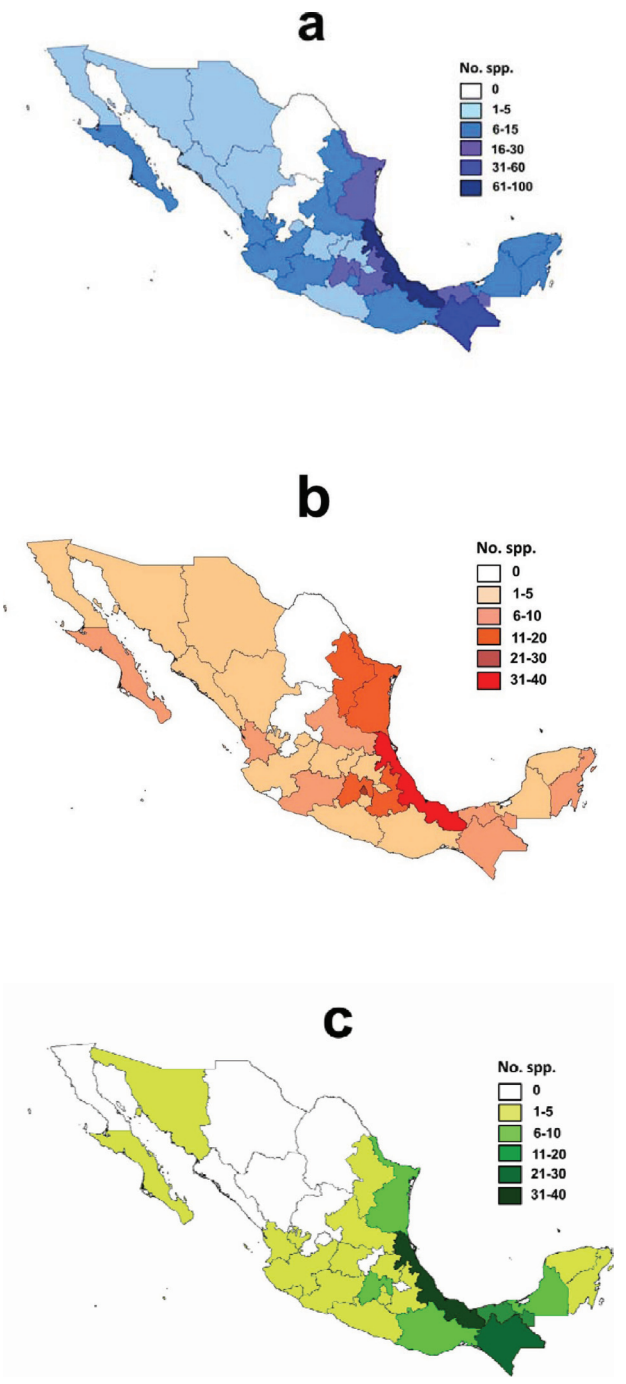


Figura 3. Número de especies de lombrices de tierra para cada estado de México. a), todas las especies; b), especies exóticas; c), especies nativas.

con detalle esta especie pues podría tratarse en realidad de una exótica del género *Ilyogenia*, Fragoso en prep.), *Balanteodrilus pearsei* (43, 6), *Diplotrema murchiei* (17, 5), *Protozapotecia aquilonalis* (12, 5) y *Lavellodrilus parvus* (16, 3). En conjunto, estas 10 especies representan el 35% de todos los registros de lombrices de tierra de México.

Las especies más estudiadas. De las 102 especies de lombrices encontradas en el país, solamente se tienen estudios ecológicos o de manejo de 11 especies. De éstas, las más estudiadas son las exóticas *P. corethrurus* y *Polypheretima elongata* (ver Fragoso 2001 para una relación de los trabajos hasta el año 2001; Huerta et al., 2005; Rossi et al., 2006). Entre las nativas, solamente han sido estudiadas las especies del género *Balanteodrilus* (en especial *B. pearsei*; ver Fragoso, 2001; Ortiz-Ceballos y Fragoso, 2004; Ortiz-Ceballos et al., 2005, 2007; Campos, 2011; Casallas, 2012) y una especie nueva de glososcolécido, perteneciente a un género nuevo (Hernández, 2000).

Patrones de estudio de las lombrices nativas: pasado y presente. En la figura 5 se muestra el número de especies de lombrices de tierra oriundas de México acumuladas durante los últimos 120 años. Entre 1891 y1900, el sueco nacionalizado estadounidense G. Eisen describió las primeras 8 especies. Para el año de 1970, sólo se habían descrito otras 7 especies para México (para un total de 15 especies), principalmente por los trabajos de G. Gates, E. Pickford y G. Righi. A partir de esa fecha se han descrito 32 especies más (68% de todas las especies descritas hasta el momento), siendo el periodo 1991-1995 en donde la mayor cantidad de especies se describieron (13) debido a los estudios de S. James, C. Fragoso y P. Rojas. Las referencias de las descripciones originales de las especies nativas de México descritas hasta el año 2001 pueden consultarse en Fragoso (2001).

Conclusiones. Las lombrices de tierra tienen una gran importancia en la dinámica edáfica (Edwards y Bohlen, 1996; Lavelle y Spain, 2001) y sólo recientemente se han comenzado a estudiar en México con fines del mejoramiento del suelo, la obtención de abono orgánico o el incremento de la producción agrícola; su conocimiento ecológico y taxonómico es aún muy deficiente, pues existen extensas regiones en las que no se ha recolectado nunca. Proponemos como prioritarias para su estudio la región del Soconusco y Los Altos en Chiapas, las sierras de Juárez y de Mihuatlán en Oaxaca, así como el resto de los grandes sistemas montañosos del país, incluyendo las sierras Madre Occidental y Oriental y la Faja Volcánica Transmexicana en su sección occidental (Fragoso, 2001).

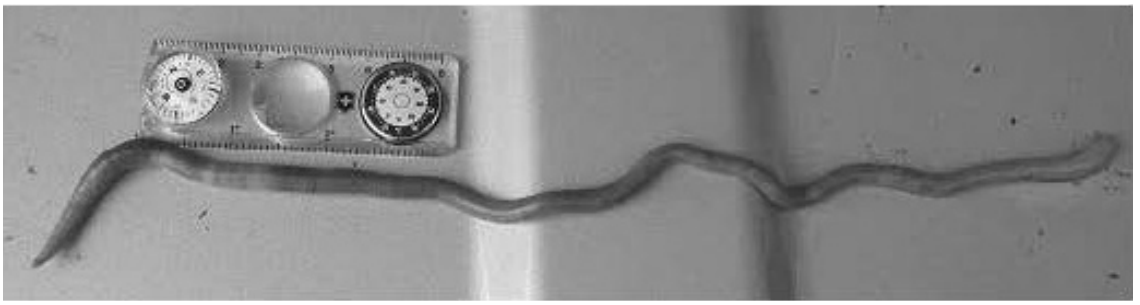


Figura 4. *Lavellodrilus* sp. recolectada en un acahual húmedo, cerca de Catazajá (Chiapas) a 30 m snsm. El género *Lavellodrilus* es endémico de los estados de Chiapas y Tabasco y muy común en selvas tropicales, acahuales y pastizales húmedos. Fotografía de C. Fragoso.

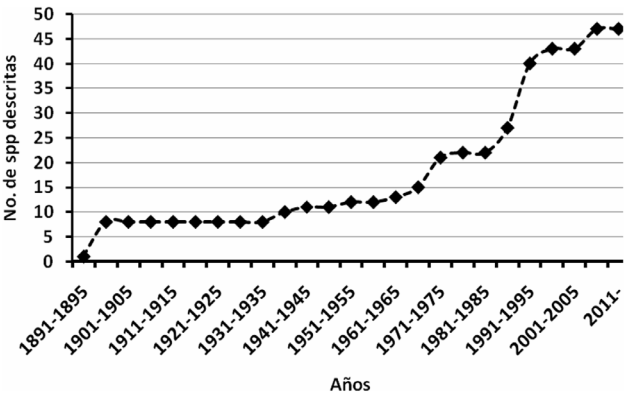


Figura 5. Curva de acumulación de especies nativas de lombrices de tierra descritas para México. No se han incluido las especies que han caído en sinonimia, ni tampoco las especies que aunque nativas de México, fueron descritas originalmente de otros países.

Agradecimientos

Al Biól. Antonio Ángeles por su invaluable ayuda a lo largo de los últimos 15 años en la recolecta y preparación de las lombrices de tierra de diversas regiones del país, por el mantenimiento de la colección IEOL del Instituto de Ecología, así como por su ayuda en la elaboración de los mapas. A todos los estudiantes y colegas que con su trabajo y recolectas han ayudado a conocer mejor las lombrices de tierra mexicanas: Marcelo Aranda, Cristina Arteaga, Isabelle Barois, George Brown, Julián Bueno, Luz Camarena, Elizabeth Campos, Araceli Cartas, Adriana Casallas, Gabriela Cervantes, Leticia Coria, Efrén Cruz, Juan Cruz, Yadeneiro de la Cruz, Karina Cué, Iván Chrinos, Sergio Durán, José Antonio García, Marisol García, Fernando González, Roger Guevara, Benito Hernández, Esperanza Huerta, Dionisio Juárez, Patrick Lavelle, Valeria López, Angel Ortíz, Benjamín Ortíz, Simoneta Negrete, Pedro Reyes, Juan Carlos Serio, Sheila Uribe y Javier Villalobos.

Literatura citada

Arteaga, C. 1992. Sistemática y ecología de las lombrices de tierra (Annelida; Oligochaeta) de la cuenca baja del río Pánuco. Tesis, Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad del Noreste. Tampico, Tamaulipas. 64 p.

Blakemore, R. J. 2000. Tasmanian earthworms. CD-ROM Monograph with Review of World Families. VermEcology, PO BOX 414 Kippax 2615. Canberra. 800 p.

Blakemore, R. J. 2004. Checklist of the earthworm family Exxidae Blakemore, 2000 (and renaming of *Sebastianus* Blakemore, 1997). *In* Avances en taxonomía de lombrices de tierra/ Advances in earthworm taxonomy (Annelida: Oligochaeta), A. G. Moreno y S. Borges S. (eds.). Editorial Complutense, Universidad Complutense, Madrid. p. 121-125.

Blakemore, R. J. 2006a. Cosmopolitan earthworms -an eco-taxonomic guide to the peregrine species of the World. (2nd Edition). VermEcology, Japan. 600 p.

Blakemore, R. J. 2006b. A Series of searchable texts on earthworm biodiversity, ecology and systematics from various regions of the world – 2nd Edition and Supplement, N. Kaneko y M.T. Ito (eds.). COE Soil Ecology Research Group, Yokohama National University, Japan. Online: http://bio-eco.eis.ynu.ac.jp/eng/database/earthworm/; última consulta: 31.VIII.2012.

Bouché, M. B. 1983. The establishment of earthworm communities. *In* Earthworm ecology: from Darwin to vermiculture, J. E. Satchell (ed.). Chapman and Hall, London. p. 431-448.

Brown, G. G. y C. Fragoso. 2007. Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia. EMBRAPA Soja. Londrina. 545 p.

Campos, S. E. 2011. Influencia del tamaño corporal, la distancia geográfica y la morfología en el aislamiento reproductivo del género *Balanteodrilus* (Oligochaeta, Annelida). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 89 p.

Casallas, R. A. 2012. Filogenia del género *Balanteodrilus* (Oligochaeta: Acanthodrilidae). Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. 92 p.

Cervantes, O. G. 2010. Las lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta) de regiones selectas del Estado de Puebla. Tesis, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. 69 p.

Cervantes, O. G. 2012. Filogenia y biogeografía del género *Zapotecia* (Oligochaeta: Acanthodrilidae). Tesis, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. 60 p.

Cué, H. K. A. 2010. Caracterización de las comunidades de lombrices de tierra (Annelida, Oligochaeta) en altitudes medias (2000-3500msnm) del Pico de Orizaba. Tesis, Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. 70 p.

Csuzdi, C. 1995. A catalogue of Benhamiinae species. Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien 97:99-123.

Csuzdi, C. 1996. Revision der Underfamilia Benhamiinae Michaelsen, 1897 (Oligochaeta: Acanthodrilidae). Mitteilungen aus Dem Zoologischen Museum Berlin 72:347-367.

Csuzdi, C. y A. Zicsi. 1991. Uber tie verbreitung neuer und bekannter *Dichogaster* und *Entrigaster* arten aus mittel-und südamerika (Oligochaeta, Octochaetidae). Regenwürmer aus Südamerika 15. Acta Zoologica Hungarica 37:177-192.

Darwin, C. 1881. La formación del mantillo vegetal por la acción de las lombrices, con observaciones sobre sus hábitos. Ed. Catarata, Facultad de Ciencias UNAM y Academia Mexicana de Ciencias. Madrid y México D.F. (Traducción año 2011). 229 p.

Durán, H. S. 2004. Influencia de la altitud y la perturbación sobre las comunidades de lombrices de tierra (anélidos, oligoquetos) de la Sierra de San Juan, Nayarit. Tesis, Facultad de Ciencias e Ingenierías, Universidad Autónoma de Nayarit. Tepic. 101 p.

Dyne, G. R. y B. G. M. Jamieson. 2004. Native earthworms of Australia II (Megascolecidae, Acanthodrilinae). Australian Government. ABRS. The University of Queensland. Canberra. CD. 2000 p.

Eisen, G. 1896. Pacific Coast Oligochaeta II. Memoirs of the California Academy of Sciences 2:123-198.

Eisen, G. 1900. Researches in the American Oligochaeta, with special reference to those of the Pacific coast and adjacent islands. Proceedings of the California Academy of Sciences 2:85-276.

Edwards, C. A. 2004. Earthworm ecology. 2nd. Edition. CRC Press. Boca Ratón. 498 p.

Edwards, C. A. y J. R. Lofty. 1972. Biology of earthworms. Chapman and Hall, London. 283 p.

Edwards, C. A. y J. R. Lofty. 1977. Biology of earthworms. 2nd Edition. Chapman and Hall, London. 333 p.

Edwards, C. A. y P. J. Bohlen. 1996. Biology and ecology of earthworms. Third Edition. Chapman and Hall. Suffolk. 426 p.

Fragoso, C. 2001. Las lombrices de tierra de México (Annelida, Oligochaeta): diversidad, ecología y manejo. Acta Zoológica Mexicana (n.s.), número especial 1:131-171.

Fragoso, C. 2007. Diversidad y patrones biogeográficos de las lombrices de tierra de México (Oligochaeta, Annelida). *In* Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia, G. G. Brown y C. Fragoso (eds.). EMBRAPA Soja. Londrina. p. 107-124.

Fragoso, C. 2011. Lombrices de tierra (Annelida: Oligochaeta). *In* La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado. Vol II. Diversidad de especies: conocimiento actual, A. Cruz, F. Lorea, V. Hernández y J. E. Morales (eds.). Conabio, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, INECOL. p. 259-268.

Fragoso, C. y G. G. Brown. 2007. Ecología y taxonomía de las lombrices de tierra en Latinoamérica: el primer encuentro latino-americano de ecología y taxonomía de oligoquetos (ELAETAO1). *In* Minhocas na América Latina: Biodiversidade e Ecologia, G. G. Brown y C. Fragoso (eds.). EMBRAPA Soja. Londrina. p. 33-75.

Fragoso, C. y P. Rojas-Fernández. 1996. Earthworms inhabiting bromeliads in Mexican tropical rain forests: ecological and historical determinants. Journal of Tropical Ecology 12:729-734.

Fragoso, C. y P. Rojas. 2007. Two new species of the earthworm genus *Balanteodrilus* (Oligochaeta: Acanthodrilidae) from Eastern Mexico. Megadrilogica 11:107-114.

Fragoso, C. y P. Rojas. 2009a. A new ocnerodrilid earthworm genus from Southeastern Mexico (Annelida: Oligochaeta), with a key for the genera of Ocnerodrilidae. Megadrilogica 13:141-152.

Fragoso, C. y P. Rojas. 2009b. Invasiones en el suelo: la lombriz de tierra *Pontoscolex corethrurus* y la hormiga *Solenopsis geminata* en los ecosistemas tropicales de México. *In* Manejo agroecológico de sistemas, vol. I., G. Aragón, M. Damián y J. López-Olguín (eds.). Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Puebla. p. 81-107.

Fragoso, C. y P. Rojas. 2010. La biodiversidad escondida. La vida microcósmica en el suelo. *In* La biodiversidad de México. Inventarios, manejos, usos, informática, conservación e importancia cultural. V. Toledo (coord.). FCE, CONACULTA. México, D. F. p. 90-134.

Fragoso, C., S. James y S. Borges. 1995. Native earthworms of the north neotropical region: current status and controversies. *In* Earthworm ecology and biogeography in North America, P. Hendrix (ed.). Lewis Publishers. Boca Ratón. p. 67-115.

Fragoso, C., M. L. Coria-Martínez y L. M. Camarena. 2009. An update of the earthworm fauna of Los Tuxtlas Ver. and adjacent regions: are native species in the risk of extinction? *In* Below-ground biodiversity in Sierra Santa Marta, Los Tuxtlas, Veracruz, México, I. Barois, E. J. Huising, P. Okoth, D. Trejo y M. de Los Santos (eds.). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa. p. 219-228.

Fragoso, C., G. G. Brown, J. C. Patrón, E. Blanchart, P. Lavelle, B. Pashanasi, B. Senapati y T. Kumar. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function in the tropics: the role of earthworms. Applied Soil Ecology 6:17-35.

García, R. M. 2012. Las comunidades de lombrices de tierra

(Annelida: Oligochaeta) en un gradiente de sucesión secundaria de selva mediana subcaducifolia. Tesis, Posgrado en Ciencias Biológicas, Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán. Mérida, Yucatán. 89 p.

Gates, G. 1982. Farewell to North American megadriles. Megadrilogica 4:12-77.

Hernández, C. B. 2000. Modificaciones químicas de cuatro suelos de diferentes localidades de Veracruz, por dos especies de lombrices (*Pontoscolex corethrurus* y Glossoscolecidae sp.). Tesis, Facultad de Química Farmacéutica Biológica, Universidad Veracruzana. Xalapa. 83 p.

Huerta, E., C. Fragoso, I. Barois y P. Lavelle. 2005. Enhancement of growth and reproduction of tropical earthworm *P. elongata* by addition of *Zea mays* and *Mucuna pruriens* var. utilis, litter to the soil. European Journal of Soil Biology 41:45-53.

James, S. W. 1995. Systematics, biogeography, and ecology of nearctic earthworms from eastern, central, southern, and southwestern United States. *In* Earthworm ecology and biogeography in North America, P. Hendrix (ed.). Lewis Publishers. Boca Ratón. p. 29-52.

James, S. W., D. Porco, T. Decaëns, B. Richard y C. Erséus. 2010. DNA Barcoding reveals cryptic diversity in *Lumbricus terrestris* L., 1758 (Clitellata): resurrection of *L. herculeus* Savigny, 1826. PloS One 5(12): e15629.

James, S. W. y S. K. Davidson. 2012. Molecular phylogeny of earthworms (Annelida : Crassiclitellata) based on 28S, 18S and 16S gene sequences. Invertebrate Systematics 26:213-229.

James, S.W. 2012. Re-erection of Rhinodrilidae Benham, 1890, a senior synonym of Pontoscolecidae James, 2012 (Annelida: Clitellata). Zootaxa 3540:67-68.

Jamieson, B. G. M. 1988. On the phylogeny and higher classification of the Oligochaeta. Cladistics 4:367-410.

Jamieson, B. G. M. 2001. Native earthworms of Australia (Megascolecidae, Megascolecinae). Supplement, Science Publishers, Inc., Enfield, New Hampshire. (Compact disc). p. 2000.

Jamieson, B. G. M., S. Tillier, A. Tillier, J. L. Justine, E. Ling, S. James, K. McDonald y A. F. Hugall. 2002. Phylogeny of the Megascolecidae and Crassiclitellata (Annelida, Oligochaeta): combined versus partitioned analysis using nuclear (28S) and mitochondrial (12S, 16S) rDNA. Zoosystema 24:707-734.

Lavelle, P. y A. V. Spain. 2001. Soil Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. 654 p.

Lavelle, P. y E. Lapied. 2003. Endangered earthworms of Amazonia: an homage to Gilberto Righi. Pedobiologia 47:397-933.

Lee, K. 1985. Earthworms. Their ecology and relationships with soils and land use. Academic Press. Sydney. 411 p.

McHugh, D. 2000. Molecular phylogeny of the Annelida. Canadian Journal of Zoology 78:1873-1884.

Michaelsen, W. 1900. Oligochaeta. *In* Das tierreich. 10: XXIX. Friedländer & Sohn. Berlín 557 p.

Ortiz-Ceballos, A. y C. Fragoso. 2004. Earthworm populations under tropical maize cultivation: the effect of mulching with velvetbean. Biology and Fertility of Soils 39:438-445.

Ortiz-Ceballos, A., C. Fragoso, M. Equihua y G. G. Brown. 2005. Influence of food quality, soil moisture and the earthworm *Pontoscolex corethrurus* on growth and reproduction of the tropical earthworm *Balanteodrilus pearsei*. Pedobiologia 49:89-98

Ortiz-Ceballos, A., C. Fragoso y G. G. Brown. 2007. Synergistic effect of a tropical earthworm *Balanteodrilus pearsei* and velvetbean *Mucuna pruriens* var. *utilis* on maize growth and crop production. Applied Soil Ecology 35:356-362.

Pérez-Losada, M., J. W. Breinholt, P. G. Porto, M. Aira y J. Domínguez. 2011. An earthworm riddle: systematics and phylogeography of the Spanish lumbricid *Postandrilus*. PLoS ONE 6(11): e28153.

Reynolds, J. W. 1994. Earthworms of the world. Global Biodiversity 4:11-16.

Reynolds, J. W. y D. G. Cook. 1976. Nomenclatura Oligochaetologica: a catalogue of names, descriptions and type specimens of the Oligochaeta. University of New Brunswick, Fredericton. 217 p.

Reynolds, J. W. y D. G. Cook. 1981. Nomenclatura Oligochaetologica: Supplementum Primum. University of New Brunswick, Fredericton. 39 p.

Reynolds, J. W. y D. G. Cook. 1989. Nomenclatura oligochaetologica: supplementum secundum. University of New Brunswick, Fredericton. 37 p.

Reynolds, J. W. y D. G. Cook. 1993. Nomenclatura oligochaetologica: supplementum tertium. Lindsey, Blewett Press. 37 p.

Rosas-Medina, M. A., F. de León-González, A. Flores-Macías, F. Payán-Zelaya, F. Borderas-Tordesillas, F. Gutiérrez-Rodríguez y C. Fragoso-González**.** 2010. Effect of tillage, sampling date and soil depth on earthworm population on maize monoculture with continuous stover restitutions. Soil & Tillage Research 108:37-42.

Rossi, J. P., E. Huerta, C. Fragoso y P. Lavelle. 2006. Soil properties inside earthworm patches and gaps in a tropical grassland (La Mancha, Veracruz, Mexico). European Journal of Soil Biology 41:284-288.

Stephenson, J. 1930. The Oligochaeta. Oxford University, Clarendon Press. 978 p.

Struck, T. H., N. Schult, T. Kusen, E. Hickman, C. Bleidorn, D. McHugh y K. M. Halanych. 2007. Annelid phylogeny and the status of Sipuncula and Echiura. BMC Evolutionary Biology 7:57.

Zrzavý, J., P. Ríha, L. Piálek y J. Janouskovec. 2009. Phylogeny of Annelida (Lophotrochozoa): total-evidence analysis of morphology and six genes. BMC Evolutionary Biology 9:189.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S208-S219, 2014
DOI: 10.7550/rmb.38758

Biodiversidad de crustáceos decápodos (Crustacea: Decapoda) en México

Biodiversity of decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda) in Mexico

Fernando Álvarez[1✉], José Luis Villalobos[1], Michel E. Hendrickx[2], Elva Escobar-Briones[3], Gabino Rodríguez-Almaraz[4] y Ernesto Campos[5]

[1]*Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Unidad Académica Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 811, 82000 Mazatlán, Sinaloa, México.*
[3]*Unidad Académica Ecología Marina, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.*
[4]*Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León. Av. Universidad s/n, Ciudad Universitaria, 66451 San Nicolás de los Garza, Nuevo León, México.*
[5]*Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de Baja California. Apartado postal 263, 22800 Ensenada, Baja California, México.*
✉ *falvarez@ib.unam.mx*

Resumen. Se presenta una breve sinopsis sobre las características de los crustáceos decápodos y sobre las propuestas recientes de su clasificación. Sobre la base de una compilación exhaustiva de los registros de crustáceos decápodos en México, se estableció un listado de estas especies para las regiones continental, del Caribe, del golfo de México y del Pacífico mexicano. En total se contabilizaron 1 775 especies distribuidas en 537 géneros y 115 familias. Se estima que la fauna de decápodos de México representa el 11.9% del total mundial. Las familias con mayor riqueza son Alpheidae (7.4%) y Palaemonidae (5.5%), mientras que un total de 23 familias cuentan con una sola especie conocida en México. Del total, 1 597 especies (89.9%) son marinas y 178 dulceacuícolas (10.1%); de las especies marinas 46.7% se encuentran en el Pacífico, 31.4% en el golfo de México y 21.8% en el Caribe, habiendo un número importante que se distribuye en más de una de estas regiones. Debido al hecho de que la fauna marina de crustáceos decápodos de México es, en general, compartida con algunos otros países vecinos, el nivel de endemismo es relativamente bajo. Por el contrario, en el caso de la fauna de aguas dulces, se observa un nivel de endemismo muy alto; por ejemplo, en los cangrejos de agua dulce y acociles. Basados en proyecciones de otros autores se estima que se conocen actualmente sólo la mitad de las especies de crustáceos decápodos que hay en México.

Palabras clave: crustáceos decápodos, catálogo de especies, diversidad.

Abstract. A brief synopsis on the characteristics of decapod crustaceans and on recent classification proposals is presented. Through an exhaustive compilation of decapod crustacean records from Mexico, a species list was built for the continental, Caribbean, Gulf of Mexico and Pacific regions. A total of 1 775 species was obtained in 537 genera and 115 families. The Mexican decapod fauna represents 11.9% of the world's total. The most species rich families are Alpheidae (7.4%) and Palaemonidae (5.5%), while a total of 23 families have only one known species in Mexico. Out of the total number of species, 1 597 (89.9%) are marine and 178 freshwater (10.1%); in turn, 46.7% of the marine species occur in the Pacific , 31.4% in the Gulf of Mexico and 21.8% in the Caribbean, with an important proportion of species occurring in more than one of these regions. Due to the fact that the marine decapod fauna of Mexico is, in general, shared with neighboring countries levels of endemism are low. In contrast, there is a very high level of endemism in the freshwater fauna, considering for example freshwater crabs and crayfishes. Based on projections proposed by other authors it is estimated that we now know only half of the species of decapods that occur in Mexico.

Key words: decapod crustaceans, species catalogue, diversity.

Recibido: 28 mayo 2013; aceptado: 23 julio 2013

Introducción

Los crustáceos se reconocen dentro de los artrópodos por tener un cuerpo con una cabeza con 5 segmentos y un tronco postcefálico multisegmentado que puede estar divido, con muchas variaciones, en tórax y abdomen, pueden presentar un caparazón, apéndices multiarticulados uni o birrámeos, con glándulas excretoras nefridiales en las antenas y las maxilas, mandíbulas multiarticuladas, respiración cutánea, branquial e inclusive "pulmonar" como en algunas formas semiterrestres, sistema excretor nefridial, sistema digestivo con ciegos gástricos y presencia de una larva nauplio con los ojos nauplio fusionados (Brusca y Brusca, 2003; Edgecombe, 2010). Dentro de la gran variedad de planes estructurales que se presentan en las 5 clases de Crustacea, en la clase Malacostraca se incluye a organismos cuyo arreglo corporal consiste en: un caparazón bien desarrollado que puede estar reducido secundariamente, un total de 19 segmentos (cabeza 5, tórax 8, abdomen 6), 0 a 3 maxilípedos, anténulas simples o divididas en 2 o 3 flagelos, antenas uni o birrámeas, ojos compuestos que pueden estar secundariamente reducidos, 5 pares de apéndices abdominales, 1 par de urópodos y los poros genitales se encuentran en la tercera somita torácica en hembras y en la quinta en machos (McLaughlin, 1980; Brusca y Brusca, 2003). La clase Malacostraca (*sensu* Martin y Davis, 2001) se ha organizado en 3 subclases: Phyllocarida que incluye a los leptostráceos que presentan 7 segmentos abdominales y apéndices torácicos birrámeos no especializados; Hoplocarida, en donde se ubica a los camarones mantis o estomatópodos, que tienen los 5 primeros pares de apéndices torácicos subquelados, sobresaliendo el segundo par como un fuerte apéndice usado para atacar presas; y Eumalacostraca, en donde no se presentan los 5 primeros pares de apéndices torácicos subquelados, con una amplia diversidad de formas. Esta subclase está organizada en 3 superórdenes que contienen 14 órdenes: Syncarida a Bathynellacea y Anaspidacea; Peracarida a Spelaeogriphacea, Thermosbaenacea, Lophogastrida, Mysida, Mictacea, Amphipoda, Isopoda, Tanaidacea y Cumacea; y Eucarida a Euphausiacea, Amphionidacea y Decapoda. Cabe mencionar que este mismo arreglo ha sido adoptado recientemente por Ahyong et al. (2011). En particular los decápodos se caracterizan por tener de los 8 pares de apéndices torácicos 3 pares modificados como maxilípedos, que son apéndices asociados con la cavidad bucal que sirven para manipular el alimento y crear corrientes de agua que bañan las cámaras branquiales, y 5 pares de apéndices libres con funciones ambulatorias o de locomoción; de ahí deriva el nombre de "decápodos". De estos 5 pares de apéndices, del primer al tercer pares pueden estar quelados o no (McLaughlin, 1980).

El grupo de los decápodos incluye a las formas más comunes y fáciles de identificar como crustáceos, que son los camarones, los langostinos, las langostas y los cangrejos (Fig. 1). Dentro de esta variedad morfológica se encuentran especies marinas, dulceacuícolas y semiterrestres. Una característica común a todos los decápodos es un caparazón que cubre las branquias, formando cámaras branquiales con diferentes grados de especialización. El cubrir a las branquias con el caparazón y modificar los 3 primeros apéndices torácicos como maxilípedos para regular la pérdida de agua por los canales branquiales eferentes que abren dentro de la cavidad bucal, ha permitido a los cangrejos braquiuros adaptarse a ambientes contrastantes, incluyendo el semiterrestre (Wolvekamp y Waterman, 1960).

Los 2 patrones morfológicos principales dentro de los decápodos son el de "camarón" y el de "cangrejo". En el primero se tiene un caparazón que cubre la cabeza y el tórax, formando el cefalotórax dejando a menudo un surco cervical que evidencia la línea de fusión, y un abdomen libre extendido posteriormente con pleópodos bien desarrollados utilizados para la natación; el cuerpo está comprimido lateralmente. El segundo patrón morfológico principal es el de cangrejo, en donde el caparazón se ha ensanchado y el abdomen se ha reducido para plegarse por debajo del caparazón. Entre estos 2 patrones principales existen formas que podrían concebirse como "intermedias", que corresponderían a los cangrejos "imperfectos" del infraorden Anomura; algunos ejemplos son los cangrejos porcelánidos y las langostillas de la superfamilia Galatheoidea o los cangrejos ermitaños de la superfamilia Paguroidea. El proceso de transformación entre el tipo "camarón" y el tipo "cangrejo" es quizá todavía demasiado complejo para poder ser dilucidado, puesto que hay que usar principalmente formas actuales para encontrar el camino evolutivo que se ha seguido. Sin embargo, para explicar la braquiurización (Stevcic, 1971) o carcinización (McLaughlin y Lemaitre, 1997) se han confeccionado hipótesis que parten de formas afines a los cangrejos paguroideos para llegar a los cangrejos verdaderos.

El tipo y arreglo de las branquias en los decápodos es importante para los esquemas de clasificación. Se tienen 3 tipos básicos: la dendrobranquia, que a partir de un tronco desarrolla 2 ramas que producen un arreglo radial de filamentos; la tricobranquia, que presenta ramas de filamentos en varias series a lo largo del tronco y la filobranquia que presenta pares de proyecciones aplanadas que salen del tronco central. Las branquias se clasifican también por su posición como: pleurobranquia, sujeta a la pared del cuerpo; artrobranquia, sujeta a la articulación entre la coxa y el cuerpo; y podobranquia si está sujeta a la

Figura 1. Formas representativas de los Decapoda: A, Grapsidae, *Grapsus grapsus*; B, Coenobitidae, *Coenobita compressus*; C, Sesarmidae, *Armases americanum*; D, Cambaridae, *Procambarus cuetzalanae*.

coxa (Holthuis, 1993). La fórmula branquial es importante para la delimitación de grupos e identificación de taxa supraespecíficos.

Los tipos de reproducción en los decápodos son muy variados. La mayoría de las especies son gonocóricas, un número reducido de especies de camarones carideos son hermafroditas simultáneos (Bauer y Holt, 1998), y otros camarones carideos y pandálidos pueden ser hermafroditas secuenciales tanto protándricos como protogínicos, (Alonso et al., 2010). Recientemente se ha encontrado un par de especies de acociles de la familia Cambaridae que son partenogenéticas (Scholtz et al., 2003; Buric et al., 2011). Las gónadas tienen 2 lóbulos laterales y se dice que son pareadas. En ambos sexos y tanto en camarones como en cangrejos son dorsales al tubo digestivo y tienden a desarrollarse anterior y posteriormente cuando los organismos son reproductivos. En los machos los testículos conectan a través de un conducto deferente a la coxa del quinto par de pereiópodos en donde se encuentra el gonoporo. En las hembras, los lóbulos del ovario conectan a través de oviductos a las coxas del tercer par de pereiópodos en donde está el gonoporo. En especies evolucionadas los gonoporos migran al esternito del respectivo pereiópodo. En los camarones del suborden Dendrobranchiata, (e. g., peneidos) las hembras después del apareamiento ovipositan al medio acuático. En los camarones carideos y en los cangrejos, después del apareamiento, que puede ser un amplexo o una verdadera cópula, los huevos desovados se quedan adheridos a los pleópodos de las hembras que los llevan durante todo el desarrollo embriológico hasta la eclosión (Bliss, 1982; Brusca y Brusca, 2003; Bauer, 2004).

La clasificación de los decápodos que aquí se sigue es la propuesta por De Grave et al. (2009). Sin embargo, se consideraron algunos aspectos de las clasificaciones propuestas por Martin y Davis (2001), Ng et al. (2008), Ahyong (2009), Ahyong et al. (2010), Boyko y McLaughlin (2010), Chan (2010), McLaughlin et al. (2010a, 2010b), Osawa y McLaughlin (2010), Schnabel y Ahyong (2010) y Ahyong et al. (2011), y del arreglo que presentaron Felder et al. (2009). En general, se ha visto que en los últimos 10 años el número de familias ha aumentado de manera sensible básicamente por re-arreglos de grupos preexistentes, más que por descripción de taxa nuevos. Se está dando una tendencia en la cual las tribus y subfamilias son elevadas a familias y se crean "superfamilias" para agrupar familias similares, a veces con muy poco sustento (Ng et al., 2008). Dos de los casos más evidentes son los nuevos esquemas de los cangrejos majoideos y xantoideos que se clasificaban previamente en 2 familias pero ahora son agrupados en 6 y 3 familias, respectivamente. A diferencia de la clasificación de Ahyong et al. (2011), la de De Grave et al. (2009) para decápodos es particularmente útil pues muestra qué géneros quedan incluidos en cada familia y, quizá con un enfoque más conservador, presenta un mayor número de géneros en cada familia.

Se construyó un listado con todos los registros de crustáceos decápodos que se tienen en la literatura sobre México y se añadieron registros no publicados que se extrajeron de colecciones biológicas como: la Colección Nacional de Crustáceos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM); la Colección Regional de Invertebrados, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM; y la Colección de Artrópodos no Insectos de la Facultad de Biología, Universidad Autónoma de Nuevo León. Las principales publicaciones en las que se basa el listado de especies son: Hendrickx y Estrada-Navarrete (1989), Markham et al. (1990), Hendrickx (1993, 1995, 2005), Hendrickx y Harvey (1999), Wicksten y Hendrickx (2003), Briones-Fourzán et al. (2005), Rodríguez-Almaraz y Zavala-Flores (2005), Villalobos y Alvarez (2008, 2010), Felder et al. (2009), Ayón-Parente y Hendrickx (2010), Alvarez et al. (2011) y Hendrickx y Wicksten (2011).

Diversidad

Riqueza de especies. La compilación hecha para este estudio arroja para México un total de 1 775 especies clasificadas en 537 géneros y 115 familias de crustáceos decápodos, lo que representa el 11.9% del total de especies en el mundo y el 57.5% de la familias, del total presentado por Ahyong et al. (2011) (Cuadro 1).

De Grave et al. (2009) estimaron que había 14 756 especies de decápodos contenidos en 2 725 géneros, de las cuales 6 835 especies (46%) son cangrejos braquiuros. En la lista recopilada para este estudio tenemos que de las 1 775 especies de decápodos, 714 (40.3%) son cangrejos braquiuros, un porcentaje menor de lo que se esperaría si en México se tuviera una representación proporcional de la diversidad mundial. Hay 2 posibles explicaciones para que México tenga esta representación de cangrejos braquiuros

Cuadro 1. Estimaciones históricas del número de especies y familias dentro del orden Decapoda para el mundo

Fuente	*Núm. de especies*	*Núm. de familias*
Chace, 1951	8 321	72
Abele y Felgenhauer, 1982	9 060	105
De Grave et al., 2009	14 756	178
Ahyong et al., 2011	14 866	198

y de otros decápodos. Primero, puede ser que el muestreo no ha sido similar entre los grupos de decápodos que se han estudiado, lo que, combinado con que hay varias familias de camarones como Alpheidae o Palaemonidae que son muy diversas en México, arroja una proporción menor de especies de cangrejos. Segundo, como Ng et al. (2008) discuten, la fauna de cangrejos braquiuros marinos es más diversa en la región del Indo-Pacífico que en otras regiones del mundo, lo que se estaría reflejando en aguas mexicanas.

Distribución de la riqueza de especies. El total de 1 775 especies de decápodos se distribuye de la siguiente manera: marinas 1 597 (89.9%) y 178 dulceacuícolas (10.1%); en aguas del Pacífico 866 (48.6%); en el Pacífico y golfo de México 21 (1.3%); en el Pacífico, golfo de México y Caribe 20 (1.2%); en el golfo de México 287 (16.2%); en el golfo de México y Caribe 277 (15.6%); y en el Caribe 124 (7%). Es interesante notar que el componente caribeño dentro del golfo de México es de 298 especies o 49% del total del golfo de México; esto sugiere que a pesar de que ambos mares están conectados se conserva una proporción alta de especies propias de cada región.

Composición de la riqueza de especies. La familia con el mayor número de especies es Alpheidae con 132, o 7.4% del total, siendo una familia principalmente marina con una especie dulceacuícola, *Potamalpheops stygicola*, y una especie anquiahalina, *Yagerocaris cozumel*. Después está Palaemonidae con 98 especies, 62 marinas/estuarinas y 36 dulceacuícolas, Porcellanidae (80), Paguridae (80), Xanthidae (65), Diogenidae (64), Pseudothelphusidae (63), Pinnotheridae (62), Panopeidae (61), Epialtidae (58), Majidae (57), Cambaridae (56) e Hippolytidae (54). El resto de las familias tienen menos de 50 especies conocidas en México, y de éstas una cuarta parte (23 familias) están representadas por una sola especie: Procarididae, Agostocarididae, Alvinocarididae, Disciadidae, Rhynchocinetidae, Psalidopodidae, Bathypalaemonellidae, Anchistioididae, Parastacidae, Callianideidae, Ctenochelidae, Gourretiidae, Axianassidae, Strahlaxiidae, Homolodromiidae, Dynomenidae, Oregoniidae, Dairidae, Carpiliidae, Acidopsidae, Mathildellidae, Hexapodidae y Pilumnoididae.

Nivel de endemismo. Con respecto a las especies marinas el nivel de endemismo que se encuentra en aguas mexicanas es bajo debido a los patrones de distribución de la mayoría de las especies que abarcan hacia el norte regiones templadas o subtropicales en ambas costas de los Estados Unidos, o bien, son de afinidad tropical y se extienden hacia el sur hasta las costas de Sudamérica. Sin embargo, en el golfo de California el nivel de endemismo de los crustáceos decápodos es relativamente alto (Villalobos et al., 1992; Villalobos y Alvarez, 2002). En el caso de todos los decápodos, hasta principios de la década de 1990 se estimó un endemismo del orden de 22% en el caso del golfo norte, de 17% en el golfo central y de 11% en el golfo sur (Hendrickx, 1992). Correa-Sandoval y Rodríguez-Cortés (1998) estimaron un 24.3% de endemismo en anomuros para todo el golfo. Sin embargo, desde entonces el nivel de endemismo en el golfo ha variado conforme se han registrado fuera del golfo varias especies consideradas endémicas (e.g., *Plesionika carinirostris*) (Montagne y Cadien, 2001), o especies de fuera dentro del golfo (e.g., *Paeduma cylindraceum*) (Hendrickx y Visauta-Girbau, 2012). Estas variaciones, junto con la descripción de especies nuevas conocidas por el momento solamente del golfo de California, indican que es necesario revisar frecuentemente cual es la componente endémica de esta fauna. En 2005, por ejemplo, Hendrickx (2005) reportó un total de 625 especies para el golfo de California, de las cuales 94 (15%) eran endémicas.

En el golfo de México se tiene también un nivel muy bajo de endemismo. Felder et al. (2009) consideraron que de las 1007 especies de decápodos registradas para el golfo de México un 7% (70 especies) serían endémicas de esta región, pero no exclusivamente de aguas mexicanas. Destacan algunas especies que se creían endémicas de la parte mexicana del golfo de México como la jaiba prieta, *Callinectes rathbunae*, con una distribución desde aguas al sur de la desembocadura del río Bravo hasta el extremo este de la costa de Campeche; sin embargo, ahora ha sido registrada en la isla del Padre, Texas, EUA. Un caso similar es el del cangrejo *Platychirograpsus spectabilis* que sería endémico de las costas de Veracruz, Tabasco y Campeche, pero fue introducido en la bahía de Tampa, Florida, EUA (Schubart et al., 2002).

El nivel de endemismo en los grupos dulceacuícolas, en contraste, es muy alto. En la familia Atyidae, por lo menos 4 de 12 especies son endémicas de México. *Agostocaris bozanici*, el único representante de la familia Agostocarididae en México es endémico de la isla de Cozumel, Quintana Roo. En la familia Palaemonidae 21 de 83 especies, todas de agua dulce, son endémicas de México. En los acociles de la familia Cambaridae, 55 de 56 especies son endémicas de México, aunque faltaría verificar la posible distribución de algunas especies en Guatemala y Belice. Con respecto a los cangrejos de agua dulce, todas las especies que se distribuyen en México de las familias Trichodactylidae y Pseudothelphusidae son endémicas de nuestro país.

¿Cuántas especies faltan por describir? Para responder esta pregunta tenemos 2 fuentes de datos que muestran algunas tendencias. Primero, Martin y Davis (2006), al analizar la tendencia histórica en la descripción de crustáceos, muestran que para todo el subphylum en

general y para el orden Decapoda en particular, se tiene un incremento sostenido en la descripción de especies nuevas. La curva que describe el aumento en las especies de decápodos sigue hasta ahora con una pendiente constante desde mediados del siglo 19, con una tasa de descripción de especies del doble de la tasa para copépodos y casi de la mitad que la tasa para peracáridos (Martin y Davis, 2006) (Fig. 2). De acuerdo con Appeltans et al. (2012), el número estimado de especies de decápodos fluctuaría entre 21 000 y 24 000 especies, o sea aproximadamente entre 1.5 y 1.7 veces el número conocido actualmente. Otras estimaciones con otros grupos de crustáceos establecen que se encontrarán entre 2 y 4 veces más especies de las conocidas hasta ahora (Wittmann, 1999; Adamowicz y Purvis, 2005).

Una segunda aproximación es considerar que Álvarez et al. (1996) contabilizaron 1 410 especies de decápodos en 74 familias y estimaron que habría otras 470 especies comunes cuya presencia en México se podía inferir, para un total de 1 880 especies (Cuadro 2). A 17 años de distancia, en este estudio se registran 1 770 especies en 114 familias, representando un incremento total del 25% o de 21.1 especies más por año. Si asumimos, de manera conservadora pero totalmente especulativa, que el número total es 2 veces más (Wittmann, 1999; Appletans et al., 2012) que el conocido, entonces se encontrarían en México unas 3 540 especies de decápodos y describiendo 21 especies nuevas al año nos tomaría 84 años para alcanzar un conocimiento cercano al total de especies. Como referencia se presenta el cuadro 3 en el que se enlistan todas las familias registradas en México con el número de especies y géneros conocidos en México y en el mundo. Estas cifras servirán en el futuro como referencia para evaluar los avances y corregir las proyecciones sobre cómo avanza el conocimiento de los crustáceos decápodos en México.

Agradecimientos

El primer autor agradece al programa PAPIIT de la DGAP-UNAM el apoyo recibido a través del proyecto IN214910-3 y a la Unidad de Información sobre la Biodiversidad (UNIBIO) del Instituto de Biología, UNAM. MEH agradece a Mercedes Cordero por compilar información complementaria acerca de los registros en el Pacífico mexicano.

Cuadro 2. Estimaciones del número de especies y familias dentro del orden Decapoda para México

Fuente	*No. de especies*	*No. de familias*
Álvarez et al., 1996	1 410	74
Este estudio	1 770	114

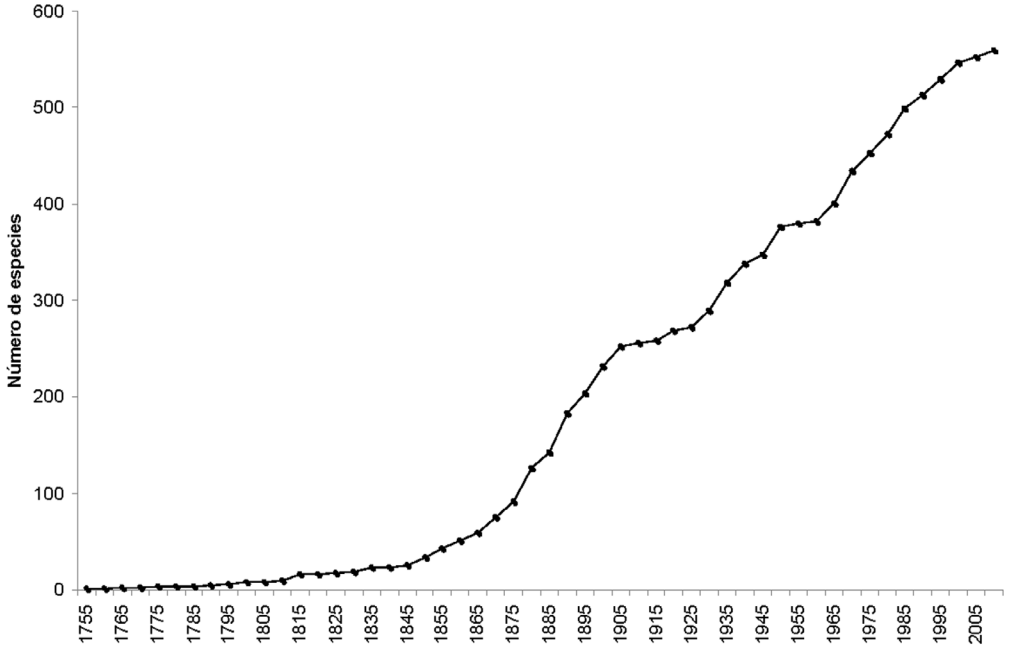


Figura 2. Curva acumulativa de descripción de especies de decápodos que se distribuyen en México, a partir de una muestra de 560 especies.

Cuadro 3. Número de especies y géneros por familia para México obtenidos en este estudio y para el mundo según Ahyong et al. (2011)

Familia	*# spp. en México*	*# spp. en el mundo*	*# de géneros en México*	*# de géneros en el mundo*
Aristeidae	5	26	5	9
Benthesicymidae	19	39	3	5
Penaeidae	32	222	10	32
Sicyoniidae	17	52	1	1
Solenoceridae	10	83	4	9
Luciferidae	2	7	1	1
Sergestidae	17	101	9	12
Spongicolidae	3	39	1	7
Stenopodidae	4	31	2	4
Procarididae	1	6	1	2
Pasiphaeidae	18	95	5	7
Oplophoridae	26	69	8	10
Atyidae	12	468	4	42
Agostocarididae	1	3	1	1
Alvinocarididae	1	25	1	8
Disciadidae	1	12	1	4
Nematocarcinidae	5	52	2	4
Rhynchocynetidae	1	25	1	2
Psalidopodidae	1	3	1	1
Stylodactylidae	2	34	2	5
Bathypalaemonellidae	1	11	1	2
Anchistioididae	1	3	1	1
Gnathophyllidae	3	14	2	4
Palaemonidae	98	967	24	137
Alpheidae	132	659	15	47
Barbouriidae	3	8	3	3
Hippolytidae	54	336	13	37
Ogyrididae	2	11	1	1
Processidae	16	68	4	4
Pandalidae	20	188	6	23
Crangonidae	20	219	9	23
Glyphocrangonidae	12	88	1	1
Nephropidae	7	54	4	14
Cambaridae	56	428	3	12
Parastacidae	1	165	1	15
Callianassidae	24	171	11	22
Callianideidae	1	4	1	2
Calocarididae	3	30	2	11
Ctenochelidae	1	10	1	1
Eiconaxiidae	4	26	1	1

Cuadro 3. Continúa

Familia	*# spp. en México*	*# spp. en el mundo*	*# de géneros en México*	*# de géneros en el mundo*
Gourretiidae	1	10	1	5
Axianassidae	1	8	1	1
Laomediidae	2	16	1	5
Upogebiidae	17	163	2	13
Axiidae	13	112	6	44
Strahlaxiidae	1	8	1	3
Polychelidae	8	37	6	6
Palinuridae	8	59	2	12
Scyllaridae	8	88	4	20
Chyrostylidae	6	276	2	5
Galatheidae	2	95	2	11
Munididae	26	395	2	20
Munidopsidae	33	250	4	4
Porcellanidae	80	277	13	30
Albuneidae	14	48	4	9
Blepharipodidae	2	6	2	2
Hippidae	7	27	2	3
Coenobitidae	2	19	1	2
Diogenidae	64	428	11	20
Lithodidae	12	121	7	10
Paguridae	80	542	18	75
Parapaguridae	10	76	5	10
Pylochelidae	2	41	2	10
Homolodromiidae	1	24	1	2
Dromiidae	9	124	3	41
Dynomenidae	1	19	1	5
Homolidae	2	65	2	14
Raninidae	11	39	5	12
Cyclodorippidae	5	49	3	10
Ethusidae	12	79	2	4
Bythograeidae	3	14	1	6
Calappidae	10	75	5	9
Cancridae	8	57	4	16
Aethridae	11	35	4	7
Leucosiidae	30	447	11	69
Epialtidae	58	375	24	81
Inachidae	21	204	8	39
Inachoididae	17	39	8	10
Oregoniidae	1	14	1	4
Majidae	57	194	13	47

Cuadro 3. Continúa

Familia	*# spp. en México*	*# spp. en el mundo*	*# de géneros en México*	*# de géneros en el mundo*
Parthenopidae	26	139	15	38
Atelecyclidae	4	24	3	6
Dairidae	1	1	1	1
Portunidae	39	307	9	23
Domeciidae	2	6	1	4
Trapeziidae	4	38	1	6
Carpiliidae	1	2	1	1
Acidopsidae	1	4	1	2
Chasmocarcinidae	4	35	1	9
Euryplacidae	6	33	4	10
Mathildellidae	1	22	1	5
Hexapodidae	1	21	1	13
Goneplacidae	2	67	2	16
Eriphiidae	3	8	2	2
Mennipidae	3	10	1	5
Oziidae	5	32	2	7
Panopeidae	61	84	18	26
Pilumnidae	24	349	4	63
Pilumnoididae	1	8	1	1
Pseudorhombilidae	11	13	7	10
Xanthidae	65	572	36	123
Cryptochiridae	4	46	3	20
Pinnotheridae	62	297	22	53
Ocypodidae	25	115	3	3
Ucididae	2	2	1	1
Palicidae	12	57	1	9
Gecarcinidae	6	19	3	6
Glyptograpsidae	2	3	2	2
Grapsidae	10	41	5	8
Plagusiidae	7	18	3	4
Sesarmidae	12	252	3	30
Varunidae	6	146	4	36
Trichodactylidae	5	49	2	15
Pseudothelphusidae	63	276	15	41

Literatura citada

Abele, L. G. y B. E. Felgenhauer. 1982. Decapoda. *In* Synopsis and classification of living organisms, S. P. Parker (ed.). McGraw-Hill Book Company. Nueva York. p. 296-326.

Adamowicz, S. J. y A. Purvis. 2005. How many branchiopod crustacean species are there? Quantifying the components of underestimation. Global Ecology and Biogeography 14:455-468.

Ahyong, S. T. 2009. The polychelidan lobsters: Phylogeny and systematics (Polychelida: Polychelidae). *In* Decapod crustacean phylogenetics, J. W. Martin, K. A. Crandall y D. L. Felder (eds.). CRC Press. Taylor y Francis Group. Boca Raton. p. 369-396.

Ahyong, S. T., K. Baba, E. MacPherson y G. C. B. Poore. 2010. A new classification of the Galatheoidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). Zootaxa 2676:57-68.

Ahyong, S. T., J. K. Lowry, M. Alonso, R. N. Bamber, G. A. Boxshall, P. Castro, S. Gerken, G. S. Karaman, J. W. Goy, D. S. Jones, K. Meland, D. C. Rogers y J. Svavarsson. 2011. Subphylum Crustacea Brünnich, 1772. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa 3148:165-191.

Alonso, P., J. L. Bortolini y F. Álvarez. 2010. Análisis discriminante aplicado a los grupos sexuales de *Potimirim mexicana*, camarón hermafrodita protándrico. Revista Mexicana de Biodiversidad 81S:187-192.

Álvarez, F., J. L. Villalobos y E. Lira. 1996. Decápodos. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. García-Aldrete y E. González (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 103-129.

Álvarez, F., J. L. Villalobos y S. Cházaro-Olvera. 2011. Camarones y cangrejos dulceacuícolas y marinos (Crustacea: Decapoda). *In* La biodiversidad en Veracruz, estudio de estado, A. Cruz-Angón (ed.). Conabio, México, D. F. p. 287-294.

Appeltans, W., S. T. Ahyong, G. Anderson, M. V. Angel, T. Artois, N. Bailly, R. Bamber, A. Barber, I. Bartsch, A. Berta, M. Błazewicz-Paszkowycz, P. Bock, G. Boxshall, C. B. Boyko, S. N. Brandao, R. A. Bray, N. L. Bruce, S. D. Cairns, T. Y. Chan, L. Cheng, A. G. Collins, T. Cribb, M. Curini-Galletti, F. Dahdouh-Guebas, P. J. F. Davie, M. N. Dawson, O. De Clerck, W. Decock, S. De Grave, N. J. de Voogd, D. P. Domning, C. C. Emig, C. Erseus, W. Eschmeyer, K. Fauchald, D. G. Fautin, S. W. Feist, C. H. J. M. Fransen, H. Furuya, O. Garcia-Alvarez, S. Gerken, D. Gibson, A. Gittenberger, S. Gofas, L. Gomez-Daglio, D. P. Gordon, M. D. Guiry, F. Hernandez, B. W. Hoeksema, R. R. Hopcroft, D. Jaume, P. Kirk, N. Koedam, S. Koenemann, J. B. Kolb, R. M. Kristensen, A. Kroh, G. Lambert, D. B. Lazarus, R. Lemaitre, M. Longshaw, J. Lowry, E. Macpherson, L. P. Madin, C. Mah, G. Mapstone, P. A. McLaughlin, J. Mees, K. Meland, C. G. Messing, C. E. Mills, T. N. Molodtsova, R. Mooi, B. Neuhaus, P. K. L. Ng, C. Nielsen, J. Norenburg, D. M. Opresko, M. Osawa, G. Paulay, W. Perrin, J. F. Pilger, G. C. B. Poore, P. Pugh, G. B. Read, J. D. Reimer, M. Rius, R. M. Rocha, J. I. Saiz-Salinas, V. Scarabino, B. Schierwater, A. Schmidt-Rhaesa, K. E. Schnabel, M. Schotte, P. Schuchert, E. Schwabe, H. Segers, C. Self-Sullivan, N. Shenkar, V. Siegel, W. Sterrer, S. Stohr, B. Swalla, M. L. Tasker, E. V. Thuesen, T. Timm, M. A. Todaro, X. Turon, S. Tyler, P. Uetz, J. van der Land, B. Vanhoorne, L. P. van Ofwegen, R. W. M. van Soest, J. Vanaverbeke, G. Walker-Smith, T. C. Walter, A. Warren, G. C. Williams, S. P. Wilson y M. J. Costello. 2012. The magnitude of global marine species diversity. Current Biology 22:2189-2202.

Ayón-Parente, M. y M. E. Hendrickx. 2010. Species richness and distribution of hermit crabs of the family Diogenidae (Crustacea: Decapoda: Anomura) in the eastern Pacific. Biology of Anomura III. Nauplius Public. especial 18:1-12.

Bauer, R. T. 2004. Remarkable shrimps: adaptations and natural history of the carideans. University of Oklahoma Press, Norman. 282 p.

Bauer, R. T. y G. J. Holt. 1998. Simultaneous hermaphroditism in the marine shrimp *Lysmata wurdemanni* (Caridea: Hippolytidae): an undescribed sexual system in decapod Crustacea. Marine Biology 132:223-235.

Bliss, D. E. 1982. Shrimps, lobsters and crabs. New Century Publ., Nueva Jersey. 242 p.

Boyko, C. B. y P. A. McLaughlin. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Part IV – Hippoidea. The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 23:139-151.

Briones-Fourzán, P., E. Lozano-Álvarez y L. V. Monroy-Velázquez. 2005. 7. Langostas Palinuroideas. *In* Camarones, langostas y cangrejos de la costa este de México, J. L. Hernández-Aguilera, J. A. Ruiz-Nuño, R. E. Toral-Almazán y V. Arenas-Fuentes (eds.). Econatura-Conabio, México D. F. p. 207-235.

Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 2003. Invertebrates. 2nd ed., Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass. 936 p.

Buric, M., M. Hulak, A. Kouba, A. Petrusek y O. Kozak. 2011. A successful crayfish invader is capable of facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. PloS ONE 6:e20281.

Chace, F. A. Jr. 1951. The number of species of decapod and stomatopod Crustacea. Journal of the Washington Academy of Sciences 41:370-372.

Chan, T. Y. 2010. Annotated checklist of the world's marine lobsters (Crustacea: Decapoda: Astacidea, Glypheidea, Achelata, Polychelida). The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 23:153-181.

Correa-Sandoval, F. y D. E. Rodríguez-Cortés. 1998. Análisis de la distribución geográfica de los anomuros (Crustacea: Decapoda) del Golfo de California, México. Journal of Biogeography 25:1133-1144.

De Grave, S., N. D. Pentcheff, S. T. Ahyong, T. Y. Chan, K. A. Crandall, P. C. Dworschak, D. L. Felder, R. M. Feldmann, C. H. J. M. Fransen, L. Y. D. Goulding, R. Lemaitre, M. E. Y. Low, J. W. Martin, P. K. L. Ng, C. E. Schweitzer, S. H. Tan, D. Tschudy y R. Wetzer. 2009. A classification of living and fossil genera of decapod crustaceans. The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 21:1-109.

Felder, D. L., F. Álvarez, J. W. Goy y R. Lemaitre. 2009. Chapter 57 – Decapoda (Crustacea) of the Gulf of Mexico, with comments on the Amphionidacea. *In* Gulf of Mexico – Its origins, waters, and biota, biodiversity, D. L. Felder y D. K. Camp (eds.). TAMU Press, College Station p. 1019-1104.

Hendrickx, M. E. 1992. Distribution and zoogeographic affinities of decapod crustaceans of the Gulf of California, Mexico. Proceedings of the San Diego Society of Natural History 20:1-11.

Hendrickx, M. E. 1993. Crustáceos decápodos del Pacífico

Mexicano. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio y CIQRO, México, D. F. p. 271-318.

Hendrickx, M. E. 1995. Checklist of lobster-like decapod crustaceans (Crustacea: Decapoda: Thalassinidea, Astacidea and Palinuridea) from the eastern tropical Pacific. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología 66:151-163.

Hendrickx, M. E. 2005. Crustacea 6. Decapoda: Dendrobranchiata, Caridea, Palinura, Anomura and Brachyura. *In* A distributional checklist of the macrofauna of the Gulf of California, Mexico. Part I. Invertebrates, M. E. Hendrickx, R. C. Brusca y T. L. Findley (eds.). Tuscon: Arizona-Sonora Desert Museum. p. 159-194.

Hendrickx, M. E. y A. W. Harvey. 1999. Checklist of anomuran crabs (Crustacea: Decapoda) from the Eastern Tropical Pacific. Belgian Journal of Zoology 129:327-352.

Hendrickx, M. E. y F. D. Estrada-Navarrete. 1989. A checklist of the species of pelagic shrimps (Penaeoidea and Caridea) from the eastern Pacific, with notes on their geographic and depth distribution. CalCOFi Reports 30:104-121.

Hendrickx, M. E. y M. K. Wicksten. 2011. New distribution ranges and records of Caridean shrimps (Crustacea: Decapoda: Caridea) from the west coast of Mexico. Hidrobiológica 21:26-33.

Hendrickx, M. E. y E. Visauta-Girbau. 2013. New record and description of the male gonopods of *Paeduma cylindraceum* (Bell, 1859) (Decapoda: Brachyura: Hexapodidae). Zoosystema 35(1):89-96.

Holthuis, L. B. 1993. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (Crustacea, Decapoda) with an appendix on the order Amphionidacea. Nationaal Natuurhistorisch Museum. Leiden, The Netherlands. 328 p.

Markham, J. C., F. E. Donath-Hernández, J. L. Villalobos-Hiriart y A. Cantú. 1990. Notes on the shallow-water marine Crustacea of the Caribbean coast of Quintana Roo, Mexico. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología 61:405-446.

Martin, J. W. y G. E. Davis. 2001. An updated classification of the recent Crustacea. Science Series, Natural History Museum of Los Angeles County 39:1-124.

Martin, J. W. y G. E. Davis. 2006. Historical trends in crustacean systematics. Crustaceana 79:1347-1368.

McLaughlin, P. A. 1980. Comparative morphology of recent Crustacea. W. H. Freeman and Co., San Francisco. 177 p.

McLaughlin, P. A. y R. Lemaitre. 1997. Carcinization in the Anomura – fact or fiction? 1. Evidence from adult morphology. Contributions to Zoology 67:79-123.

McLaughlin, P. A., R. Lemaitre y K. A. Crandall. 2010a. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Part III – Aegloidea. The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 23:131-137.

McLaughlin, P. A., T. Komai, R. Lemaitre y D. L. Rahayu. 2010b. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Part I – Lithodoidea, Lomisoidea and Paguroidea. The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 23:5-107.

Montagne, D. E. y D. B. Cadien. 2001. Northern range extensions into the Southern California Bight of ten decapod Crustacea related to the 1991/92 and 1997/98 El Niño events. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 100:199-211.

Ng, P. J. L., D. Guinot y P. J. F. Davie. 2008. Systema Brachyurorum: part I. An annotated checklist of extant brachyuran crabs of the world. The Raffles Bulletin of Zoology 17:1-286.

Osawa, M. y P. A. McLaughlin. 2010. Annotated checklist of anomuran decapod crustaceans of the world (exclusive of the Kiwaoidea and families Chirostylidae and Galatheidae of the Galatheoidea). Part II – Porcellanidae. The Raffles Bulletin of Zoology, Supl. 23:109-129.

Rodríguez-Almaraz, G. A. y J. C. Zavala-Flores. 2005. 9. Cangrejos ermitaños. *In* Camarones, langostas y cangrejos de la costa este de México, J. L. Hernández-Aguilera, J. A. Ruiz-Nuño, R. E. Toral-Almazán y V. Arenas-Fuentes (eds.). Econatura- Conabio, México, D. F. p. 263-335.

Schnabel, K. E. y S. T. Ahyong. 2010. A new classification of the Chirostyloidea (Crustacea: Decapoda: Anomura). Zootaxa 2687:56-64.

Scholtz, G., A. Braband, L. Tolley, A. Reimann, B. Mittmann, C. Lukhaup, F. Steuerwald y G. Vogt. 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish. Nature 421:806.

Schubart, C. D., J. A. Cuesta y D. L. Felder. 2002. Glyptograpsidae, a new brachyuran family from Central America: larval and adult morphology, and a molecular phylogeny of the Grapsoidea. Journal of Crustacean Biology 22:15-27.

Stevcic, Z. 1971. The main features of brachyuran evolution. Systematic Biology 20:331-340.

Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2008. Los cangrejos de la familia Pseudothelphusidae (Decapoda: Brachyura: Eubrachyura) de México, con un apéndice de las especies citadas para América hasta el 2006. *In* Crustáceos de México: estado actual de su conocimiento, F. Álvarez y G. Rodríguez-Almaraz (eds.). Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey. p. 239-300.

Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2002. Distribution of intertidal non-brachyuran decapods from the Gulf of California islands and its biogeographical implications. *In* Modern approaches to the study of Crustacea, E. Escobar-Briones y F. Álvarez (eds.). Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York. p. 241-252.

Villalobos, J. L. y F. Álvarez. 2010. Phylogenetic analysis of the Mexican freshwater crabs of the tribe Pseudothelphusini (Decapoda: Brachyura: Pseudothelphusidae). Zoological Journal of the Linnean Society 160:457-481.

Villalobos, J. L. A. Cantú, M. D. Valle, P. Flores, E. Lira y J. C. Nates. 1992. Distribución espacial y consideraciones zoogeográficas de los crustáceos decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México. Proceedings of the San Diego Society of Natural History 11:1-13.

Wicksten, M. K. y M. E. Hendrickx. 2003. An updated checklist of benthic marine and brackish water shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Stenopodidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific. Contributions to the Study of East Pacific Crustaceans 2:49-76.

Wittmann, K. J. 1999. Global biodiversity in the Mysidacea, with notes on the effects of human impact. *In* Crustaceans and the biodiversity crisis, F. R. Schramm y J. C. von Vaupel Klein (eds.). Proceedings of the Fourth International Crustacean Congress, Amsterdam. p. 511-525.

Wolvekamp, H. P. y T. H. Waterman. 1960. Respiration. *In* The physiology of Crustacea, Vol. 1. Metabolsim and growth, T. H. Waterman (ed.). Academic Press, Nueva York, San Francisco, Londres. p. 35-100.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S220-S231, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32713

Biodiversidad de Collembola (Hexapoda: Entognatha) en México

Biodiversity of Collembola (Hexapoda: Entognatha) in Mexico

José G. Palacios-Vargas✉

Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 México, D. F.
✉ *troglolaphysa@hotmail.com*

Resumen. Se hace una breve evaluación de la importancia del grupo en los distintos ecosistemas. Se describen los caracteres morfológicos más distintivos, así como los biotopos donde se encuentran y su tipo de alimentación. Se hace una evaluación de la biodiversidad, encontrando que existen citados más de 700 taxa, muchos de ellos a nivel genérico, de 24 familias. Se discute su distribución geográfica por provincias biogeográficas, así como la diversidad de cada estado. Se presentan cuadros con la clasificación ecológica con ejemplos mexicanos; se indican las familias y su riqueza a nivel mundial y nacional, así como la curva acumulativa de especies mexicanas por quinquenio.

Palabras clave: Collembola, biodiversidad, distribución, ecología, acumulación de especies.

Abstract. A brief assessment of the importance of the group in different ecosystems is done. A description of the most distinctive morphological characters, as well as biotopes where they live is included. An evaluation of their biodiversity is presented; finding that more than 700 taxa have been cited, many of them at the generic level, in 24 families. Their geographical distribution is discussed and the state richness is pointed out. Tables of ecological classification applied to Mexican species are given. Families and their richness at global and national level are included. The cumulative curve of the Mexican species described every five years is given.

Key words: Collembola, biodiversity, distribution, ecology, species accumulation.

Introducción

Los colémbolos son pequeños hexápodos, parientes de los insectos pero sin alas (ahora considerados como una clase separada), que miden en promedio 2 mm de longitud (entre 200 micras y 10 mm), son comunes y abundantes en diferentes ambientes, y con frecuencia se registran densidades hasta de más de 100 000 ind/ m^2 de suelo (Hopkin, 1997, 2002). En el dosel de las selvas puede haber más de un millón de ejemplares por 100 m^2 (Palacios-Vargas y González, 1995).

En su conjunto, estos animales habitan en muchos lugares del mundo, ya que su alta capacidad de dispersión les ha permitido conquistar diferentes ecosistemas con climas extremos tales como los desiertos y las regiones polares (Hopkin, 2002), así como también las zonas tropicales y templadas. Los ambientes en los que siempre se hallan son: el suelo hasta 1.5 m de profundidad, la hojarasca presente en el piso de los bosques, en los musgos, en las cortezas de los árboles, en los estanques de agua temporales o permanentes, ríos y lagos, guano de murciélagos, en cuevas y en plantas que crecen arriba de los árboles (epífitas). Son frecuentes en nidos de insectos sociales, aves y mamíferos (Hopkin, 1998; Palacios-Vargas, 2000; Cutz-Pool et al., 2007). Los únicos ambientes que poco han podido colonizar son las aguas profundas y el mar abierto; sin embargo, el litoral marino, rocoso o arenoso tiene una gran abundancia de colémbolos.

Importancia. Los colémbolos juegan un importante papel funcional en los procesos de descomposición de la materia vegetal muerta, del ciclo de nutrientes y ayudan en la formación de las características del suelo (Cassagne et al., 2003). Sus heces tienen influencia en los procesos húmicos. También intervienen en la dispersión de esporas de hongos y de bacterias. Además son relevantes porque son el alimento de muchos insectos, en particular hormigas y escarabajos, así como numerosos ácaros depredadores, arañas y algunos vertebrados como aves, ranas y peces.

La mayoría de ellos se alimenta de hongos, esporas o de material vegetal en descomposición. También hay algunas especies que ingieren gusanos redondos (nemátodos), algunos microorganismos como los rotíferos, tardígrados, otros colémbolos (Palacios-Vargas y Vidal-Acosta, 1994) y ácaros (Castaño-Meneses et al., 2004). Muy pocas especies de colémbolos son plagas de la alfalfa, hongos, tomate

Recibido: 15 agosto 2012; aceptado: 28 marzo 2013

y caña de azúcar. Hay registros inéditos de colémbolos que se alimentan de tejidos en descomposición de *Agave tequilana* en Jalisco, así como del apio y otras hortalizas de Xochimilco. Los pocos registros que existen sobre sus ataques y daños producidos a humanos, son erróneos; sin embargo en México algunos miembros de la familia Entomobryidae (*Seira* sp.) pueden ser tan abundantes en ciertas épocas que invaden casas y tiendas de campaña.

En la composta tienen gran relevancia en los procesos de descomposición de la materia, donde algunas especies tienen una notoria abundancia (Mejía-Recamier y Palacios-Vargas, 2008); sin embargo, aún existen pocos trabajos para evaluar su participación en estos procesos a nivel mundial.

Descripción morfológica del grupo. El cuerpo de los Collembola está cubierto de sedas y con frecuencia de escamas y tricobotrias, se divide en 3 regiones: *a)* cabeza con un par de antenas con 4 artejos (a veces subdivididos o anillados y con numerosas sedas y sensilas) y 8 corneolas a cada lado de la cabeza; algunas especies cavernícolas o de suelos profundos carecen por completo de ojos. Entre las corneolas y las antenas puede existir un órgano postantenal formado por una o numerosas vesículas. Las piezas bucales, mandíbulas y maxilas, están dentro de la cavidad bucal y pueden estar adaptadas para masticar o para picar y chupar sus alimentos; *b)* tórax, conformado por 3 segmentos, cada uno lleva un par de patas; las patas están formadas por: precoxa, coxa, trocánter, fémur y tibiotarso cuyo ápice tiene un pretarso con 1-2 sedas, un ungues y por lo general un apéndice empodial. El tibiotarso de muchos géneros tiene sedas capitadas llamadas "tenent hairs". En varias familias el pronoto está reducido y carece de sedas; *c)* abdomen, que puede ser deprimido, o comprimido como pequeños camarones y constituido por 6 segmentos, algunos de ellos pueden estar fusionados dependiendo de las familias (Hopkin, 1997, 2002). El abdomen lleva un tubo ventral (colóforo) en el primer segmento, un retináculo en el tercero que le sirve para fijar la fúrcula cuando está en reposo, la fúrcula en el cuarto —la fúrcula está formada por una parte basal llamada manubrio, un par de dentes en cuyo ápice está un mucrón en cada uno de ellos—, la abertura genital en el quinto y la abertura anal en el sexto. La fúrcula les sirve para brincar y librarse de sus depredadores (Fig. 2). El nombre de Collembola se deriva de la palabra griega "colla" que significa pegamento y "embolon", pistón o tubo. Este característico tubo ventral del grupo o colóforo, es un tubo pegajoso de origen apendicular, que ellos usan para adherirse a las superficies lisas y es su carácter más distintivo (Fig. 2).

Otra estructura típica del grupo es la fúrcula, pero su desarrollo varía y las formas que viven en suelos profundos

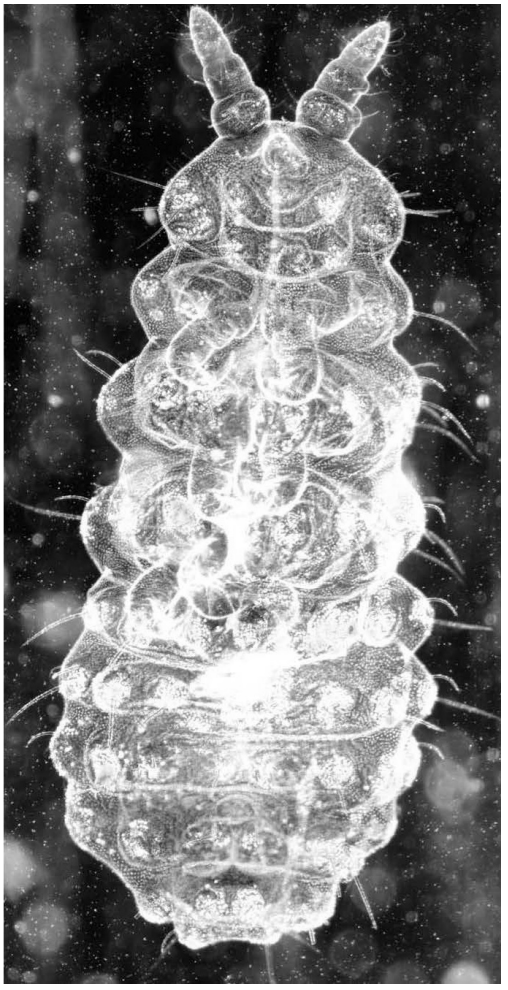


Figura 1. Orden Poduromorpha.

han perdido la capacidad de brincar y carecen de ella. Los colémbolos pueden ser blancos, azules, grises, rojos, amarillos y varios son multicolores. Su cuerpo puede ser alargado (Figs. 1, 2), o globoso (Figs. 3, 4) y eso depende del grupo al que pertenecen y el ambiente en que viven. La mayoría respira por medio de la cutícula y pocas especies tienen traqueas.

Tallas. Si bien es cierto que en promedio, los colémbolos miden 2 mm de longitud, algunos de ellos pueden ser diminutos como los representantes de la familia Tullbergiidae que pueden medir menos de 200 micras y los de mayor talla llegan hasta poco más de 1 cm como *Tetrodontophora bielanensis* (Onychiuridae) de Europa central o los *Holacanthella* (Neanuridae) de Nueva Zelanda y zonas cercanas.

Hábitats. Los colémbolos como grupo tienen una distribución cosmopolita; sin embargo, algunos géneros están limitados a distintos biotopos y zonas biogeográficas.

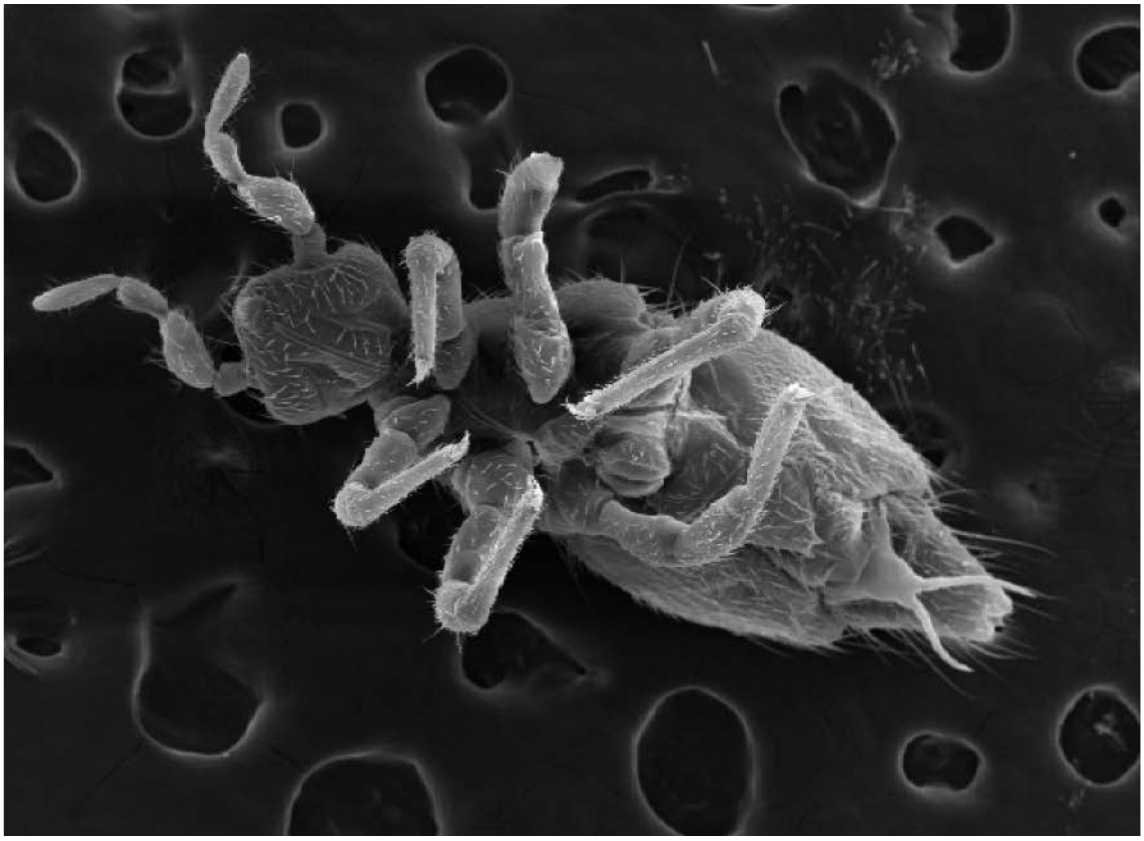


Figura 2. Orden Entomobryomorpha.

Anteriormente, se pensaba que siempre estaban vinculados al suelo y la horajasca con cierta humedad, pero actualmente se sabe que viven en diferentes ecosistemas con climas extremos tales como los desiertos y las regiones polares (Hopkin, 2002). Están desde el nivel del mar hasta más de 7 000 m de altitud. Se les encuentra prácticamente en todos los biotopos: suelo, hojarasca, musgos, hepáticas, hongos, cortezas de árboles, troncos en descomposición, guano de murciélagos y otros biotopos cavernícolas, plantas epífitas, dosel de las selvas, ríos y lagos. Son frecuentes en nidos de insectos sociales, aves y mamíferos (Hopkin, 1998; Palacios-Vargas, 2000) y hasta en el litoral marino y si bien no han colonizado las aguas profundas y el mar abierto, algunos utilizan las corrientes marinas para su dispersión. Pueden sobrevivir en la nieve y junto a los glaciares.

Los Collembola son panfitófagos y se pueden alimentar de materia orgánica en descomposición, como troncos, excremento y cadáveres de otros animales; sin embargo, la mayoría ingiere polen, algas, esporas y micelios de hongos, por lo que son considerados detritívoros y tienen importancia en los procesos de degradación. Pocas especies son carnívoras como muchas *Friesea* e *Isotoma*, que se pueden alimentar de Nematoda, Tardigrada y Rotifera (Palacios-Vargas y Vidal-Acosta, 1994). También dependiendo de las condiciones del nicho ecológico, su preferencia alimenticia puede variar. Por ejemplo, se ha observado que los que viven en *Tillandsia violacea* (Bromeliacea) comen detritus, algas, diatomeas y bacterias, pero cuando hay problaciones abundantes de ácaros (Astigmata y Prostigmata), *Ptenothrix marmorata* se puede alimentar de ellos, y *Seira purpurea* también se puede alimentar de otros Collembola que viven en las bromeliáceas (Castaño-Meneses et al., 2004). Sus piezas bucales por lo general son masticadoras, pero algunos pueden tener hábitos alimenticios especializados, como los *Brachystomella* con maxilas cuadradas para romper esporas; muchos Neanuridae tienen mandíbulas y maxilas estiletiformes para alimentarse de los jugos de las hifas fungales. Sólo los miembros de *Microgastrura* en la familia Hypogastruridae, tienen piezas bucales adaptadas para picar las hifas y micelos de los hongos (Vázquez y Palacios-Vargas, 1996), en todos los demás géneros de la familia son masticadoras. Los que viven en litorales

marinos como *Isotogastrura* y *Archisotoma* se alimentan de algas y bacterias que filtran con las largas barbillas de sus lamelas maxilares.

Sistemática. Desde hace tiempo se considera a los colémbolos como una clase separada, con distintos argumentos, tanto morfológicos, como evidencias de análisis de biología molecular. Regier y Shultz (2011) hacen una propuesta de su posición con base en un análisis filogenómico de secuencias nucleares de proteínas. Bellinger et al. (2012) consideran que existen 4 órdenes dentro de esta clase: Poduromorpha, Entomobryiomorpha, Neelipleona y Symphypleona.

Los Poduromorpha tienen el cuerpo alargado, con tórax y primeros segmentos abdominales separados por suturas dorsales. Con protórax claramente visible dorsalmente, cuerpo sólo con sedas, órgano postantenal con numerosas vesículas, cuerpo deprimido dorso-ventralmente y con los segmentos siempre separados, antenas de 4 artejos, con frecuencia tercero y cuarto fusionados dorsalmente (Fig. 1).

Los pertenecientes al orden Entomobryomorpha, tienen cuerpo alargado, con tórax y primeros segmentos abdominales separados por suturas dorsales (Fig. 2). El pronoto muy reducido, sin sedas ni escamas, pero el resto del cuerpo con ellas. Eventualmente algunos segmentos posteriores del abdomen fusionados entre ellos, pero nunca con el tórax. Cuerpo comprimido lateralmente, antenas con 4-6 aparentes artejos. Cuando hay órgano postantenal por lo general está formado por una sola vesícula o muy pocas.

Los Neelipleona tienen el cuerpo globoso, dividido en 2 partes: cabeza y una ancha masa formada por el tórax fusionado con los segmentos abdominales. Antenas con 4 artejos, más cortas que la cabeza, sin ojos ni pigmento, son muy pequeños y están confinados al suelo. Existen pocas especies a nivel mundial (Fig. 3, Cuadro 1).

Los Symphypleona presentan el cuerpo globoso, dividido en 3 partes: cabeza, gran abdomen y pequeño abdomen. Antenas más largas que la cabeza y a veces anilladas, ojos generalmente presentes, con patrones de coloración diversos o sin él cuando son edáficos o cavernícolas. Por lo general tienen tamaño mediano y es un grupo muy diverso (Fig. 4).

Clasificación ecológica. Por otra parte, la clasificación ecológica es muy interesante, ya que permite correlacionar fácilmente la morfología de los colémbolos con el ambiente en que viven las distintas especies (Cuadro 2). Formas epigeas como *Salina banksi* (Paronellidae) y *Adisianus maassius* (Bourletiellidae) tienen 8 pares de ojos y pigmento; tanto las antenas como la fúrcula y las patas son largas; viven sobre la vegetación y en particular en el dosel de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco.

Cuadro 1. Principales taxones de Collembola y estimación de la riqueza de especies por famila (excluidas 10 familias que no existen en México)

Orden/familia/especies	*México*	*Mundo*
Orden Poduromorpha		
Neanuridae	100	1 436
Brachystomellidae	20	130
Odontellidae	16	132
Poduridae	1	2
Hypogastruridae	80	687
Onychiuridae	21	578
Tullbergiidae	27	216
Orden Entomobryomorpha		
Isotogastruridae	3	8
Oncopoduridae	5	53
Tomoceridae	4	165
Isotomidae	82	1 354
Actaletidae	2	12
Entomobryidae	111	1 733
Paronellidae	19	378
Cyphoderidae	4	128
Coenaletidae	1	2
Orden Neelipleona		
Neelidae	10	35
Orden Symphypleona		
Sminthurididae	14	146
Katiannidae	8	207
Arrhopalitidae	8	136
Collophoridae	1	8
Sminthuridae	20	247
Bourletiellidae	10	245
Dicyrtomidae	15	200

Las hemiedáficas tienen antenas moderadamente largas, ojos y pigmento bien desarrollados. Entre ellas están las llamadas epineústicas, con mucrón lamelado y uñas modificadas, habitando la superficie del agua, como *Ballistura schoetti* y *Sminthurides* sp. de los canales de Mixquic, D. F. Las especies normales como *Hypogastrura gibbosa*, que tienen un mucrón sin lamelas muy desarrolladas, pocas sedas claviformes y "tenent hairs" puntiagudos, se distribuyen en la superficie del suelo, hojarasca y humus. Las especies xeromorfas como *Friesea hoffmannorum* y *Schoettella janiae* tienen mucrón normal, cutícula a menudo rígida y numerosas

Figura 3. Orden Neelipleona.

sedas y "tenent hairs" claviformes, habitan los musgos, cortezas, líquenes y epífitas. Las especies litorales que se conocen de México son pocas, destacan las del género *Isotogastrura* y *Archisotoma* que además de tener cierta reducción del número de ojos, tienen las antenas, las patas y la fúrcula cortas (Palacios-Vargas y Thibaud, 2001; Thibaud y Palacios-Vargas, 2001). Cabe destacar que tienen estructuras especiales, así como órganos sensoriales peculiares.

Las formas euedáficas como *Protaphorura armatus* y *Mesaphorura krausbaueri* tienen las antenas cortas y carecen de ojos y de pigmentos. Muchas de sus especies pueden ser encontradas en las cuevas; sin embargo, hay que recordar que existe una convergencia de los caracteres modificados como adaptación al ambiente. Es así que tanto las formas euedáficas como las troglomórficas carecen de ojos y de pigmento.

Las especies sinecomorfas, habitantes de nidos de insectos sociales, además de carecer de ojos y pigmento, presentan piezas bucales, uñas y fúrcula modificadas, las sedas y escamas son muy peculiares. *Paracyphoderus dimorphus* fue descrita con ejemplares encontrados en nidos de *Trigona* (Hymenoptera: Apidae) de Jalapa, Veracruz.

Las troglomorfas están confinadas a medios cavernícolas y se caracterizan por la reducción del número de ojos o su ausencia total y también la carencia de pigmento, como *Arrhopalites vazquezae* de cuevas de Oaxaca (Palacios-Vargas y Zeppelini, 1995). Las antenas son largas, y las uñas están modificadas, similar a lo que ocurre en las especies epineústicas. En México hay varios géneros con representantes cavernícolas, como *Pseudosinella* y *Trogolaphysa* de los que se han descrito formas altamente adaptadas para dichos ambientes (Palacios-Vargas y Mejía-Recamier, 2011; Palacios-Vargas et al., 1985).

Por otro lado, los colémbolos acuáticos pueden ser clasificados de la siguiente forma: *1)* epineústicos, son los que viven sobre la capa superficial del agua dulce, como *Sminthurides*. Pueden caminar y hasta brincar sobre el agua, generalmente no se encuentran en otros ambientes; *2)* epineustofílicos, frecuentemente se encuentran en la superficie del agua dulce, ya que viven muy cerca de la orilla de los lagos y estanques, como *Ballistura*;

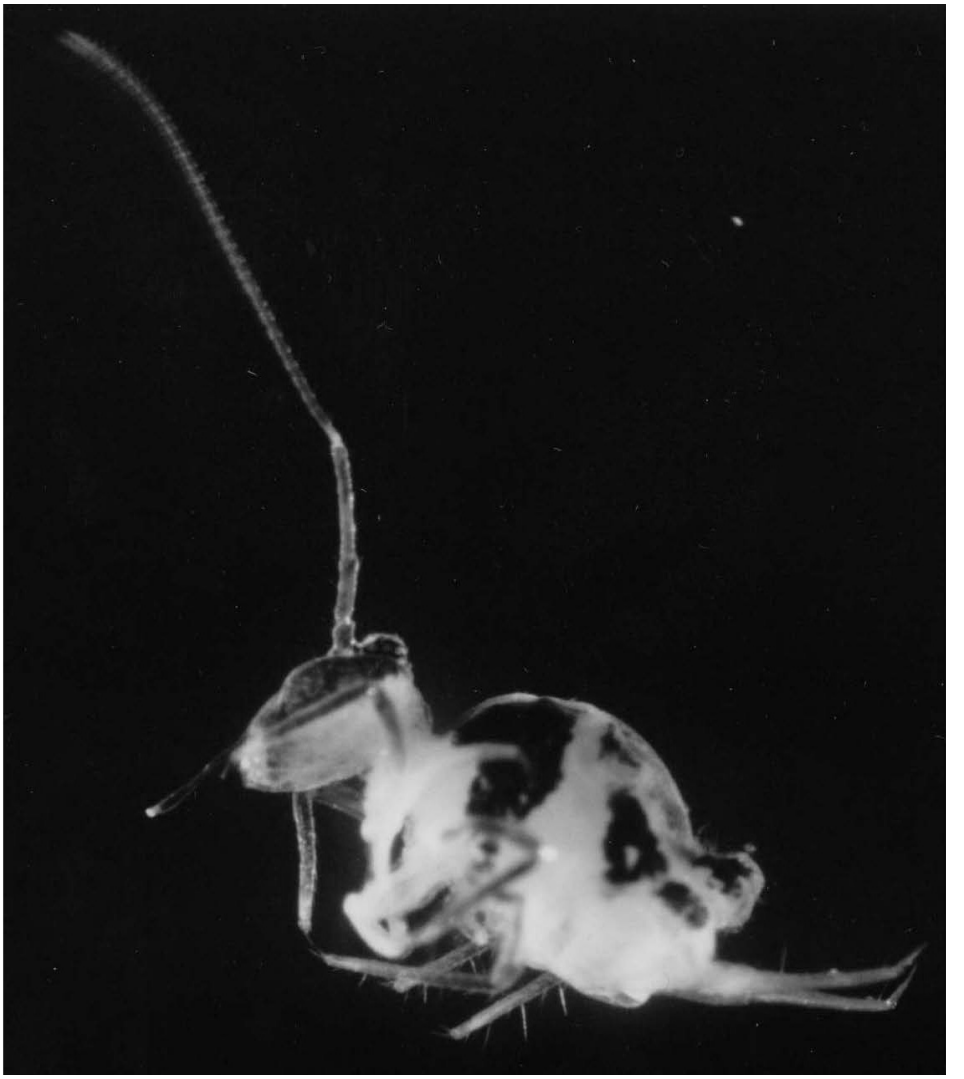


Figura 4. Orden Symphypleona.

3) epineustoxénicos, son los que en realidad viven en otros ambientes, nunca en el agua. Si ellos caen en la superficie del agua pueden morir, ya que no pueden caminar sobre ella como ocurre con las *Ceratophysella*; *4)* litorales, viven en las costas del mar, generalmente en las rocas. Ellos tienen adaptaciones para vivir en el agua marina y pueden ser sumergidos por las olas, pero sobreviven. Los machos tienen antenas prensiles para sujetar a las hembras, como *Spinactaletes*; *5)* psamnóticos, están adaptados para vivir en la arena de las playas; su cuerpo es alargado y no se encuentran en otros ambientes como las especies de *Isotogastrura*.

Técnicas de colecta y preservación. Para el estudio de los colémbolos, existen muchas formas de colectarlos, desde muestreos de los biotopos donde viven, hasta el uso de diversas trampas. Algunas de ellas como las trampas pitfall (Palacios-Vargas y Mejía- Recamier, 2008) han sido poco utilizadas, pero pueden ser muy eficientes y se obtienen miles de ejemplares en poco tiempo de familias epiedáficas como: Entomobryidae, Sminthuridae e Isotomidae; pero otras, como Neanuridae e Hypogastruridae son pocos los que llegan a esas trampas y las que nunca caen son las formas euedáficas como Onychiuridae y Tullbergiidae (Palacios-Vargas y Mejía-Recamier, 2008).

Las necrotrampas pueden ser usadas eficientemente tanto en bosques como en ambientes cavernícolas (Terrón-Sierra y Palacios-Vargas, 1991; Palacios-Vargas y Gómez-Anaya, 1994); mientras que para los colémbolos que viven en la superficie del agua de estanques como *Sminthurides* (dulceacuícola), o en el litoral marino como *Spinactaletes*

Cuadro 2. Clasificación ecológica de los colémbolos

Categoría	*Ojos*	*Pigm.*	*Anten.*	*Patas*	*Fúrcula*	*Faneras*	*hábitat/v. gr*
Epiedáficas	8	+	L	L	L	+	dosel *Salina* (Paronellidae)
Hemiedáficas							
Normal	8	+	C	C	C	–	hojarasca *Ceratophysella* (Hypogastruridae)
Xeromorfa	8–	+ –	C	C	C	–	musgos, líquenes *Friesea* (Neanuridae)
Epineústicas	8–	+ –	C-L	C	C	–	superficie agua *Ballistura* (Isotomidae)
Litorales	8–	– +	C	C	C	+	arena *Isotogastrura* (Isotogastruridae)
Euedáficas	0	–	C	C	C-red	–	Suelo y cuevas *Mesaphorura* (Tullbergiidae)
Sinecomorfas	0	–	L	L	L	+	hormigueros y termit. *Cyphoderus* (Cyphoderidae)
Troglomorfas	0	–	L	L	L	+	cuevas y grutas *Arrhopalites* (Arrhopalitidae)

(litorales marinos), e incluso para los que viven dentro de depósitos de agua dentro de las cuevas, se pueden usar trampas epineústicas (Palacios-Vargas, 1990), con muy buenos resultados.

Las técnicas de "fogging" son excelentes y se ha llegado a obtener más de un millón de ejemplares en 100 m^2 (Palacios-Vargas y González, 1995; Palacios-Vargas et al., 1998; Palacios-Vargas y Castaño-Meneses, 2003). Incluso las trampas de Malaise, que son preferentemente para insectos voladores, pueden ayudar en la colecta de colémbolos. En las selvas secas de México los colémbolos pueden representar el 6% de los artrópodos capturados con dichas trampas, ocupando el cuarto lugar después de Diptera (35%), Coleoptera e Hymenoptera (13%), sin embargo hay poca diversidad (Palacios-Vargas et al., 1998). Para los troncos en descomposición, que pueden tener muchos colémbolos, sobre todo Neanuridae e Hypogastruridae (Palacios-Vargas y Castillo, 1992) que tienen una interesante sucesión, es necesario usar embudos de Berlese-Tullgren para su extracción.

Para la identificación de los colémbolos es necesario hacer preparaciones microscópicas bajo la lupa. Para ello hay que quitar la grasa del cuerpo y destruir los músculos, poniéndolos en potasa fría al 10% por unos minutos, luego pasarlos al lactofenol en caliente para aclararlos y después montarse entre porta y cubre en líquido de Hoyer (Palacios-Vargas y Mejía-Recamier, 2007). La observación de su morfología es mejor en el microscopio de contraste de fases.

Ciclo de vida. Por lo general siempre existen ambos sexos, hembras y machos; sin embargo, las diferencias morfológicas entre los sexos son pocas, excepto algunos casos particulares, en especial en las formas acuáticas (Actaletidae, Coenaletidae, y Sminthurididae). Se conocen varios casos de partenogénesis en *Mesaphorura*, *Neanura*, *Folsomia* e *Isotoma*. Estudios recientes de *Seira* (Entomobryidae) de Brazil (Zeppelini y Bellini, 2006) mostraron machos con patas modificadas para un comportamiento agonístico. Una compilación del dimorfismo sexual fue realizado por Palacios-Vargas y Castaño-Meneses (2009).

A pesar de no existir cópula, la transferencia del espermatóforo se lleva a cabo con o sin un comportamiento ritual entre los dos sexos. Después, las hembras ponen paquetes de 8 a 50 huevos que tardan de unos días hasta 2 o más meses en eclosionar. Los juveniles nacen con el número de segmentos que tendrán cuando adultos (son epimórficos) y no sufren grandes cambios durante su desarrollo hasta llegar a adultos (ametábolos); sin embargo, cambian de cutícula toda su vida. Su ciclo de vida desde huevo hasta adulto varía entre 8 semanas hasta un año y algunos pueden vivir hasta 3 años.

Estudios generales o de revisión más importantes. Palacios-Vargas (1983) hace una reseña histórica de todos los trabajos hechos en México sobre colémbolos y además hace un inventario de las especies citadas hasta principios de 1980. Posteriormente, en el catálogo del mismo autor (Palacios-Vargas, 1997) se hace un inventario

de todos los taxa y su distribución en los estados, así como de sus hábitats de preferencia. Palacios-Vargas et al. (2000) recopilaron toda la información y presentan cuadros con las especies y su distribución estatal, además de dar información sobre los caracteres de cada familia y su distribución ecológica.

El catálogo de los colémbolos de México fue actualizado en el 2004 (Palacios-Vargas et al., 2004) con base en la colección de colémbolos del laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias, UNAM, donde se evaluó además la cantidad de ejemplares que existen en ella y el material tipo que contiene. Dicha colección contiene cerca de 600 especies (Palacios-Vargas et al., 2004), el 90% de todas las que existen en el país. Vázquez y Palacios-Vargas (2004) publicaron un catálogo de colémbolos de Sian Ka`an, con lo que se incrementa notoriamente el conocimiento de dicha fauna en Quintana Roo que incluye también nuevos registros del país.

Diversidad

Se conocen poco más de 8 200 especies de colémbolos en el mundo, algunas ampliamente distribuidas, ya que tienen gran capacidad para ocupar diversos hábitats; sin embargo, esta cantidad sólo representa una proporción muy baja del número de especies que deben existir en realidad, ya que aún faltan muchas por descubrir y describir. En México se conocen 24 familias (el 70% de las existentes en el mundo). Las familias con mayor cantidad de registros son: Entomobryidae, Neanuridae, Isotomidae e Hypogastruridae (Cuadro 1) y de las que se tienen menos son Poduridae, Coenaletidae, Colophoridae y Actaletidae, pero que tampoco tienen una gran riqueza a nivel mundial.

La diversidad de colémbolos que se conocía para el país era muy baja hasta principios de los años 70, menos de 200 especies (Palacios-Vargas, 1983). Posteriormente hubo un incremento en la descripción de nuevos taxa (Fig. 5), así como de nuevos registros, más de 550 para 1997 (Palacios-Vargas, 1997) y cerca de 700 para el 2004 (Palacios-Vargas et al., 2004; Castaño-Meneses, 2005). Sin embargo, muchos de los registros han sido a nivel genérico con taxa cercanos o conferidos a diversas especies. Un registro estricto de los colémbolos a nivel de especie llega apenas a 600. Según Hopkin (1998) el total de Collembola en el mundo debe ser de 50 000 especies, extrapolando estos datos, posiblemente existan en México cuando menos 3 600 especies ya que de muchos estados se tiene un conocimiento muy incipiente.

Distribución en México. Los estados donde han sido citados mayor cantidad de especies colémbolos en orden descendente: estado de México (164), Veracruz (150), Distrito Federal (120), Morelos (105), Hidalgo (99), Jalisco (99) y Guerrero (92), lo que no indica que sean los que tengan mayor riqueza específica, solamente que es donde más se ha trabajado por la realización de diversos proyectos. Los estados de los que se tiene menor número de registros (menos de 10 para cada uno), son Nayarit, Coahuila, Aguascalientes, Tlaxcala y Sinaloa (Fig. 6). La suma de todos los registros estatales es de 1 444.

Comparando con lo conocido en el año 2000 (Palacios-Vargas et al., 2000) los estados donde más se ha incrementado el conocimiento de este grupo son: Hidalgo (157%), Estado de México (56%), Veracruz (14%), Distrito Federal (25%) y Quintana Roo (337%). Este incremento se debe a proyectos particulares de larga duración realizados por el personal del laboratorio de Ecología y Sistemática

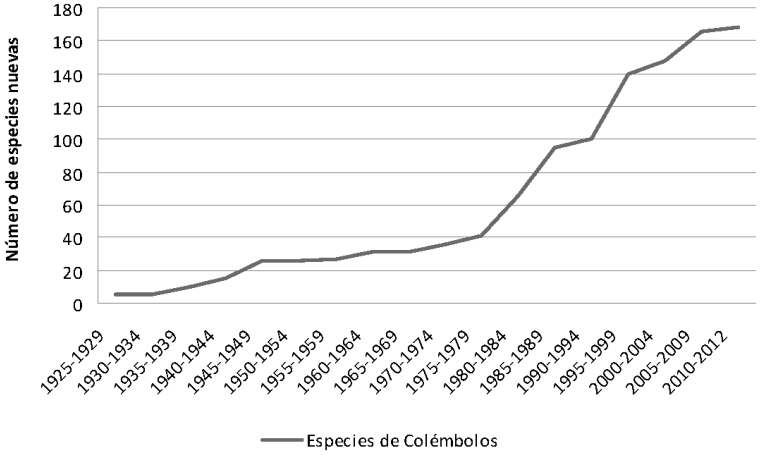


Figura 5. Curva acumulativa de descripción de especies de Collembola de México.

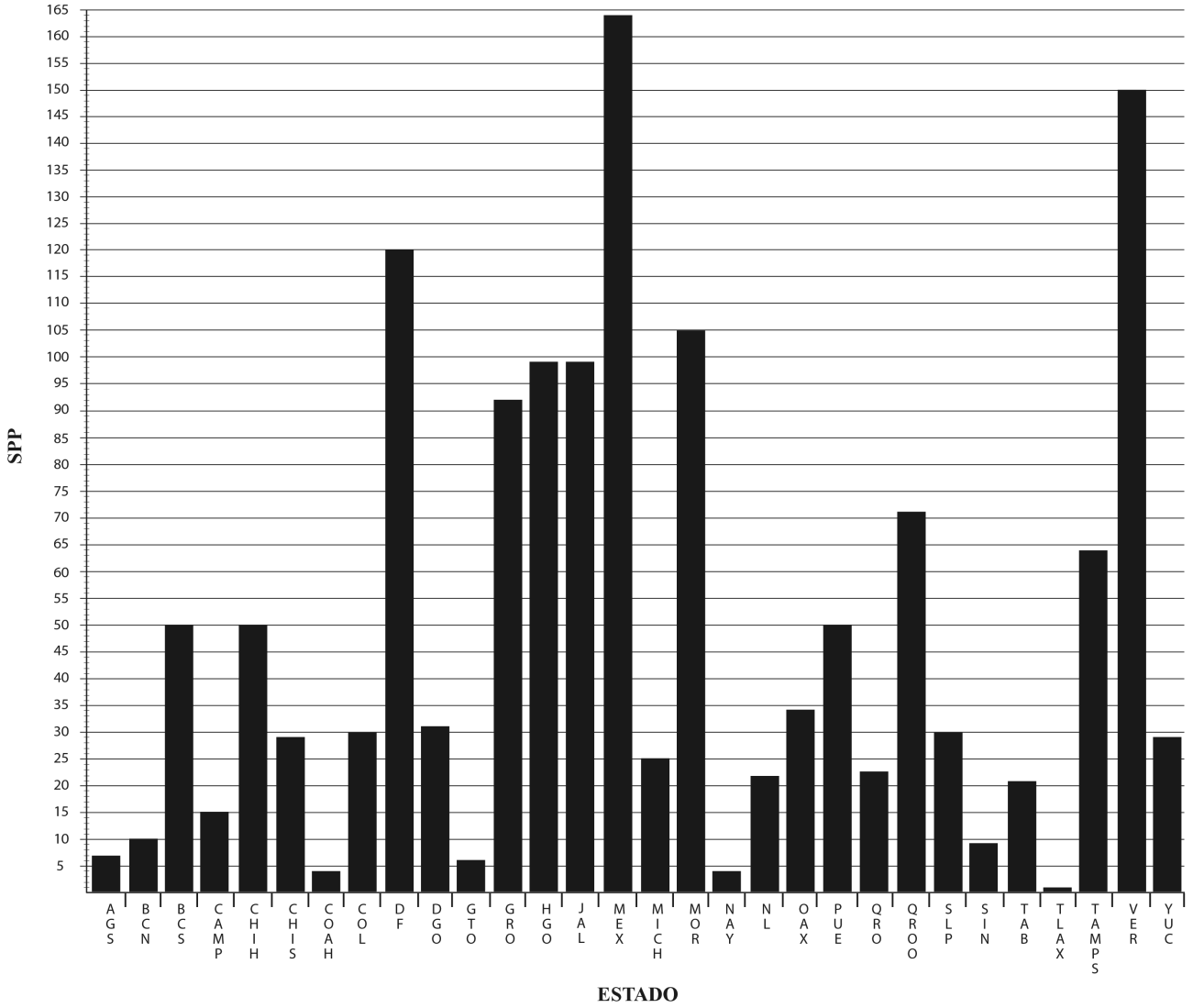


Figura 6. Estados y cantidad de especies de Collembola de México.

de Microartrópodos de la Facultad de Ciencias (UNAM), así como por la Universidad de Quintana Roo.

Algunas especies están distribuidas ampliamente en el país, como *Folsomides parvulus* que está en 17 estados, *Mesaphorura yosiii*, *Isotomiella minor* y *Megalothorax minimus* en 16, *Xenylla welchi* en 15, *Brachystomella parvula* y *Ceratophysella denticulata* en 14, *Mesaphorura krausbaueri* y *Xenylla humicola* en 13 estados. Sin embargo, 319 especies, más del 50% de las registradas de México, sólo están registradas para un solo estado. Con esto se denota que existen varios géneros y especies endémicas en varias localidades y que aún falta mucho por conocerse. La fauna de colémbolos debe ser más del 10% de la existente a nivel mundial, ya que hay muchos estados y ecosistemas que no han sido estudiados con profundidad.

De acuerdo con Delgado-de la Selva (2010) numerosos colémbolos tienen una gran varianza ecológica, que les permite adaptarse a diferentes ambientes y hábitats por lo que son considerados cosmopolitas. Dichas especies en México se presentan en más de la mitad de las provincias biogeográficas, tanto en las neárticas, como en las neotropicales y la zona de transición mexicana: *Ceratophysella denticulata*, *C. gibbosa*, *Xenylla grisea*, *X. humicola*, *X. welchi*, *Xenyllodes armatus*, *Brachystomella contorta*, *B. parvula*, *Neanura muscorum*, *Pseudachorutes subcrassoides*, *Thalassaphorura encarpata*, *Mesaphorura krausbaueri*, *M. macrochaeta*, *M. yosiii*, *Folsomides*

angularis, *F. centralis*, *F. parvulus*, *Hemisotoma thermophyla*, *Folsomia candida*, *Folsomina onychiurina*, *Proisotoma minuta*, *Clavisotoma laticauda*, *Isotomurus palustris*, *Isotomiella minor*, *Desoria trispinata*, *Parisotoma notabilis*, *Isotoma viridis*, *Americabrya arida*, *Pseudosinella alba*, *P. octopunctata*, *P. sexoculata*, *Seira purpurea*, *Megalothorax minimus* y *Sphaeridia pumilis.*

Hasta el momento se ha logrado caracterizar a las provincias de California (CAL) y Baja California (BC) por la presencia de especies endémicas como *Thalassaphorura hoguei*, *T. lagunensis*, *Willemia bellingeri*, *Friesea flava* e *Isotogastrura ahuizotl*. Por su parte, para la provincia de Sonora (SON) destacan: *Friesea carlota* y *Seira nicoya.* Para la provincia del Altiplano Mexicano (MPL) son endémicas: *Typhlogastrura elsarzolae*, *Acherontiella epigea*, *Acherontides pappogeomysae*, *Rapoportella lowriei*, *Pseudachorutes deserticus*, *Stachorutes escobare*, *Proisotoma frisoni*, *Sminthurinus atrapallidus*, *Dicyrtoma hageni* y *Sphyrotheca confusa.* Sin embargo, *Podura aquatica* es la única especie que caracteriza a la provincia de Tamaulipas (TAM), mientras que para la Sierra Madre Occidental (SMO) son *Orchesella celsa* y *O. impavida.* Hasta el momento, el número de especies que caracterizan a las provincias de la región Neártica de México son tan sólo 17, lo que es relativamente bajo comparado con las otras regiones.

Es notoria la cantidad de especies que caracterizan a la zona de Transición Mexicana (101). Las de la provincia de la Sierra Madre Oriental (SME) son: *Hypogastrura copiosa*, *Ceratophysella pratorum*, *C. sedecimocellata*, *Typhlogastrura veracruzana*, *Friesea judithae*, *F. tzontli*, *Paranura jorgei*, *P. longisensillata*, *Nahuanura ce*, *N. ome*, *N. trioculata*, *N. yei*, *Americanura castillorum*, *A. sotanophila*, *A. unguimitl*, *Palmanura colotlipa*, *P. primigenia*, *Similonychiurus voegtlini*, *Deuteraphorura paro*, *Mesaphorura javieri*, *Trogolaphysa marimutti* y *Oncopodura prietori.* Las del Eje Volcánico Transmexicano (VOL) son: *Hypogastrura antra*, *H. leo*, *Xenylla cavernarum*, *X. wilsoni*, *Superodontella gladiolifer*, *S. tlaloci*, *Brachystomella zapatai*, *Friesea tepetlana*, *F. xitlensis*, *Pumilinura hidalgoi*, *Paleonura colimana*, *Americanura banksi*, *A. mexicana*, *Palmanura matildae*, *P. normae*, *Agraphorura acuitlapanensis*, *Mesaphorura knowltoni*, *M. hades*, *Folsomides chichinautzini*, *Isotomodes klostermani*, *Isotomurus cibus*, *Orchesella bullulata*, *O. carneiceps*, *O. folsomi*, *O. zebra*, *Dicranorchesella occulta*, *Entomobrya sinelloides*, *Coecabrya caeca*, *Entomobryoides mineola*, *Desertia semicolorata*, *Lepidocyrtus usitatus*, *Pseudosinella huautla*, *P. palaciosi*, *Trogolaphysa relicta*, *Megalothorax tonoius*, *Sminthurides hyogramme*, *Arrhopalites diversus*, *Sminthurus packardi*, *Sphyrotheca peteri* y *Prorastriopes validentatus.*

Para Depresión del Balsas (BAL) sólo son: *Schoettella glasgowi*, *Palmanura longa*, *Aethiopella caraibensis* y *Pseudosinella finca*; y para la Sierra Madre del Sur (SMS) son: *Acherontides juxtlahuacaensis*, *Acherontiella colotlipana*, *Trogolaphysa nacionalica* y *T. yoshiia.*

La región Neotropical del país es la que presenta mayor cantidad de endemismos que caracterizan a las provincias que la conforman. La Costa Pacífica Mexicana (MPA) tiene como elementos distintivos: *Ceratophysella moroni*, *Acherontides bullocki*, *Willemia psammophila*, *Rapoportella margaritae*, *Friesea albithorax*, *F. filii*, *F. jaliscoensis*, *F. nauimetztli*, *F. palafoxaliciae*, *Paleonura pescadorius*, *Paranura tapatia*, *Pseudachorutes lunatus*, *Aethiopella delamarei*, *Neotropiella vanderdrifti*, *Multivesicula aliciae*, *Mesaphorura matilei*, *Folsomides socorrensis*, *Archisotoma litoralis*, *Desoria hiemalis*, *Isogastrura atuberculata*, *Pseudosinella petrustrinatii*, *P. rolfsi*, *P. vita*, *Sminthurides globocerus*, *Denisiella nayarita*, *Arrhopalites hennigius*, *Temeritas macroceros* y *Adisianus massius.*

Para la provincia del Golfo de México (MGU) son: *Ceratophysella maheuxi*, *C. najtae*, *Schaefferia oaxacana*, *Microgastrura nanacatlica*, *Brachystomella baconaoensis*, *Friesea cera*, *Paranura impedita*, *Americanura medellini*, *A. setafoliacea*, *Palmanura pascuali*, *P. saham*, *P. wilsoni*, *Micranurida furcifera*, *Allonychiurus sensilatus*, *Tullbergia mala*, *Mesaphorura bassolsae*, *M. foveata*, *Chaetophorura mala*, *Cryptopygus constrictus*, *Bonetrura boneti*, *Isotogastrura veracruzana*, *Spinactaletes calcarius*, *Neorchesella mexicana*, *Heteromurtrella schötti*, *Psudosinella gisini*, *P. hirsuta*, *P. volca*, *P. voylesi*, *Campylothorax sabanus*, *Trogolaphysa variabilis*, *Deuterosminthurus tristani* y *Arlesminthurus aueti.* La Península de Yucatán (YUC) es la provincia más rica no sólo de la región Neotropical, sino de todo el país con 47 especies: *Microgastrura sofiae*, *Friesea cubensis*, *F. marianoius*, *Neanura growae*, *Paranura magdalenae*, *P. rooensis*, *Pseudachorutes orghidani*, *Stachorutes maya*, *Agraphorura pseudojusti*, *Weinera ghislaineae*, *Tullbergia duops*, *T. obtusochaeta*, *Granuliphorura obtusochaeta*, *Folsomides teres*, *F. yucatanicus*, *Cryptopygus axayacatl*, *Isotomodes fiscus*, *Folsomia prima*, *Appendisotoma vesiculata*, *Isotomurus atreus*, *Sinella avita*, *S. barri*, *Lepidocyrtus beaucatcheri*, *L. cinereus*, *Metasinella falcifera*, *M. nunezi*, *M. rapoporti*, *M. topotypica*, *Pseudosinella aerea*, *P. nata*, *P. spinosa*, *P. yuca*, *Trogolaphysa maya*, *T. xtolokensis*, *Cyphoderus innominatus*, *Coenaletes caribaeus*, *Megalothorax spinotricosus*, *Arrhopalites christianseni*, *Calvatomina opalina*, *Ptenothrix delongi*, *Dietersminthurus enkerlinius*, *Songhaica adoracionae*, *Sphyrotheca dianae*, *S. peteri*,

Bourletiella lurida, *Prorastriopes wexfordensis* y *Tenentiella siankaana.* La provincia de Chiapas (CHIS) está caracterizada por: *Ceratophysella tolteca*, *Schoettella novajaniae*, *Brachystomella montebella*, *Palmanura lacandona*, *Thalassaphorura hera*, *Pseudodicranocentrus circulatus* y *Trogolaphysa toroi*. La diversidad registrada para las 14 provincias biogreográficas consideradas por Morrone (2005) se puede ver en la Fig. 7.

Agradecimientos

Se agradece a la Dra. Blanca Mejía-Recamier y al M. en C. Ricardo Iglesias su ayuda para actualizar la lista de especies de Collembola de México, así como la revisión del texto y sus comentarios.

Literatura citada

Bellinger, P. F., K. A. Christiansen y F. Janssens. 2012. Checklist of the Collembola of the World. http://www.collembola.org; última consulta: 05.V.2012.

Cassagne, N., C. Gers y T. Gauquelin. 2003. Relationships between Collembola, soil chemistry and humus types in forest stands (France). Biology and Fertility of Soils 37:355-361.

Castaño-Meneses, G. 2005. Catálogo de los colémbolos (Hexapoda: Collembola) de Sian Ka'an, Quintana Roo, México (reseña). Revista Mexicana de Biodiversidad 76:107-108.

Castaño-Meneses, G., J. G. Palacios-Vargas y L. Q. Cutz-Pool. 2004. Feeding habits of Collembola and their ecological niche. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 75:135-142.

Cutz-Pool, L. Q., G. A. Villegas-Guzmán y J. G. Palacios-Vargas. 2007. Colémbolos (Hexapoda: Collembola) asociados a nidos de *Neotoma palatina* (Rodentia: Muridae) en Zacatecas, México. Brenesia 67:83-86.

Delgado-de la Selva, E. 2010. Distribución geográfica de Collembola (Hexapoda: Collembola) en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. 158 p.

Hopkin, S. P. 1997. Biology of the springtails (Insecta: Collembola). Oxford University Press, Oxford. 330 p.

Hopkin, S. P. 1998. Collembola: The most abundant insects on earth. Antennae 22:117-121.

Hopkin, S. P. 2002. Collembola. *In* Encyclopaedia of Soil Science, M. R. Lal (ed.). Dekker, New York. p. 207-210.

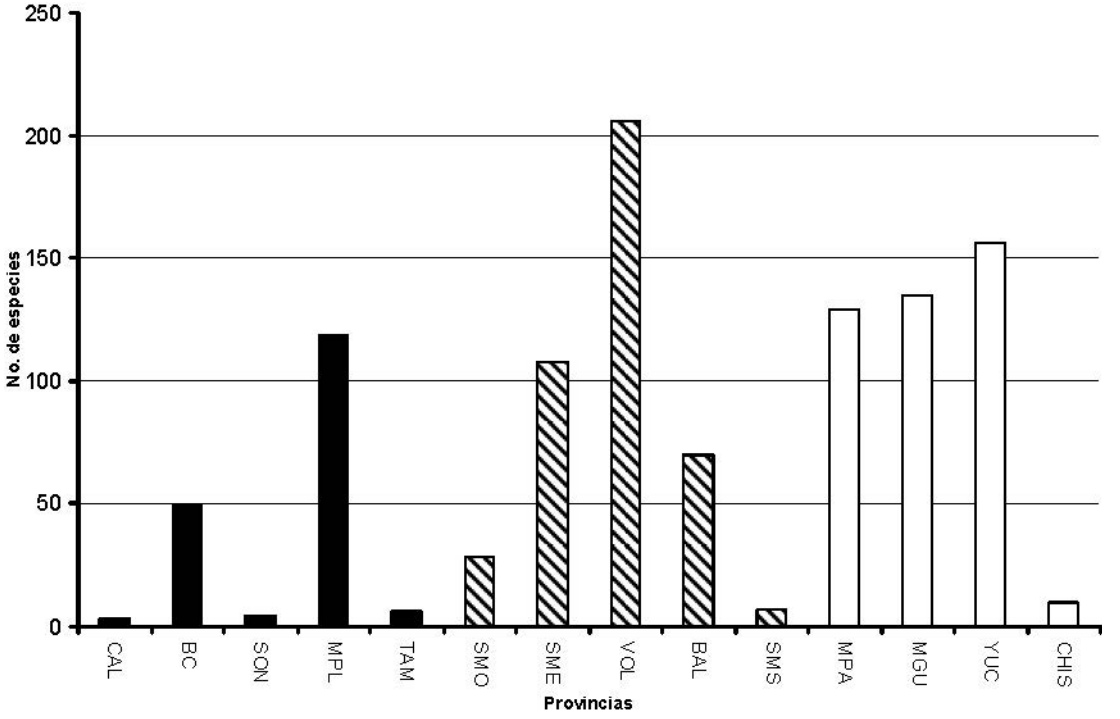


Figura 7. Diversidad de Collembola por provincias biogeográficas. BC: Baja California, CAL: California, SON: Sonora, MPL: Altiplano mexicano, TAM: Tamaulipas, SMO: Sierra Madre Occidental, SME: Sierra Madre Oriental, VOL: Eje NeovolcánicoTran smexicano, BAL: Cuenca del Balsas, SMS: Sierra Madre del Sur, MGU: Golfo de México, MPA: Costa Pacífica Mexicana, YUC: Península de Yucatán y CHIS: Chiapas (Morrone, 2005). En negro las provincias de la región Neártica, con diagonal las provincias de la Zona de Transición Mexicana, y en blanco las provincias de la región Neotropical.

Mejía-Recamier, B. E. y J. G. Palacios-Vargas. 2008. Colémbolos de la composta en el "Bordo Poniente de Xochiaca, Estado de México. Entomología Mexicana 7:820-824.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207-258.

Palacios-Vargas, J. G. 1983. Catálogo de los Collembola mexicanos. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 27:61-76.

Palacios-Vargas, J. G. 1990. El uso de trampas epineústicas para la colecta de microartrópodos. Folia Entomológica Mexicana 78:275-277.

Palacios-Vargas, J. G. 1997. Catálogo de los Collembola de México. Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. 102 p.

Palacios-Vargas, J. G. 2000. Los colémbolos en los ecosistemas mexicanos. Biodiversitas 5:12-15.

Palacios-Vargas, J. G. y G. Castaño-Meneses. 2003. Seasonality and community composition of springtails in Mexican forest. *In* Arthropods of tropical forests. Spatio-temporal dinamics and resource use in the canopy, Y. Basset, V. Novotny, S. E. Miller y R. L. Kitching (eds). Cambridge University Press, Cambridge. p. 159-169.

Palacios-Vargas, J. G. y G. Castaño-Meneses. 2009. Importance and evolution of sexual dimorphism in different families of Collembola (Hexapoda). Pesquisas Agropecuarias Brasileiras 44:959-963.

Palacios-Vargas, J. G., G. Castaño-Meneses y B. E. Mejía-Recamier. 2000. Collembola. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, E. González y A. García-Aldrete (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 249-273.

Palacios-Vargas, J. G. y J. A. Gómez-Anaya. 1994. El uso de trampas para la colecta de colémbolos cavernícolas en el estado de Yucatán, México. Mundos Subterráneos 5:40-48.

Palacios-Vargas, J. G., G. Castaño-Meneses y J. A. Gómez-Anaya. 1998. Collembola from the canopy of a Mexican tropical deciduous forest. Pan-Pacific Entomologist 74:47-54.

Palacios-Vargas, J. G. y M. L. Castillo. 1992. Sucesión ecológica de microartrópodos dentro de troncos en descomposición. Boletín de la Sociedad Mexicana de Entomología 11:23-30.

Palacios-Vargas, J. G., L. Cutz-Pool y D. Estrada-Bárcenas. 2004. Actualización de la colección de Collembola de México. XXXIX Congreso Nacional de Entomología, 18 de mayo, 2004. Resúmenes. Mazatlán, Sinaloa. p. 764-768.

Palacios-Vargas, J. G. y V. González. 1995. Two new species of *Deuterosminthurus* (Bourletiellidae), epiphytic Collembola from the Neotropical region with a key for the American species. Florida Entomologist 78:19-32.

Palacios-Vargas, J. G. y B. E. Mejía-Recamier. 2007. Técnicas de colecta, montaje y preservación de microartrópodos edáficos. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. 74 p.

Palacios-Vargas, J. G. y B. E. Mejía-Recamier. 2008. Diversidad, abundancia y variación estacional de los colémbolos de necrotrampas. In Fauna de suelo I. Micro, meso y macrofauna, E. G. Estrada-Vanegas (ed.). Colegio de Postgraduados, Texcoco. p. 94-106.

Palacios-Vargas, J. G. y B. E. Mejía-Recamier. 2011. The Mexican cavernicolous *Pseudosinella* (Collembola: Entomobryidae) with description of a new species. Subterranean Biology 8:49-55.

Palacios-Vargas, J. G., M. Ojeda y K. A. Christiansen. 1985. Taxonomía y biogeografía de los *Troglopedetes* (Collembola: Paronellidae) de América con énfasis en las especies cavernícolas. Folia Entomológica Mexicana 65:3-35.

Palacios-Vargas, J. G. y V. Vidal-Acosta. 1994. Nuevas especies de *Friesea* (Collembola: Neanuridae) de reservas biológicas de México. Southwestern Entomologist 19:291-299.

Palacios-Vargas, J. G. y J. M. Thibaud. 2001 Three new species of Mexican littoral Collembola of genera *Willemia*, *Cryptogygus* and *Isotogastrura* (Hypogastruridae, Isotomidae, Isotogastruridae). Revue Francaise de Entomologie 23:161-168.

Palacios-Vargas, J. G. y D. Zeppelini. 1995. Seven new *Arrhopalites* (Hexapoda: Collembola) from Brazilian and Mexican caves. Folia Entomológica Mexicana 93:7-23.

Regier, J. C. y J. W. Shultz. 1997. Molecular phylogeny of the major arthropod groups indicates polyphyly of crustaceans and a new hypothesis for the origin of hexapods. Molecular Biology and Evolution 14:902-913.

Terrón-Sierra, R. A. y J. G. Palacios-Vargas. 1991. Colémbolos atraídos a necrotrampas NTP-80 en la Reserva de la Biosfera "La Michilia", Durango, México. Folia Entomológica Mexicana 81:337-339.

Thibaud, J. M. y J. G. Palacios-Vargas. 2001. Collemboles interstitiels des sables littoraux du Mexique (Collembola). Revue Francaise de Entomologie 23:181-184.

Vázquez, M. M. y J. G. Palacios-Vargas. 1996. Two new Mexican species of *Microgastrura* (Collembola: Hypogastruridae) associated with mushrooms. Folia Entomológica Mexicana 98:59-65.

Vázquez, M. M. y J. G. Palacios-Vargas. 2004. Catálogo de colémbolos (Hexapoda: Collembola) de Sian Ka`an, Quintana Roo, México. Universidad de Quintana Roo-Conabio. México, D. F. 123 p.

Zeppelini, D. y B. C. Bellini. 2006. Two *Seira* Lubbock, 1869 (Collembola, Arthropleona, Entomobryidae) new to science, with remarkable secondary sexual characters. Zootaxa 1185:21-35.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S232-S235, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32714

Biodiversidad de Protura (Hexapoda: Entognatha) en México

Biodiversity of Protura (Hexapoda: Entognatha) in Mexico

José G. Palacios-Vargas✉ y Dafne Figueroa

Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria, 04510 México D. F., México.
✉ *troglolaphysa@hotmail.com*

Resumen. Se hace una breve descripción de la morfología de los Protura, así como de los caracteres taxonómicos más importantes; se dan algunos datos sobre su desarrollo y los ambientes donde viven. La lista de especies de México incluye 2 familias con 17 especies. Adicionalmente, se proporcionan 3 nuevas localidades para especies ya conocidas.

Palabras clave: Protura, morfología, biodiversidad, distribución de especies.

Abstract. A brief description of the morphology of the Protura is presented, as well as the most important taxonomic characters; some details about their development and habitats where they live are given. The list of species from Mexico includes 2 families with 17 species. In addition, 3 new localities are provided for species already known.

Key words: Protura, morphology, biodiversity, distribution of species.

Introducción

Los Protura se encuentran dentro del subphylum Hexapoda, actualmente considerados como una clase y su estilo de vida está vinculado con el suelo principalmente. Su talla va desde los 0.5 hasta los 2 mm de longitud; están poco esclerosados, presentando una coloración blanquecina, amarilla o castaña (Szeptycki y Bedano, 2005; Fig. 1). Son organismos apterigotos, entognatos con el abdomen provisto de 12 segmentos en el estado adulto. El primer par de patas cumple la función sensorial, por lo que está dirigido hacia adelante y recubierto por sedas y sensilas (Salázar-Martínez y Palacios-Vargas, 2011). Su nombre indica pro= hacia adelante y uron= cola. Su desarrollo es anamórfico (Copeland y Imadate, 1990), naciendo como larvas con sólo 9 segmentos abdominales. Se alimentan principalmente de bacterias y de líquidos de la materia orgánica en descomposición.

Morfología del grupo. Las partes o tagmas que componen el cuerpo de los proturos son: cabeza, tórax y abdomen. La cabeza tiene forma cónica, carece de antenas y ojos, pero presentan un par de pseudocelos (Copeland y Imadate, 1990), que difieren en forma, por lo que son una característica importante para diferenciar especies. La forma más común de los pseudocelos es ovalada con una división longitudinal, como se aprecia en la figura 2 (tomada de Bu, 2010).

Presentan una glándula maxilar, que es diferente entre las especies. Otro carácter cefálico de importancia taxonómica es la hilera de sedas rostrales. Las piezas bucales son de tipo succionador primitivas, por lo que las mandíbulas son largas y delgadas pero no forman un tubo suctor como en el caso de los insectos alados. Sobre la boca está el labro y ventralmente el labio con 2 pares de palpos, uno maxilar y otro labial (Günther y Szucsich, 2011).

En el tórax se encuentran los 3 pares de patas, el más importante para la taxonomía del grupo es el primero, ya que su quetotaxia caracteriza a las especies y además reemplaza la función sensorial de las antenas. Para la quetotaxia de los tarsos se usa para indicar la ubicación de las sedas letras; las de la cara superior se representan con α; la ventral β; la exterior γ, la cara interior δ (Copeland, 1990). El primer par de tarsos terminan en forma de uña (Bu, 2010) y llevan un par de apéndices empodiales que

Figura 1. Proturo de la Familia Eosentomidae.

Recibido: 15 agosto 2012; aceptado: 29 abril 2013

varían de longitud según los taxa. También presentan 2 pares de estigmas respiratorios (Fig. 3) ubicados en el mesonoto y metanoto, uno en cada lado cuya estructura varía según el grupo.

El abdomen está constituido por 12 segmentos en estado adulto, los primeros 8 similares en forma y tamaño, pero en el VIII segmento se presenta una línea transversal ubicada en el borde anterior del terguito (banda estriada) que en el caso de Eosentomoidea no se aprecia. También hay una estructura llamada peine en los Acerentomata con gran importancia taxonómica. En el segmento XI se encuentran las estructuras genitales (Tipping, 1998). Los segmentos abdominales I-III tienen estilos abdominales ventrales que son reminiscencia de apéndices (Fig. 4), el número de artejos y cantidad de sedas que tienen son caracteres diagnósticos a nivel supragenérico. Otros caracteres usados para su identificación, además de la quetotaxia del primer par de patas (número, forma, distribución de las sedas y sensilas) y del cuerpo son detalles de los genitales.

Hábitats. Estos organismos viven principalmente en suelos húmedos, se hallan desde la capa superficial hasta los 20 cm de profundidad (Ferguson, 1990); sin embargo, se encuentran principalmente en suelos ricos en materia orgánica y humus (Salazar-Martínez y Palacios-Vargas, 2011), también se les ha encontrado en muestras de hojarasca, musgos, líquenes, debajo de corteza de troncos en descomposición y eventualmente en nidos de mamíferos. Rara vez se encuentran en cuevas y al parecer no hay especies troglobias. Se alimentan de bacterias y líquidos provenientes de materia orgánica en descomposición.

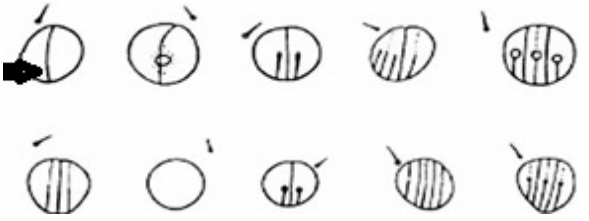


Figura 2. Tipos de pseudocelos. La forma más común se indica con una flecha.

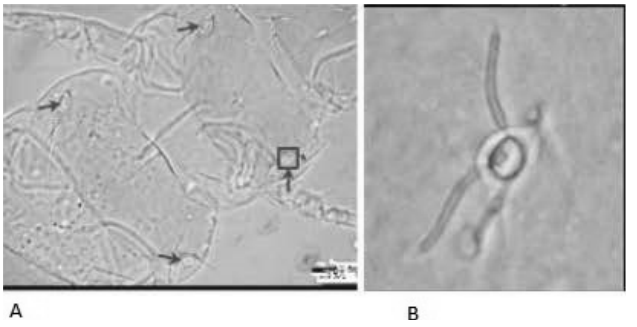


Figura 3. Tórax de *Eosentomon sakura*: A, vista de los estigmas; B, acercamiento de un estigma (Bu, 2010).

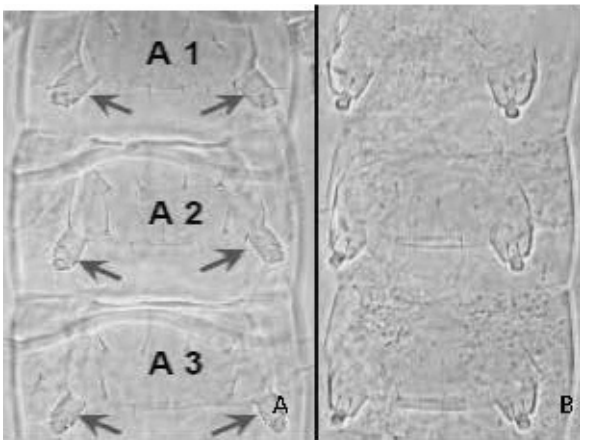


Figura 4. Vista de los estilos abdominales: A, corresponde a *Hesperentomon* (Acerontomata); B, *Eosentomon* (Eosentomata) (modificado de Bu, 2010).

Ciclo de vida. Los estudios realizados para conocer su historia de vida y su desarrollo embrionario no han tenido mucho éxito ya que cultivar a los proturos ha sido una tarea difícil. El único grupo de investigación que obtuvo buenos resultados es el del Dr. Machida (Machida, 2006) de la Universidad de Tsukuba, Nagano, Japón.

Aún no se conoce si hay transferencia de esperma de forma directa, mediante la cópula o indirectamente como el resto de los hexápodos apterigotos. La mayoría de los científicos asumen que la trasferencia de esperma es de forma indirecta a través de un espermatóforo. El corion de los huevos de los Protura puede ser liso o con protuberancias, recientemente se describió el desarrollo embrionario de *Baculentulus densus* (Günther y Szucsich, 2011).

Diversidad

En el año 2007 se publicó el Catálogo de los Protura del Mundo (Szeptycki, 2007), donde se indica que hay un número aproximado de 788 especies, aunque recientemente Shang (2011) considera que existen 804. Según los datos de Szeptycki (2007), las descripciones realizadas son de 7.3 especies descritas por año, aunque estos datos son dependientes de la cantidad de especialistas en el grupo. La región del mundo donde más especies se conocen es Asia, en particular en China (204).

Los pocos trabajos realizados sobre proturos mexicanos son de Bonet (1942a, b, 1949, 1950) y otras

contribuciones importantes fueron hechas por Silvestri (1905), Ewing (1940) y Tuxen (1956, 1964). En México sólo se han registrado ejemplares pertenecientes a los órdenes Acerontomata (Berberentulidae) y Eosentomata (Eosentomidae). Anteriormente todos se consideraban de la familia Eosentomidae y sólo 17 taxa habían sido considerados (incluyendo "subespecies") (Palacios-Vargas, 2000); pero ahora se sabe que son de 17 especies (Cuadro 1) (incluyendo el reciente trabajo de Bu y Palacios-Vargas (2012), lo que representa menos del 2% del total mundial. Cabe señalar que 7 especies (casi el 50%) conocidas del país proceden del estado de Veracruz, donde Bonet hizo numerosas colectas. Existen muchas regiones del país que no han sido muestreadas para buscar proturos, así que según datos de Zhang (2011), existen alrededor de 800 especies de Protura a nivel mundial, tomando en cuenta que en México tenemos el 10% de la diversidad, esto nos indica que debe haber un número cercano a las 100 especies.

En la sistemática de Protura, hoy en día considerado como una clase dentro de Hexapoda, se consideran 3 órdenes (Szeptycki, 2007). El orden Acerentomata, tiene 3 hileras de sedas en el meso y metanoto (anteriores, medias y posteriores), además cada apéndice abdominal está formado por un artejo con menos de 5 sedas (Fig. 4A). Contiene las familias Hesperentomidae, Protentomidae, Berberentomidae, Acerentomidae y Nipponentomidae. Los individuos de los órdenes Sinentomata y Eosentomata, presentan sólo 2 hileras de sedas, una anterior y otra posterior. El primero de ellos, incluye las familias Fujientomidae y Sinentomidae. El orden Eosentomata se caracteriza además por que cada apéndice abdominal tiene 2 artejos con 5 sedas (Fig. 4B), con 2 familias Eosentomidae y Antelientomidae.

Agradecimientos

El M. en C. Arturo García Gómez (Facultad de Ciencias, UNAM) tomó la foto de la figura 1. El Dr. Yun Bu (Shanghai Institutes for Biological Sciences, Chinese Academy of Sciences, Shanghai) hizo la revisión y actualización de las especies de Protura de México y además identificó ejemplares que son nuevos registros de localidades para el país.

Cuadro 1. Listado de especies y sus localidades tipo. *Indica registros nuevos

Taxa	*Localidad*
Acerentomata	
Berberentulidae	
Bolivaridia revillagigedo (Bu y Palacios-Vargas, 2012)	Isla Socorro, Colima*
Bolivaridia chamelana (Bu y Palacios-Vargas, 2012)	Chamela, Jalisco*
Bolivaridia perissochaeta (Bonet, 1942)	Quintana Roo y Veracruz
Notentulus tropicus (Bonet, 1942)	El Fortín, Veracruz
Silvestridia artiochaeta (Bonet, 1942)	Orizaba, Veracruz
Acerentulus christensoni (Ewing, 1940)	México, D. F.
Eosentomata	
Eosentomidae	
Eosentomon wheeleri (Silvetri, 1909)	Cuernavaca, Morelos
Eosentomon recula (Bonet, 1949)	Cañón de Petaquillas, Guerrero
*Eosentomon bolivari (*Bonet, 1949)	Chamela, Jalisco
*Eosentomon pelaezi (*Bonet, 1949)	Xochitepec, Morelos
Eosentomon mexicanum (Silvestri, 1949)	Popocatépetl, Puebla
*Eosentomon maya (*Bonet, 1950)	Puerto Morelos, Quintana Roo
*Eosentomon boneti (*Tuxen, 1956)	El Fortín, Veracruz
*Eosentomon destitutum (*Bonet, 1949)	Huatusco, Veracruz
*Eosentomon beltrani (*Bonet, 1949)	Plan del Río, Veracruz
*Eosentomon depilatum (*Bonet, 1950)	Tlapacoyan, Veracruz
Isoentomon pumilio (Bonet, 1950)	Puebla

Literatura citada

Bonet, F. 1942a. Sobre algunos proturos de México (nota preliminar). Ciencia 3:14-17.

Bonet, F. 1942b. Descripción preliminar de dos Acerentomidae de México (Protura). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 3:103-107.

Bonet, F. 1949. Descripción preliminar de especies nuevas del género *Eosentomon* (Protura) I. El grupo *E. mexicanum.* Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 10:225-234.

Bonet, F. 1950. Descripción preliminar de especies nuevas del género *Eosentomon* (Protura) II. El grupo *E. pallidum* Ewing y sus especies afines. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 6:109-130.

Bu, Y. y J. G. Palacios-Vargas. 2012. Two new species of *Bolivaridia* (Protura: Berberentulidae) from Mexico. Zootaxa 3517:53-62.

Copeland, T. P. y G. Imadaté. 1990. Insecta: Protura. *In* Soil biology guide, D. L. Dindal (ed.). John Wiley and Sons Inc., New York. p. 911-933.

Ewing, H. E. 1940. The Protura of North America. Annals of the Entomological Society of America 33:495-541.

Ferguson, L. M. 1990. Insecta: Protura. *In* Soil biology guide, D. L. Dindal (ed.). John Wiley and Sons Inc., New York. p. 951-963.

Günther, P. y N. U. Szucsich. 2011. 100 years of research on the Protura: many secrets still retained. Soil Organisms 83:309-334.

Machida, R. 2006. Evidence from embryology reconstruction of the relationships of Hexapoda basal clades. Arthropods Systematics y Phylogeny 64:95-104.

Palacios-Vargas, J. G. 2000. Protura y Diplura. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II, J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 275-281.

Salázar-Martínez, A. y J. G. Palacios-Vargas. 2011. Los ejemplares tipo de Protura (Hexapoda) depositados en la colección de la División Entomología del Museo de la Plata, Argentina. Revista de la Sociedad Entomológica de Argentina 70:301-304.

Silvestri, F. 1909. Descrizioni preliminari di vari Artropodi, specialmente d'America. I. Nouvo genere u nouve specie di Projapygidae (Thysanura). II Nuova especie de Acerentoidae (Protura). Atti della Academia Nazionale dei Lincei, Rendiconti 5:7-10.

Szeptycki, A. 2007. Catalogue of Protura of the world. Wydawnictwa Instytutu Systematyki I Ewolucji Zwierzą t Polskiej Akademii Nauk. 210 p.

Szeptycki, A. y J. C. Bedano. 2005. Faunistic records of Proturans from Argentina (Insecta: Protura). Neotropical Entomology 34:853-854.

Tipping, C. 1998. Entognatha: Protura. University of Florida (ed.). Gainesville. 4 p.

Tuxen, S. L. 1956. Meues uber die von Silvestri deschriebenen Proturen. Bollettino del Laboratorio di Zoologia generale e agraria Portici "Filippo Silvestri" 33:718-719.

Tuxen, S. L. 1964. The Protura. A revision of the species of the World. Hermann, Paris. 360 p.

Zhang, Z. Q. 2011. Animal Biodiversity: an outline of higher level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 4138:1-237.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S236-S242, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32638

Biodiversidad de Diplura (Hexapoda: Entognatha) en México

Biodiversity of Diplura (Hexapoda: Entognatha) in Mexico

José G. Palacios-Vargas✉ y Arturo García-Gómez

Laboratorio de Ecología y Sistemática de Microartrópodos, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Cd. Universitaria 04510, México, D. F., México.
✉ *troglolaphysa@hotmail.com*

Resumen. Se hace una descripción general de la morfología de los Diplura, dando información sobre su reproducción, así como de sus hábitats frecuentes y su importancia desde diversos aspectos. Se muestra la distribución de 6 familias en 23 estados de México. Se hace una evaluación de la diversidad y se proporciona el listado (Apéndice) de las 57 especies que se conocen del país, señalando los estados donde han sido citados.

Palabras clave: biodiversidad, ecología, distribución, listado.

Abstract. A general description of the morphology of the Diplura is done, information about their reproduction and habitats as well as their common environments and their importance in different aspects is provided. Distribution of 6 families in 23 states of Mexico is shown. An assessment of their diversity and a list of the 57 species known in the country and the states where they have been cited are provided.

Key words: biodiversity, ecology, distribution, list.

Introducción

Los dipluros son hexápodos apterigotos, de tamaño mediano, sin pigmentación (excepto los cercos de Japygidae), con piezas masticadoras entotrofas (Paclt, 1957; Ferguson, 1990), y presentan una cutícula delgada, menos los Japygidae en los que está esclerosada. Generalmente llegan a medir hasta un centímetro de largo, pero en ciertas regiones del mundo pueden llegar hasta los 5 cm, como *Dinjapyx* de Bolivia y Perú y *Heterojapyx* sp. de Australia (González, 1964). Varios tienen un color amarillento, producido por sustancias adiposas; pero en alcohol pueden tornarse a blancuzco y lechosos, debido a la coagulación de albúminas. En preparaciones se llega a observar un tono pardo verdoso debido al contenido estomacal (Paclt, 1957; Condé y Geeraert, 1962).

La cabeza es prognata, ovoide o rectangular, en Campodeoidea se presenta una sutura epicraneal en forma de "Y" y una sutura occipital transversa. El clípeo está separado del labro por un proceso prominente y esclerotizado (Paclt, 1957). Las mandíbulas son monocondilares sin placas molares, las maxilas tienen la galea simple o en forma de cucurucho, además portan un palpo simple o biarticulado, que puede variar de forma y tamaño (Denis, 1965). No presentan ojos, ocelos, órgano de Tömösvary y tentorio. Sus antenas son multiarticuladas (Silvestri, 1933), y cada artejo tiene músculos independientes, excepto el último, además todos se distinguen perfectamente (Ferguson, 1990). El tórax está claramente dividido en pro, meso y metatórax, con 2 o 4 estigmas dependiendo de la familia. Cada pata está compuesta por 5 artejos, 2 uñas y un emporio unguiforme, además, los campodeidos poseen 2 procesos telotarsales. El abdomen tiene 2 regiones, la primera, con 7 metámeros; cada uno puede tener un par de estilos y vesículas exértiles; el primer esternito es variable en las distintas familias. La segunda parte consta del gonoporo (entre el octavo y noveno metámero) y al final (segmento 10), el ano terminal y un par de largos cercos pluriarticulados (Dicellurata o Campodeidos, Fig. 1) o cortos y unisegmentados (Rhabdura o Japygidos, Fig. 2) formando una pinza.

Reproducción. Los Diplura son ovíparos, su reproducción es por medio de espermatóforos, depositados en presencia o ausencia de las hembras; una vez fecundados los óvulos, se observan en el caso de los Campodeidae 2 puestas con intervalos de 14 días, siendo la primera de 11 huevos y la segunda de 7, de forma general el promedio de huevos en un año puede llegar hasta 26 (Bareth, 1986).

Antes de eclosionar, los dipluros presentan 11 metámeros abdominales, que se reducen a 10; en el caso de campodeidos al salir del huevo la forma prejuvenil se halla envuelta en una delgada cutícula, a modo de funda, de la que se desprende en pocos minutos u horas. Este

Recibido: 06 agosto 2012; aceptado: 28 marzo 2013

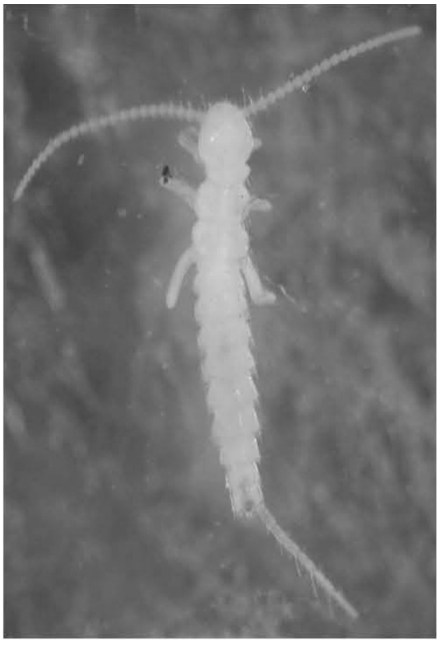


Figura 1. *Campodea s. str*.

Figura 2. Japygidae

estado fue nombrado por Bareth (1963) prelarva. El primer estado juvenil aún sin estigmas (ni tricobotrias en los artejos antenales III y IV) muda, posteriormente aparece el juvenil, mismo que es semejante al adulto excepto por la ausencia de la abertura genital. En el caso de japígidos no se presenta el estadio de prelarva. Los dipluros continúan mudando, incrementando su talla y/o número de sedas del cuerpo (Ferguson, 1990).

Para que se dé la fecundación en presencia de la hembra, se ha observado un cortejo nupcial compuesto por un exhaustivo contacto con las antenas (Bareth y Pagés, 1994); posteriormente, cuando el macho deja los espermatóforos en el sustrato también segrega feromonas para que se acerque la hembra con óvulos maduros. Posteriormente, la hembra se aísla en una pequeña cavidad al fondo de una galería, donde coloca sus huevos fertilizados en racimos suspendidos por un pedúnculo, producido por una secreción glandular, para que no estén en contacto directo con el suelo. Los Japygidae en ocasiones suspenden sus ramilletes en rocas (Ferguson, 1990).

Hábitat. Los dipluros son más frecuentes en sitios con condiciones de humedad relativamente alta, así como en grutas. De manera general su medio más afín son los bosques, las selvas y las altas montañas; los únicos lugares donde no se han encontrado son las regiones polares (Bareth y Pagés, 1994).

Los representantes de la familia Campodeidae son numerosos en el suelo y hojarasca, llegándose a encontrar hasta 100 ind/m^2 en bosques de pinos; además se pueden colectar hasta los 60 cm de profundidad (Bareth y Pagés, 1994). A menudo se observan debajo de rocas, detritos, troncos podridos, además del dosel, principalmente en la época de lluvias; también son frecuentes en las cuevas y grutas, existiendo muchas especies troglófilas y numerosas que son verdaderas troglobias.

De la familia Japygidae se conocen pocas especies. Generalmente se encuentran bajo rocas, en la hojarasca (Silvestri, 1911), madera en descomposición y en cuevas donde hay barro húmedo (Sendra et al., 2006); muy pocas son verdaderas cavernícolas (Condé y Geeraert, 1962). La mayoría de los Rhabdura tienen la capacidad de cavar en el suelo o utilizar galerías de otros artrópodos o anélidos, de tal forma que es raro encontrar 2 organismos juntos, considerándolos territoriales, tal es el caso de *Dipljapyx humberti* cuya distancia mínima entre 2 ejemplares es de 30 cm y generalmente este trecho varía dependiendo de la especie, la talla, así como el biotopo (Bareth y Pagés, 1994).

Además de los lugares citados anteriormente, se les ha encontrado en jardines, riveras de ríos y litorales marinos. Es raro encontrarlos en zonas desérticas, pueden aparecer en oasis (Bareth y Pagés, 1994) o en el caso del matorral xerófilo, bajo cactus en descomposición.

La importancia de los Diplura radica en las interacciones que presentan con micro y macrocomunidades edáficas, dando como resultado el proceso de descomposición de materia orgánica y producción de humus, ciclo de energía

y nutrientes, además del metabolismo del suelo y de producción de complejos componentes causados por la agregación del suelo (Ferguson, 1990). En los campos de cultivo se ha visto que la alta densidad de Octostimatidae (no presente en México) puede presentarse como plaga de raíces de cultivos de melón (Rusek, 1982).

Diversidad

De acuerdo con Bareth y Pagés (1994) los dipluros se dividen en 2 grupos: Dicellurata y Rhabdura. El primero con una superfamilia, los Japygoidea, con las siguientes familias: Japygidae, Parajapygidae, Evalljapygidae, Heterojapygidae y Dinjapygidae (Pagés, 1989). El segundo grupo, Rhabdura, posee 2 superfamilias: Campodeoidea, con las familias Campodeidae y Procampodeidae, y Projapygoidea, con las familias: Anajapygidae, Projapygidae y Octostimatidae (Silvestri, 1912; Rusek, 1982; Pagés, 1989). En el mundo se han descrito cerca de un millar de especies. En México, se han registrado 6 familias (Cuadro 1), con 17 géneros y 48 especies. Algunos de los registros están en el trabajo de Allen (2002) quien hizo una revisión de los Diplura de Norteamérica, incluyendo a México.

De la familia Anajapygidae, *Anajapyx* tiene 2 especies distribuidas en Oaxaca y Veracruz. Projapygidae, cuyos registros están en Oaxaca y Tabasco sólo presenta 1 género *Symphylurinus* y 2 especies (Smith, 1960).

De Japygidae, en México se conocen *Mixojapyx* y *Allojapyx*, el primero se distribuye en Guerrero, Quintana Roo y Veracruz (Reddell, 1983) y el segundo en el Distrito Federal, Guerrero, Michoacán, San Luis Potosí, Morelos y Veracruz. Se han encontrado ejemplares en Campeche y Tabasco; sin embargo, no se han determinado a género (Paclt, 1957).

Evalljapygidae presenta 2 géneros *Ctenjapyx* (endémico de México; Smith, 1962), con 3 especies, distribuidas en Jalisco, Oaxaca y Baja California; además de *Evalljapyx*, con 7 especies (Reddell, 1983; Palacios-Vargas, 2000), además de otros sin identificar; su distribución abarca:

Cuadro 1. Distribución de las familias de Diplura en México (nombres abreviados)

	Campodeidae	*Anajapygidae*	*Projapygidae*	*Evalljapygidae*	*Japygidae*	*Parajapygidae*
Baja California				●		
Campeche	●				●	●
Chiapas	●					●
Chihuahua						●
Distrito Federal	●			●	●	●
Durango						●
Guerrero	●				●	●
Hidalgo	●			●		●
Jalisco	●			●		●
Edo. de México	●					●
Michoacán					●	●
Morelos	●				●	●
Nayarit						●
Nuevo León	●					
Oaxaca	●	●	●	●		●
Puebla	●			●		
Querétaro	●			●		
Quintana Roo		●		●	●	●
San Luis Potosí	●				●	●
Tabasco	●		●		●	●
Veracruz	●	●		●	●	●
Yucatán						●
Zacatecas	●					

el Distrito Federal, Hidalgo, Jalisco, Puebla, Querétaro, Quintana Roo y Veracruz.

Parajapygidae comprende 2 géneros: uno endémico, *Lacandonajapyx* de Chiapas y *Parajapyx*, de amplia distribución, excepto en Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro y Zacatecas, donde no se les ha localizado; muchos de los ejemplares están en proceso de identificación.

La familia Campodeidae presenta la mayor diversidad con 3 subfamilias: Lepidocampinae, Hemicampinae y Campodeinae (Ferguson, 1990), la primera con *Lepidocampa*, recolectado en Tabasco (sin especies identificadas); la segunda, está representada por *Hemicampa bolivari*, encontrada en el Distrito Federal, Puebla y Veracruz y por *H. osborni* de Veracruz (Wygodzinsky, 1944).

La subfamilia de mayor abundancia y diversidad es Campodeinae con 7 géneros (Cuadro 2), de los cuales *Juxtlacampa* y *Paratachycampa* son troglobios, cada uno representado por una especie, el primero en Guerrero y el segundo endémico de Nuevo León. *Plusiocampa* presenta 2 especies, *P. atoyacensis* y *P. brasiliensis* recolectadas en Tabasco (Wygodzinsky, 1944).

Mexicampa es un género supuestamente endémico de México; sin embargo, Pagés (com. pers.) piensa que es un sinónimo de *Parallocampa*, por lo que es necesario realizar más estudios. En todo caso *Mexicampa* tiene 5 especies, siendo más abundantes en la parte central de México y el segundo en Nuevo León, Morelos y Guerrero.

Campodea comprende en 3 subgéneros, *Monocampa* y *Dicampa*, que son raros y se han encontrado únicamente en Puebla (sin identificar) y *Campodea*, *s. str.* con 14 especies, en Baja California, Distrito Federal, Guerrero, Morelos, Estado de México, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz y Yucatán (Hilton, 1937; Wygodzinsky, 1944). Los registros que se muestran en el cuadro 2 incluyen varias recolectas que aún se encuentran en proceso de descripción.

Además de los géneros ya mencionados, Paclt (1957) menciona la existencia de 2 especies de *Podocampa*; sin embargo, no menciona las localidades.

Abundancia. Por no ser un grupo abundante, ni presentar gran importancia económica, los dipluros han recibido poca atención para el estudio de su ecología y los trabajos son principalmente taxonómicos. Su estudio en México había sido relegado por mucho tiempo, sólo el trabajo de Wygodzinsky (1944) fue el más representativo de esta fauna mexicana y recientemente se retomó su estudio (García-Gómez, 2003, 2009, 2010; García-Gómez y Castaño-Meneses, 2007).

Por otro lado, las diferentes recolectas de organismos han sido fortuitas, de tal forma que el material biológico es reducido, tanto en número de organismos como en sitios de recolecta. No se han registrado dipluros en Aguascalientes,

Cuadro 2. Distribución de los géneros de la subfamilia Campodeinae, no se incluye *Podocampa* por no presentar localidad exacta

	Campodea	*Juxtlacampa*	*Paratachycampa*	*Parallocampa*	*Plusiocampa*	*Mexicampa*
Campeche	●					
Chiapas					●	
Distrito Federal	●				●	●
Guerrero	●	●		●		
Hidalgo	●					
Jalisco	●					
Edo. de México	●					●
Morelos	●			●		●
Nuevo León	●		●	●		
Oaxaca	●					
Puebla	●					●
Querétaro	●					●
Quintana Roo	●	●				
San Luis Potosí	●					
Tabasco	●				●	
Veracruz	●				●	●
Zacatecas	●					

Coahuila, Colima, Guanajuato, Sinaloa, Sonora y Tlaxcala, donde se encuentran sitios con condiciones ideales para recolectarlos.

La cantidad de especies mexicanas es apenas un 5.7% en comparación a las registradas en el mundo, pero es de considerar que muchos de los taxa que se tienen están en preparación y sin estudiar. Por ejemplo, en el caso de *Parajapyx*, se han recolectado 4 especies en 18 estados de México, siendo dudoso que sean los mismos taxa, considerando la diversidad de microambientes en cada una de sus regiones. Lo mismo ocurre con *Campodea*, de la que se tiene el registro de 9 especies en numerosas localidades, sobre todo en cuevas, dosel, selvas, zonas áridas y que además tienen caracteres particulares para sobrevivir a las condiciones de esos ambientes. Estos organismos están en proceso de descripción, pero la bibliografía está dispersa y es de difícil acceso.

Literatura citada

Allen, R. T. 2002. A synopsis of the Diplura of North America: keys to higher taxa, systematics, distribution and description of new taxa (Arthropoda: Insecta). Transactions of the American Entomological Society 128:403-466.

Bareth, C. 1963. Á propos des pontes et des éclosions chez *Campodea* (*C.*) *remyi* Denis. Bulletin de la société Zoologique de France 5-6:663-671.

Bareth, C. 1986. Acquisitions récentes sur l'écologie et la biologie des diploures Campodéidés (Insecta Apterygota). *In* Second International Seminar on Apterygota, R. Dallai (ed.). University of Siena. 2:96-99.

Bareth, C. y J. Pagés. 1994. Diploures cavernicoles. *In* Encyclopaedia biospeologica, I. Decou y C. Juberthie (eds). Moulis-Bucarest, Francia-Rumania. p. 277-283.

Condé, B. y P. Geeraert. 1962. Campodéidés endogés du centre des États Unis. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 101:73-160.

Denis, R. 1965. Orde des Diploures. *In* Traité de Zoologie, IX, P. P. Grassé (ed.). Masony Cie, París. p. 160-185.

Ferguson, L. M. 1990. Insecta: Diplura. *In* Soil biology guide, D. L. Dindal (ed.). John Wiley y Sons Inc., New York. p. 951-963.

González, R. 1964. Japygoidea de Sud América, 6: Revisión de la familia Dinjapigidae (Womersley, 1939). Acta Zoologica Lilloana 20:113-128.

García-Gómez, A. 2003. Contribución al conocimiento de los dipluros (Hexapoda:Diplura) en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 112 p.

García-Gómez, A. 2009. Nuevo género y nueva especie de Parajapygidae (Hexapoda: Diplura) de la selva Lacandona, México. Acta Zoológica Mexicana 25:527-535.

García-Gómez, A. 2010. Nueva especie de *Ctenjapyx* (Diplura: Dicellurata: Evalljapygidae) de Chamela, Jalisco, México. Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 47:131-134.

García-Gómez, A. y G. Castaño-Meneses. 2007. Nuevo *Symphylurinus* (Diplura: Projapygidae) para México. Revista Mexicana de Biodiversidad 78:79-84.

Hilton, W. A. 1937. Campodea from Mexico. Journal of Entomology and Zoology 29:100-104.

Paclt, J. 1957. Diplura. Genera Insectorum, Quatre-Bras, Crainhem, Belgique. p. 123.

Pagés, J. 1989. Sclérites et appendices de l'abdomen des Diploures (Insecta, Apterygota). Archives des Sciences, Genève 42:509-551.

Palacios-Vargas, J. G. 2000. Protura y Diplura. *In* Biodiversidad de México II, J. Llorente, E. González y N. Papavero (ed.).Conabio-UNAM, México. p. 275-281.

Reddell, J. 1983. A checklist and bibliography on the Japygoidea (Insecta: Diplura) of North America, Central America, and the West Indies. The Pearce-Sellards Series. Texas Memorial Museum. 41 p.

Rusek, J. 1982. *Octostigma herbivore* n. gen. et sp. (Diplura: Projapygoidea: Octostigmatidae n. fam.) injuring plant roots in the Tonga Island. New Zealand Journal Zoology 9:25-32.

Sendra, A., V. M. Ortuño, A. Moreno, S. Montagud y S. Teruel. 2006. *Gollumjapyx smeagol* gen. n., sp. n., an enigmatic hypogean japygid (Diplura: Japygidae) from the Eastern Iberian Peninsula. Zootaxa 1372:35-72.

Silvestri, F. 1911. Materiali per lo studio dei Tisanuri. XII. Un novo genere undici specie nuove di Japygidae dell'America settentrionale. Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria del Portici 5:72-87.

Silvestri, F. 1912. Tisanuri minora noti del Messico. Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria del Portici 6:204-207.

Silvestri, F. 1933. Nouvo contributo alla conoscenza dei Thysanuri del Messico. Bolletino del Laboratorio di Zoologia Generale e Agraria del Portici 27:127-144.

Smith, L. M. 1960. The family Projapygidae and Anajapygidae (Diplura) in North America. Annals of the Entomological Society of America 53:575-583.

Smith, L. M. 1962. Japygidae of South America 3: Japygidae of Chile. Proceedings of the Biological Society of Washington 75:273-292.

Wygodzinsky, P. 1944. Contribuçao ao conhecimento da familia *Campodeidae* (Enthrophi, insecta) do Mexico. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 3:367-404.

Apéndice. Listado de especies.

Taxa	*Sitio de recolecta*
Rhabdura	
Campodeoidea	
Campodeidae	
Campodeinae	
Campodea anacua Wygodzinsky, 1944	Nuevo León y Tamaulipas
Campodea aztecensis Hilton, 1937	Distrito Federal
Campodea chica Wygodzinsky, 1944	San Luis Potosí
Campodea correai Wygodzinsky, 1944	Morelos y Veracruz
Campodea folsomi Silvestri, 1912	Morelos y Veracruz
Campodea howardi Silvestri, 1911	Veracruz
Campodea kelloggi Silvestri, 1912	Baja California
Campodea lagardei Wygodzinsky, 1944	Veracruz
Campodea maya Silvestri, 1933	Guerrero
Campodea mexicana Packard, 1886	Estado de México y Veracruz
Campodea montgomeri Silvestri, 1911	Veracruz
Campodea sckultzei Silvestri, 1933	Guerrero
Campodea toltecensis Hilton, 1937	Estado de México
Campodea vaca Hilton, 1937	Yucatán
Juxtlacampa juxtlahuacensis Wygodzinsky, 1944	Guerrero
Mexicampa dampfi Wygodzinsky, 1944	Distrito Federal, Estado de México, Morelos y Puebla
Mexicampa chapulhuacanensis Wygodzinsky, 1944	Hidalgo
Mexicampa handschini Wygodzinsky, 1944	Veracruz
Mexicampa stachi Wygodzinsky, 1944	Morelos
Mexicampa pelaezi Wygodzinsky, 1944	Hidalgo
Parallocampa azteca Silvestri, 1933	Guerrero
Parallocampa cavernicola Wygodzinsky, 1944	Nuevo León
Parallocampa chipinquensis Wygodzinsky, 1944	Nuevo León
Parallocampa paupercula Silvestri, 1933	Guerrero
Paratachicampa boneti Wygodzinsky, 1944	Nuevo León
Podocampa mexicana Packard, 1886	Sin datos de recolecta
Podocampa vagans Wydgodzinsky, 1944	Sin datos de recolecta
Plusiocampa (*Litocampa*) *atoyacensis* Wygodzinsky, 1944	Veracruz
Plusiocampa (*Litocampa*) *brasiliensis* Wygozinsky, 1944	Tabasco
Hemicampinae	
Hemicampa bolivari Wygodzinsky, 1944	Distrito Federal y Veracruz
Hemicampa osborni Silvestri, 1911	
Lepidocampinae	Veracruz
Lepidocampa s. str.	Guerrero
Anajapygidae	
Anajapyx amabilis Smith, 1960	Veracruz
Anjapyx menkei Smith, 1960	Oaxaca y Veracruz

Projapygidae	
Symphylurinus marianoius García-Gómez y Castaño-Meneses, 2007	Chiapas y Tabasco
Symphylurinus strangei Smith, 1960	Oaxaca
Dicellurata	
Japygoidea	
Japygidae	
Allojapyx allodontus Silvestri, 1911	Distrito Federal, Guerrero, Michoacán, Morelos, San Luis Potosí y Veracruz
Mixojapyx conspicuus Silvestri, 1933	Veracruz
Mixojapyx dampfi Silvestri, 1948	Guerrero
Mixojapyx notabilis Silvestri 1948	Quintana Roo
Mixojapyx saussurei Humbert, 1868	Guerrero, Veracruz
Evalljapygidae	
Ctenjapyx boneti Silvestri, 1948	Baja California Sur
Ctenjapyx parkeri Smith, 1964	Oaxaca
Ctenjapyx chamelana García-Gómez, 2010	Jalisco
Evalljapyx bolivari Silvestri, 1948	Baja California Sur
Evalljapyx boneti Silvestri, 1948	Baja California Sur, Estado de México, Morelos, Puebla, San Luis Potosí y Veracruz
Evalljapyx brevipalpus Silvestri, 1911	Veracruz
Evalljapyx dolichodduus Silvestri, 1911	Baja California Sur, Distrito Federal, Guerrero, Hidalgo, Morelos, Puebla y Veracruz
Evalljapyx furciger Silvestri, 1911	Veracruz
Evalljapyx heterunus Silvestri, 1911	Veracruz
Evalljapyx vicinior Silvestri, 1948	Quintana Roo
Parajapygidae	
Lacandonajapyx cristinae García-Gómez, 2010	Chiapas
Parajapyx (s. str.) bonetianus Silvestri, 1948	Quintana Roo
Parajapyx (s. str.) intermedius Silvestri, 1948	San Luis Potosí
Parajapyx (s. str.) isabellae aztecus Silvestri, 1948	Baja California Sur, Morelos, Veracruz
Parajapyx (Grassjapyx) grassianus Silvestri, 1911	Quintana Roo, San Luis Potosí y Veracruz
Parajapyx (Grassjapyx) mexicanus Silvestri, 1911	Guerrero, Quintana Roo y Yucatán

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S243-S251, 2014
DOI: 10.7550/rmb.34716

Biodiversidad de Odonata en México

Biodiversity of Odonata in Mexico

Enrique González-Soriano[1]✉ y Rodolfo Novelo-Gutiérrez[2]

[1]*Instituto de Biología, Departamento de Zoología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A. C. Apartado postal 63, 91070 Xalapa, Veracruz, México.*
✉ *esoriano@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Se presenta un capítulo actualizado sobre Odonata de México. Desde la última actualización en 2006, se describieron 5 especies nuevas, se adicionaron 11 registros nuevos y se describieron 14 especies en estado larval. Por tanto, la lista mexicana que aquí se presenta está constituida por un total de 355 especies. Se incluyen comentarios sobre endemismo, especies amenazadas y/o en riesgo.

Palabras clave: biodiversidad, Insecta, Zygoptera, Anisoptera, México.

Abstract. An up to date chapter on the Odonata of Mexico is presented. Since the last update in 2006, 5 new species were described, 11 new records were added and 14 species have been described in their larval stage. Hence, the Mexican list presented here is constituted by a total of 355 species. Comments on endemism, endangered species and/or at risk are included.

Key words: biodiversity, Insecta, Zygoptera, Anisoptera, Mexico.

Introducción

Las libélulas (Odonata), en conjunto con las mariposas diurnas, son uno de los grupos de insectos mejor conocidos respecto a su taxonomía, biogeografía y ecología. Junto con el orden Ephemeroptera, son los únicos representantes actuales de los Palaeoptera, insectos que se distinguen por su incapacidad de plegar las alas sobre el abdomen como lo hacen los restantes grupos de Insecta (Neoptera).

Su distribución mundial es amplia, y al igual que otros organismos, su mayor diversidad se encuentra alrededor de las áreas tropicales (Kalkman et al., 2008; González-Soriano et al., 2011), especialmente en los reinos Neotropical e Hindo-Malayo en donde se encuentra alrededor de 60% de la biodiversidad mundial (Clausnitzer et al., 2009).

Clasificación. De manera tradicional se consideraba que el orden Odonata estaba constituido por 3 subórdenes: Zygoptera, Anisoptera y Anisozygoptera. Sin embargo, algunos autores incluyen en la actualidad los Anisozygoptera dentro del suborden Anisoptera (Corbet, 1999), mientras que otros los sitúan como un infraorden (Epiophlebioptera) del suborden Epiprocta (Lohmann, 1996). Con el objeto de ser consistentes con la terminología utilizada por la mayoría de los autores americanos y en virtud de que los Epiophlebioptera sólo tienen representantes asiáticos, en este capítulo usaremos el término Anisoptera para referirnos a todos aquellos odonatos de México que no pertenecen a su contraparte Zygoptera.

Descripción morfológica. Las libélulas presentan el cuerpo dividido en 3 secciones: cabeza, tórax y abdomen. En el caso de Zygoptera la cabeza se encuentra elongada transversalmente, mientras que en Anisoptera es más o menos esférica; en ella se encuentran los ojos compuestos que en el caso de los zigópteros están dispuestos de manera lateral, mientras que en los anisópteros son de mayor tamaño y ocupan la mayor parte de la misma; las antenas son reducidas y setiformes; presentan 3 ojos sencillos u ocelos. La cabeza se une al tórax por un cuello angosto. Los ojos compuestos son multifacetados y en el caso de algunos aéshnidos están constituidos por miles de omatidios. El tórax se encuentra dividido en 2 partes: un protórax pequeño y móvil seguido de un pterotórax grande, rígido e inmóvil constituido por la unión del meso y metatórax en donde se insertan las alas. Debido al gran crecimiento de las pleuras, el pterotórax adquiere una forma muy peculiar que ocasiona que las alas, en relación con las patas, se encuentren dirigidas hacia la parte posterior del cuerpo, mientras que las segundas hacia la parte anterior. El abdomen es más o menos cilíndrico y consta de 10 segmentos. Los apéndices abdominales se encuentran en el último segmento abdominal y en el caso

Recibido: 06 diciembre 2012; aceptado: 07 mayo 2013

de los machos de Anisoptera están representados por los cercos y el epiprocto y en Zygoptera por los cercos y los paraproctos. Los machos presentan un órgano copulador único en los insectos, localizado en la parte ventral del segundo y tercer segmento abdominal.

Talla. El tamaño de estos insectos es muy variable; en México por ejemplo existen organismos tan diminutos como los pertenecientes a *Ischnura capreolus* (Coenagrionidae) de tan sólo 21 mm de longitud, al igual que individuos gigantes de *Pseudostigma aberrans* (Pseudostigmatidae) que llegan a medir hasta 137 mm de largo del cuerpo. No obstante la mayoría de las especies mexicanas tienen en promedio, tamaños de alrededor de 35-43 mm para zigópteros y de 59-70 mm para anisópteros.

Biología. El estudio sobre la ecología y evolución de estos insectos ha sido intenso y ha tenido un gran avance en los últimos 50 años (Corbet, 1999; Córdoba-Aguilar, 2008). Las larvas y los adultos son carnívoros, se alimentan de un grupo variado de invertebrados tanto acuáticos como terrestres, por lo que se les ha ubicado dentro del grupo funcional de depredadores generalistas (Cummins y Merrit, 1996).

Hábitat. Como insectos acuáticos, las libélulas se encuentran en casi todos los cuerpos de agua dulce del mundo. En México, algunas larvas viven en el agua salobre (*Erythrodiplax berenice*) mientras que otras se localizan en pequeños escurrideros (*Paraphlebia* spp.) o en fitotelmata (*Mecistogaster*, *Megaloprepus* y *Pseudostigma* spp.). Algunas se han adaptado exitosamente a la urbanización y usan de manera rutinaria cuerpos de agua artificiales construidos por el hombre (*Sympetrum* spp.; *Enallagma praevarum*, *Pantala flavescens*, entre otras).

Ciclo de vida. Para reproducirse, los adultos sexualmente maduros se reúnen alrededor de los cuerpos de agua para copular y ovipositar. Dependiendo de la especie, las hembras pueden insertar sus huevos dentro de las plantas (oviposición endofítica: Aeshnidae, la mayoría de Zygoptera), dejarlos caer directamente en el agua (oviposición exofítica: la mayoría de Libellulidae y Gomphidae) o de manera menos común, adherirlos a la superficie de plantas ú otros sustratos flotantes (oviposición epifítica: algunos Libellulidae como *Micrathyria* y *Elasmothemis*). De los huevos fertilizados, emerge la prolarva que es incapaz de nadar o caminar pero que está adaptada para dirigirse por medio de "saltos" al sitio en donde completará su desarrollo. El número de estadios larvales varía de 9-17; al finalizar este período, los tejidos dentro de la cutícula larval son reemplazados por los del adulto en un proceso que puede durar días y que se denomina metamorfosis. Al final de ésta, la larva sale del agua para llevar a cabo la última muda y transformarse en adulto. Cuando el adulto realiza su primer vuelo, deja atrás la cubierta larval o exuvia en el sitio donde emergió (Corbet, 1999). Los adultos recién emergidos se caracterizan por su consistencia delicada; pasan por un período pre- reproductivo lejos del agua en donde se alimentan, las gónadas alcanzan su madurez y el adulto adquiere la coloración característica de la especie. Una vez alcanzada la madurez sexual, los adultos regresan de nuevo al agua para reproducirse; por lo general los machos arriban primero y permanecen por más tiempo en el sitio de reproducción en comparación con las hembras que llegan a éste sólo de manera intermitente para copular y ovipositar.

Importancia. Los odonatos son un grupo esencial en la evaluación de los ecosistemas de agua dulce. Se usan como indicadores tanto de la calidad del agua como de la integridad ecológica de dichos ecosistemas, así como para monitorear los efectos del cambio ambiental y de la recuperación de hábitats alterados. Se les considera herramientas valiosas por los siguientes atributos: *1)* son bien conocidos taxonómicamente; *2)* los adultos de varias especies pueden ser reconocidos rápidamente en el campo; *3)* ocupan una amplia gama de hábitats acuáticos y *4)* algunas especies son sensibles a cambios en la calidad del agua y a las condiciones ecológicas del hábitat. Por otra parte, por ser depredadores y alimentarse principalmente de otros insectos, algunas especies han sido usadas con éxito como agentes biológicos para el control de especies nocivas al hombre como mosquitos, a través de la liberación masiva de estados inmaduros en hábitats confinados (Sebastián et al., 1990). Finalmente, también han sido utilizados como modelo para analizar los componentes alfa, beta y gamma de la diversidad a escala de paisaje (Louton et al., 1996; Novelo-Gutiérrez y Gómez-Anaya, 2009).

Estudios en México. Por su carácter integral, el capítulo de Philip Calvert incluido en la Biología Centrali Americana continúa siendo la obra taxonómica más importante en el estudio de los Odonata de México; en ésta, el autor describe un total de 40 especies nuevas basadas en material mexicano: 25 pertenecientes a Zygoptera y 15 a Anisoptera (Calvert, 1901-1908).

No obstante, el conocimiento moderno de las libélulas de México comenzó en 1982 con el capítulo de Dennis Paulson: "Odonata" del libro "Aquatic Biota of México, Central America and the West Indies" (Paulson, 1982). Éste fue el punto de partida de otros trabajos posteriores como "Odonata de México: situación actual y perspectivas de estudio" (González-Soriano, 1993) y "Odonata" publicado en el libro sobre "Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México" (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 1996). A finales de 2006, estos últimos autores actualizan el estado de conocimiento de las libélulas de México en su capítulo "Odonata of Mexico revisited"

del libro "Odonata, biology of dragonflies" (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2007). Adicionalmente, toda esta información se viene actualizando continuamente desde 1994 como una página electrónica publicada por la Universidad de Puget Sound, WA (Paulson y González-Soriano, 1994).

De acuerdo con el último recuento, la fauna de Odonata de México estaba constituida por 349 especies (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2007). Sin embargo, en el presente capítulo eliminamos de aquella lista 5 especies que, aunque habían sido registradas para México, su ubicación en este país no ha podido ser confirmada (*Hetaerina caja*, *Palaemnema paulina*, *Epiaeschna heros*, *Aeshna constricta* y *Libellula auripennis*), por lo que el punto de partida para la presente actualización es en realidad de 344 especies.

Por otra parte, en los últimos 7 años la actividad de varios investigadores, principalmente estadounidenses, ha permitido llenar un hueco muy importante que se tenía en el conocimiento de la odonatofauna de algunos estados del norte de México (Upson et al., 2007; Bailowitz y Danforth, 2008; Bailowitz et al., 2009; Behrstock, 2005, 2006, 2009; Behrstock et al., 2007; Paulson, 2009; Paulson, 2011).

Especies y registros nuevos para México, y cambios nomenclaturales. De la última revisión (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2007) a la fecha se han descrito 5 especies nuevas para México (Cuadro 1). De éstas, es importante mencionar que *T. levis* Garrison, 2009 era una especie que para México estaba registrada erróneamente como *T. griffini* (Martin, 1896); sin embargo, en una revisión reciente (Garrison, 2009), quedó demostrado que los ejemplares mexicanos y algunos centroamericanos correspondían en realidad a una especie nueva (*T. levis*) y que el verdadero *T. griffini* tiene una distribución más austral. Asimismo, en este período se describió por primera vez a la hembra de *Leptobasis melinogaster* González-Soriano (Abbott, 2011).

Cuadro 1. Nuevos taxa de México descritos en el período 2006-2012

Taxón	*Autor*
Amphypterygidae	
Amphipteryx chiapensis	González-Soriano, 2010
Coenagrionidae	
Argia mayi	González-Soriano, 2012
Telebasis levis	Garrison, 2009
Gomphidae	
Progomphus marcelae	Novelo-Gutiérrez, 2007a
Progomphus lambertoi	Novelo-Gutiérrez, 2007b

En lo que respecta a cambios nomenclaturales, el taxón que para México y Norteamérica era ubicado en listas anteriores como *Enallagma cyathigerum* (Charpentier, 1840) corresponde en realidad a *E. annexum* (Hagen, 1861), según estudios moleculares recientes (Turgeon et al., 2005); *E. cyathigerum* tiene una distribución euroasiática. Por otro lado, también ha quedado documentado que las poblaciones de América continental que se ubicaban anteriormente como *Dythemis multipunctata*, Kirby, 1894 corresponden en realidad a *Dythemis nigra* Martin, 1897; *D. multipunctata* es endémica de la isla de San Vicente en las Antillas Menores (Meurgey y Poiron, 2011). De manera similar, la entidad conocida como *Chrysobasis lucifer* Donnelly, 1967 fue cambiada de estatus y ubicada dentro del género *Leptobasis* (Garrison y Ellenrieder, 2010). Finalmente, *Amphipteryx longicaudata* González-Soriano, 1991 fue señalado como un sinónimo de *A. agrioides* Selys, 1853 (González-Soriano y von Ellenrieder, 2009).

Diez registros nuevos fueron añadidos a la lista de especies mexicanas (Cuadro 2). Aunque la mayoría provienen del norte de México, *Leptobasis guanacaste* pertenece a un género neotropical (Bailowitz et al., 2009). Seis de los registros nuevos pertenecen a la familia Coenagrionidae (*Argia alberta*, *E. durum*, *E. signatum*, *Ischnura barberi*, *I. damula* y *Leptobasis guanacaste*), 1 a la familia Gomphidae (*Stylurus intricatus*), 1 a la familia Corduliidae (*Epitheca princeps*) y 2 a Libellulidae (*Libellula composita* y *L. pulchella*) (ver Cuadro 2).

Diversidad

En el presente capítulo reconocemos que en el territorio nacional existen 355 especies de Odonata (Cuadro 3) que representan 6.1% de la fauna del mundo estimada en alrededor de 5 827 especies (Schorr y Paulson, 2012). Si

Cuadro 2. Nuevos registros para México 2007-2009

Especies	*Referencia*
Argia alberta	Behrstock *et al.* 2007
Enallagma durum	D. Paulson com. pers.
Enallagma signatum	Harp, 2008
Ischnura barberi	Upson *et al.* 2007
Ischnura damula	Upson *et al.* 2007
Leptobasis guanacaste	Bailowitz et al. 2007
Stylurus intricatus	D. Paulson com. pers.
Epitheca princeps	Harp, 2008
Libellula composita	Behrstock 2009
Libellula pulchella	Bailowitz y Danforth 2008

bien en las últimas décadas la curva de acumulación de especies tiende a estabilizarse y parece alcanzar la asíntota, algunas especies o registros nuevos seguramente serán añadidos en los próximos años, principalmente en aquellos grupos que son muy diversos (v. gr. Coenagrionidae) o que tienen ámbitos de distribución limitados y/o periodos de vuelo corto de los adultos (v. gr. Gomphidae, Platystictidae, Megapodagrionidae, entre otros) (Fig. 1). Cabe mencionar que en los últimos 10 años, se han descrito 10 especies nuevas para el territorio nacional (Fig. 2).

Cuadro 3. Numero de especies de Odonata de México por familia

Odonata de México (355)	
Zygoptera (150)	
Amphipterygidae (2)	Calopterygidae (10)
Coenagrionidae (96)	Lestidae (11)
Megapodagrionidae (7)	Perilestidae (1)
Platystictidae (8)	Polythoridae (1)
Protoneuridae (9)	Pseudostigmatidae (5)
Anisoptera (205)	
Aeshnidae (30)	Cordulegastridae (3)
Gomphidae (65)	*Libellulidae (107)

*En la presente lista seguimos los criterios de Garrison et al (2006), quienes señalan que la familia Libellulidae (*sensu lato*) esta compuesta de las siguientes subfamilias: Corduliinae, Macromiinae y Libellulinae.

Una comparación entre el número de especies por estado registrado en 1996 con los datos actuales, permite resaltar algunos aspectos interesantes para ambos períodos. En 1996, sólo 4 estados alcanzaban la diversidad de 100 especies o más (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 1996); en el presente trabajo se puede ver que 10 estados rebasan este límite: Chiapas, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Sonora, Tamaulipas y Veracruz (Fig. 3). Durante este lapso, el incremento en el conocimiento para algunos estados ha sido espectacular: v. gr. en 1996 para los estados de Michoacán y Sonora se registraban 38 y 37 especies, respectivamente. En 2012 el número de especies conocidas para ambos estados es de 135 y 128, respectivamente.

Especies endémicas. Del último recuento (González-Soriano y Novelo-Gutiérrez, 2007) a la fecha ha habido algunas modificaciones en relación al número de las especies endémicas de México. Por ejemplo, algunas consideradas endémicas en aquella publicación (*Argia carlcooki*, *Argia harknessi*, *Enallagma eiseni* y *Telebasis incolumis*) fueron recientemente descubiertas en el sur de los EUA (Bailowitz y Danforth, 2007; Behrstock et al., 2004; Bledsoe, 2007; Kappes y Kappes, 2006; Manolis et al., 2006). Por otro lado y por un error involuntario, González-Soriano y Novelo Gutiérrez (2007) no incluyeron *Amphipteryx agrioides* (que en aquella publicación aparecía

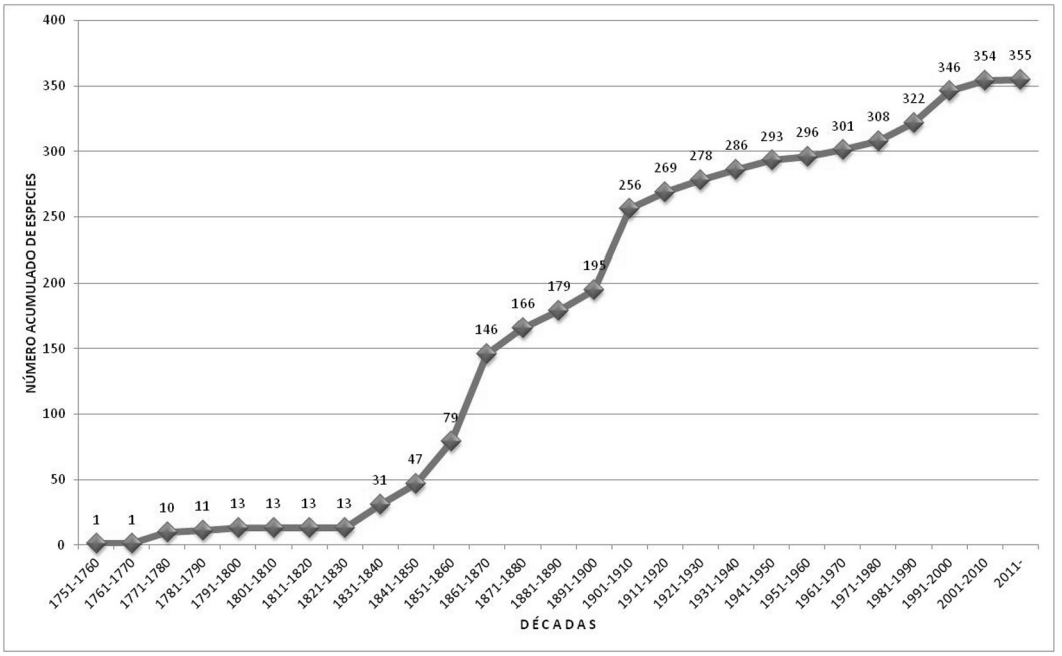


Figura 1. Número acumulado de especies descritas de México por períodos de 10 años.

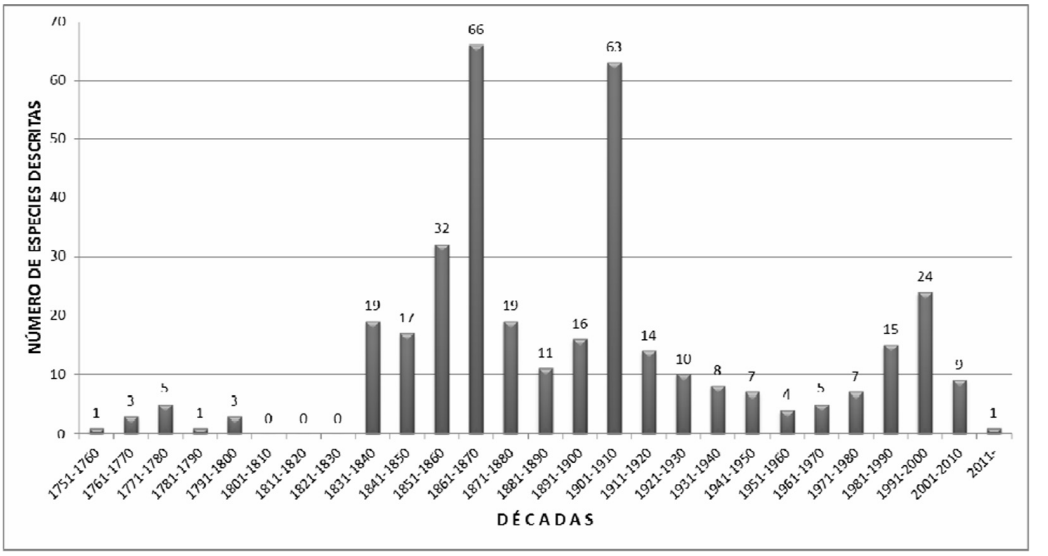


Figura 2. Número de especies descritas de México por períodos de 10 años.

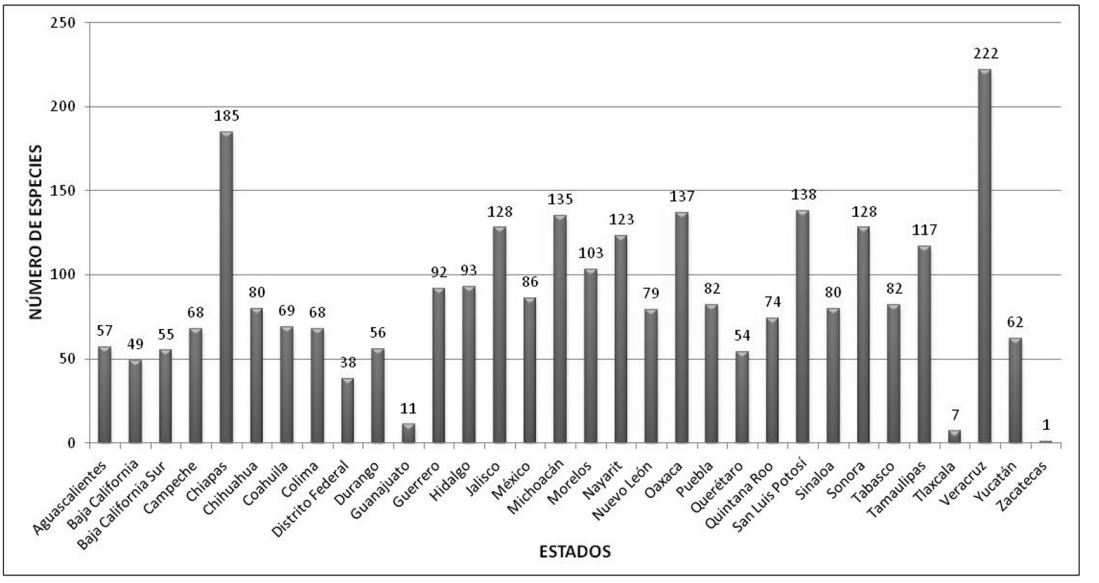


Figura 3. Número de especies por estado.

como *A. longicaudata* la cual es ahora considerada como sinónimo), *L. simplex*, *Phyllogomphoides pacificus* ni *Brechmorhoga latialata* como endémicas de México.

Por otra parte, 4 de las 5 especies nuevas que fueron descritas para México en el período han entrado por lo consiguiente en la categoría de endémicas: *Amphipteryx chiapensis*, *Argia mayi*, *Progomphus lambertoi* y *P. marcelae*. De este modo, podemos indicar que en la actualidad existen 49 especies de libélulas endémicas dentro del territorio nacional (Cuadro 4).

Finalmente, cabe señalar que no existen especies mexicanas señaladas en la Nom-059-Semarnat-2010. Sin embargo, dentro del libro rojo de especies amenazadas de la IUCN existen 6 especies señaladas como en peligro que son: *Epigomphus clavatus*, *E. donnelly*, *E. flinti*, *E. paulsoni*, *E. sulcatystila* y *Progomphus risi*. Otras 3 son consideradas también como vulnerables: *Hetaerina rudis*, *Argia sabino* y *Paraphlebia zoe* (Paulson, 2008). Otras especies que no están incluidas en la lista de la IUCN pero que de acuerdo a nuestra experiencia deberían

Cuadro 4. Especies endémicas de Odonata de México

Anisoptera	Zygoptera
Aeshnidae	Amphipterygidae
Rhionaeshna manni	*Amphypteryx agrioides*
R. vazquezae	*A. chiapensis*
Oplonaeshna magna	Coenagrionidae
Gomphidae	*Argia deami*
Epigomphus crepidus	*A. garrisoni*
E. donnellyi	*A. mayi*
E. flinti	*A. percellulata*
E. paulsoni	*A. westfalli*
E. sulcatystila	*Ischnura posita atezca*
Erpetogomphus agkistrodon	*Neoerythromma gladiolatum*
E. boa	Lestidae
E. cophias	*Archilestes regalis*
E. erici	*Lestes alfonsoi*
E. liopeltis	*L. simplex*
E. sipedon	Megapodagrionidae
E. viperinus	*Heteragrion azulum*
Ophiogomphus purepecha	*Paraphlebia hyalina*
Phyllogomphoides apiculatus	*P. zoe*
P. danieli	Platystictidae
P. indicatrix	*Palaemnema paulicaxa*
P. luisi	*P. paulicoba*
P. pacificus	*P. paulitaba*
P. nayaritensis	Protoneuridae
Progomphus amarillus	*Protoneura rojiza*
P. belyshevi	
P. marcelae	
P. lambertoi	
Libellulidae	
Stylurus falcatus	
Brechmorhoga latialata	
Macrothemis ultima	
Palthotemis cyanosoma	

estar como en peligro por tener ámbitos de distribución muy limitados y no haber sido recolectadas desde hace ya varios años a pesar de haber hecho esfuerzos por su localización son: *Phyllogomphoides indicatrix*, conocida sólo del material tipo de Ixhuatán, Chiapas (un macho) y de otro ejemplar del mismo estado alojado en la CNIN; *Progomphus amarillus*, recolectada en la Huasteca Potosina, San Luis Potosí, conocida sólo del material tipo y más recientemente de otro ejemplar hembra de la misma región de la Huasteca; *Heteragrion azulum* de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, a la cual se le conoce de muy pocos ejemplares y que tampoco ha sido recolectada en años recientes; *Lestes simplex* de la que se conocen muy pocos ejemplares; *Paraphlebia hyalina*, sólo conocida de la localidad tipo y de un par de localidades más, a pesar de una búsqueda extensa a través de los años; *Palaemnema paulicaxa* también conocida sólo de la localidad tipo y de un par de sitios adicionales en Veracruz.

Estados inmaduros. En los últimos 6 años, se han descrito las larvas de 14 especies de odonatos que se distribuyen en México, pertenecientes a 5 familias y 11 géneros. La familia con más géneros descritos en este período fue Libellulidae con 5 (*Brechmorhoga* [1], *Cannaphila* [1], *Erythrodiplax* [2], *Libellula* [1] y *Tauriphila* [1], contribuyendo así con 6 especies en total. Le sigue Coenagrionidae con 3 géneros y 5 especies (*Acanthagrion* [1], *Apanisagrion* [1] y *Argia* [3]), y las restantes 3 familias con un género y una especie cada una: Aeshnidae (*Aeshna*), Megapodagrionidae (*Paraphlebia*) y Gomphidae (*Progomphus*) (Cuadro 5).

Como complemento y por considerarlo importante, se proporcionan 2 citas de la literatura que permiten, por un lado, tener mejores elementos para separar a las larvas de especies cercanas de *Tramea* (Landwer y Sites, 2005) y por el otro, complementar la descripción de la larva de *Cora marina* Selys (Ramírez et al., 2011).

Cuadro 5. Larvas descritas para México durante el período de 2006-2012

Especies	*Autor(es)*	*Año*
Coenagrionidae		
Acanthagrion quadratum Selys	Novelo-Gutiérrez, R.	2009
Apanisagrion lais Brauer in Selys	Novelo-Gutiérrez, R.	2010
Argia barretti Calvert	Novelo-Gutiérrez, R.	2008b
A. medullaris Hagen, 1865	Pérez-Gutiérrez, L.A. y J.M. Montes-Fontalvo	2011
A. percellulata Calvert, 1902	Novelo-Gutiérrez, R. y J.A. Gómez-Anaya	2012
Megapodagrionidae		
Paraphlebia zoe Selys in Hagen	Novelo-Gutiérrez, R.	2008a
Aeshnidae		
Aeshna persephone Donnelly, 1961	Novelo-Gutiérrez, R. y K.J. Tennessen	2010
Gomphidae		
Progomphus lambertoi Novelo-Gutiérrez	Novelo-Gutiérrez, R. y J.A. Gómez-Anaya	2011
Libellulidae		
Brechmorhoga nubecula (Rambur)	von Ellenrieder, N.	2007
Cannaphila insularis funerea (Carpentier)	Trapero-Quintana, A.D. y N. Cuéllar-Araújo	2009
Erythrodiplax fervida (Erichson)	Trapero-Quintana, A.D. y B. Reyes-Tur	2008
E. basifusca Calvert	Lozano, F., J. Muzón y A. del Palacio	2011
Libellula foliata (Kirby)	Novelo-Gutiérrez, R.	2012
Tauriphila argo (Hagen)	Fleck, G., M. Brenk y B. Misof	2006

Literatura citada

Abbott, J. C. 2011. The female of *Leptobasis melinogaster* González-Soriano (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 14:171-174.

Bailowitz, R. y D. Danforth. 2007. *Argia harknessi* Calvert (Harkness' Dancer) New to the United States. Argia 19:24-25.

Bailowitz, R. y D. Danforth. 2008. *Libellula pulchella* (Twelve-spotted skimmer) without black wing tips. Argia 20:10-11.

Bailowitz, R., D. Danforth y P. Deviche. 2009. West Mexico Updated. Argia 21:15-18.

Behrstock, R. A., D. Danforth y S. Upson. 2004. Yaqui Dancer (*Argia carlcooki*, Daigle 1995), new distributional records for Northern Mexico and the U.S. Argia 16:11-16.

Behrstock, R. A., M. Dobbs, S. Dunkle y M. Overton. 2007a. Additional records of Odonata from Tamaulipas, San Luis Potosí, Hidalgo, and Queretaro states. Argia 19:30-33.

Behrstock, R. A. 2005. New state records of Odonata for Eastern México. Argia 17:13-15.

Behrstock, R. A. 2006. Five new records of Odonata for the state of Tamaulipas, Mexico, including the correction of a previously published *Brechmorhoga*. Argia 18:17-19.

Behrstock, R. A. 2009. An updated list of the Odonata of Coahuila, Mexico, including forty-one new state records and the first Mexican ocurrence of *Libellula composita* (Hagen). Bulletin of American Odonatology 11:1-7.

Behrstock, R. A., D. Danforth y S. Upson 2007. A list of the Odonata of Chihuahua state, Mexico, including new state records and the first Mexican record of *Argia alberta*, Kennedy,1918. Bulletin of American Odonatology 10:52-63.

Bledsoe, R. 2007. First record of Baja Bluet (*Enallagma eiseni*) in California. Argia 19:23-24.

Calvert, P. P. 1901-1908. Odonata. *In* Biologia Centrali Americana, volumen 50, Neuroptera, R. A. Porter, Dulau y Co., Londres, 420 p.

Clauznitzer, V., V. J. Kalkman, M. Ram, B. Collen, J.E.M. Baillie, M. Bedjanic, W.R.T., Darwall, K.-D. B. Dijkstra, R. Dowf, J. Hawking, H. Karube, E. Malikova, D. Paulson, K. Schütte, F. Suhling, R. J. Villanueva, N. von Ellenrieder y K. Wilson. 2009. Odonata enter the biodiversity crisis debate: the first global assessment of an insect group. Biological Conservation 142:1864-1869.

Corbet, P. S. 1999. Dragonflies. Behavior and ecology of Odonata. Comstock Publishers Associates, Nueva York, 829 p.

Córdoba-Aguilar, A (ed.). 2008. Dragonflies & damselfies: model organisms for ecological and evolutionary research. Oxford University Press, New York. 290 p.

Cummins, K. W. y R. W. Merrit. 1996. Ecology and distribution of aquatic insects. *In* An introduction to the aquatic insects of North America, R. W. Merrit y K. W. Cummins (eds.).

Kendhall/Hunt Publishing Company, Iowa. p. 74-86.

Fleck, G., M. Brenk y B. Misof. 2006. DNA taxonomy and the identification of immature insect stages: the true larva of *Tauriphila argo* (Hagen, 1869) (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). Annales de la Société Entomologique de France (Nouvelle série) 42:91-98.

Garrison, R. W. 2009. A synopsis of the genus *Telebasis* (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 12:1-121.

Garrison, R. W. y N. von Ellenrieder. 2010. Redefinition of *Leptobasis* Selys with the synonymy of *Chrysobasis* Rácenis and description of *L. mauffrayi* sp. nov. from Peru (Odonata: Coenagrionidae). Zootaxa 2438:1-36.

Garrison, R. W., N. von Ellenrieder y J. A. Louton. 2006. Dragonfly genera of the New World. An illustrated and annotated key to the Anisoptera. John Hopkins Univesity Press, Baltimore. 368 p.

González-Soriano, E. 1993. Odonata de México: situación actual y perspectivas de estudio. *In* Diversidad biológica de México, R. Gío-Argáez y E. López-Ochoterena (eds.). Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural XLIV:291-302.

González-Soriano, E. 2010. A synopsis of the genus *Amphipteryx* Selys, 1853 (Odonata:Amphipterygidae). Zootaxa 2531:15-28.

González-Soriano, E. 2012. *Argia mayi*, a new species from México (Zygoptera:Coenagrionidae). Organism Diversity & Evolution. DOI 10.1007/s13127-012-0078-2.

González-Soriano, E. y R. Novelo-Gutiérrez. 1996. Odonata. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). UNAM, México, D. F. p. 147-167.

González-Soriano, E. y R. Novelo-Gutiérrez. 2007. Odonata of México: revisited. *In* Odonata: biology of dragonflies, B. K. Tyagi (ed.). Scientific Publishing (India) p.105-136.

González-Soriano, E. y N. von Ellenrieder. 2009. What is *Amphipteryx agrioides* Selys, 1853 (Odonata: Amphipterygidae)? Zootaxa 2074:61-64.

González-Soriano, E., F. Noguera y L. Oñate-Ocaña. 2011. A biodiversity hotspot for odonates in Mexico: the Huasteca Potosina, San Luis Potosi. Odonatologica 40:179-190.

Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. Evolution of the Insects. Cambridge University Press, New York. 755 p.

Harp, G. L. 2008. New records for Tamaulipas and Colima states in México. Argia 20:27-28.

Kalkman, V. J., V. Clausnitzer, K. D. B. Dijkstra, A. G. Orr, D. R. Paulson y J. van Tol. 2008. Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. Hidrobiologia 595:351-363.

Kappes, E. y W. Kappes. 2006. First record of *Enallagma eiseni* from the USA. Argia 18:7.

Landwer, B. H. P. y R. W. Sites. 2005. Diagnostic efficacy of morphological characters of larval *Tramea lacerata* Hagen and *Tramea onusta* Hagen (Odonata: Libellulidae) in the Prairie region of Missouri. The Great Lakes Entomologist 38:155-163.

Lohmann, H. 1996. Das phylogenetische System der Anisoptera (Odonata) Deutsche Entomologische Zeitschrift 106:209-266.

Louton, J. A., R. W. Garrison y O. S. Flint. 1996. The Odonata of Parque Nacional Manu, Madre de Dios, Peru: natural history, species richness and comparisons with other Peruvian sites. *In* Manu, the biodiversity of southeastern Peru, D. E. Wilson y A. Sandoval (eds.). Smithsonian Institution, Washington, D. C. p. 431-439.

Lozano, F., J. Muzón y A. del Palacio. 2011. Description of final stadium larva of *Erythrodiplax connata* and *E. basifusca* and redescription of that of *E. minuscula* (Odonata: Libellulidae). International Journal of Odonatology 14:127-135.

Manolis, T., M. J. Iliff y R. A. Erickson. 2006. First records of *Enallagma eiseni* and *Telebasis incolumis* from Northern Baja California. Argia 18:4-6.

Meurgey, F. y C. Poiron. 2011. The true *Dythemis multipunctata* Kirby, 1894, from the West Indies and proposed new taxonomic status (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). Zootaxa 3019:51-62.

Novelo-Gutiérrez, R. 2007a. *Progomphus marcelae* spec. nov. from western Mexico (Odonata:Gomphidae). Odonatologica 36:79-84.

Novelo-Gutiérrez, R. 2007b. *Progomphus lambertoi* (Odonata: Anisoptera:Gomphidae) a new species from Mexico. Proceedings of the Entomological Society of Washington. 109:791-797.

Novelo-Gutiérrez, R. 2008a. Description of the larva of *Paraphlebia zoe* Selys *in* Hagen, 1861 (Odonata: Megapodagrionidae). Zootaxa 1876:29-34.

Novelo-Gutiérrez, R. 2008b. Description of the last instar larva or *Argia barretti* Calvert (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 37:367-373.

Novelo-Gutiérrez, R. 2009. Description of the larva of *Acanthagrion quadratum* Selys, with a key to the known larvae of the genus (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 38:321-328.

Novelo-Gutiérrez, R. 2010. The larva of *Apanisagrion lais* (Brauer *in* Selys) (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica 39:259-264.

Novelo-Gutiérrez, R. 2012. The larva of *Libellula foliata* (Kirby, 1889) (Odonata: Libellulidae). Organisms Diversity & Evolution. DOI 10.1007/s13127-012-0085-3

Novelo-Gutiérrez, R. y J. A. Gómez-Anaya. 2009. A comparative study of Odonata (Insecta) assemblages along an altitudinal gradient in the Sierra de Coalcomán Mountains, Michoacán, Mexico. Biodiversity & Conservation 18:679-698.

Novelo-Gutiérrez, R. y J. A. Gómez-Anaya. 2011. The larva of *Progomphus lambertoi* Novelo-Gutiérrez, 2007 (Odonata: Gomphidae). Zootaxa 2872:58-62.

Novelo-Gutiérrez, R. y J. A. Gómez-Anaya. 2012. Description of the larva of *Argia percellulata* (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 15:45-50.

Novelo-Gutiérrez, R. y K. J. Tennessen. 2010. Description of the larva of *Aeshna persephone* Donnelly, 1961 (Odonata: Aeshnidae). Zootaxa 2484:61-67.

Paulson, D. R. 1982. Odonata. *In* Aquatic biota of Mexico,

Central America and the West Indies, S. H. Hurlbert y A. Villalobos-Figueroa (eds.). San Diego State University, San Diego. p. 249-277.

Paulson, D. R. 2008. Critical species of Odonata in the Neotropics. International Journal of Odonatology 7:163-188.

Paulson, D. R. 2009. Additional comments about Odonata of Baja California Sur. Argia 21:12-13.

Paulson, D. R. 2011. Confusion in *Brechmorhoga* (Clubskimmers) and correction on distribution records in Tamaulipas and Nayarit, Mexico. Argia 23:6-7.

Paulson, D. R. y E. González-Soriano. 1994. Última actualización: junio 26, 2012, The Odonata of Mexico, publicación electrónica http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/mexican-odonata/; última consulta: 18.XI.2012.

Pérez-Gutiérrez, L. A. y J. M. Montes-Fontalvo. 2011. Description of the last stadium larvae of *Argia medullaris* Hagen *in* Selys and *A. variegata* Förster (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology 14:217-222.

Ramírez, A., M. Altamiranda-Saavedra, P. Gutiérrez-Fonseca y M. Springer. 2011. The neotropical damselfly genus *Cora:* new larval descriptions and a comparative analysis of larvae of known species (Odonata: Polythoridae). International Journal of Odonatology 14:249-256.

Schorr, M. y D. Paulson. 2012. Última actualización: 27 septiembre 2012, World Odonata List. publicación electrónica. http://www.pugetsound.edu/academics/academic-resources/slater-museum/biodiversity-resources/dragonflies/world-odonata-list/; última consulta: 18.XI.2012.

Sebastian, A., M. M. Sein, M. M. Thu y P. S. Corbet. 1990. Suppresion of *Aedes aegypti* (L.) (Diptera:Culicidae) using augmentative release of dragonfly larvae (Odonata: Libellulidae) with community participation in Yangon, Myanmar. Bulletin of Entomology Research 89:223-232.

Trapero-Quintana, A. D. y N. Cuéllar-Araújo. 2009. Description of the last instar larva of *Cannaphila insularis funerea* (Carpenter, 1897) (Anisoptera: Libellulidae), with notes on the habitat of the species. Zootaxa 2034:61-64.

Trapero-Quintana, A. D. y B. Reyes-Tur. 2008. Description of the last instar larva of *Erythrodiplax fervida* (Erichson, 1848) (Anisoptera: Libellulidae), with notes on the biology of the species. Zootaxa 1688:66-68.

Turgeon, J., R. Stoks, R. A. Thum, J. M. Brown y M. A. McPeek. 2005. Simultaneous quaternary radiations of three damselfly clades across the Holartic. American Naturalist 165:79-107.

Upson, S., D. Danforth, E. González-Soriano, R. A. Behrstock y R. A. Bailowitz. 2007. A preliminary checklist of the Odonata of Sonora, Mexico. Argia 10:23-51.

von Ellenrieder, N. 2007. Some Libellulidae from the Yungas Forest, Argentina: *Macrothemis hahneli* Ris, *Brechmorhoga nubecula* (Rambur) and *Dasythemis minckiclara* Ris (Anisoptera). Odonatologica 36:263-273.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S252-S256, 2014
DOI: 10.7550/rmb.34417

Biodiversidad de Psocoptera (Insecta: Psocodea) en México

Biodiversity of Psocoptera (Insecta: Psocodea) in Mexico

Alfonso N. García-Aldrete✉

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *anga@ib.unam.mx*

Resumen. La fauna de Psocoptera de México está constituida por 766 especies, en 105 géneros y 37 familias; el 75% de las especies se distribuye en un "hot spot" de biodiversidad, al sur del paralelo 19° N, entre los meridianos 91°-101° O, en el que se encuentran los estados más ricos en Psocoptera: Chiapas, Oaxaca y Veracruz. Nueve géneros agrupan al 51.1% de las especies y 52 géneros agrupan al 8.6% de las especies. El nivel de endemismo es de 71.9%.

Palabras clave: riqueza biológica, taxonomía, Norteamérica, neotrópico.

Abstract. The psocid fauna of Mexico is constituted by 766 species, in 105 genera and 37 families; 75% of the species occur in a biodiversity hot spot, south of parallel 19° N, between meridians 91°-101° W, in which the richest states for Psocoptera are found: Chiapas, Oaxaca and Veracruz. Nine genera include 51.1% of the species, and 52 genera include 8.6% of the species. The level of endemism is 71.9%.

Key words: biological richness, taxonomy, North America, neotropics.

Introducción

Psocoptera es el orden no parásito del superorden Psocodea, que también incluye a Phthiraptera. Para relaciones de filogenia ver http://tolweb.org/Psocodea/8235/2006.10.08. Se reconocen 3 subórdenes: Trogiomorpha, Troctomorpha y Psocomorpha, siendo este último el más grande y variado. Son insectos hemimetábolos, sin cercos, de 1-12 mm de longitud, de cuerpo blando, con cabeza grande y móvil, con antenas filiformes, post-clípeo protuberante, mandíbulas asimétricas y maxilas con lacinias libres, alargadas. Las alas son membranosas, con poca venación, mantenidas en reposo como techo de 2 aguas sobre el abdomen; el braquipterismo y el apterismo son frecuentes. Parecen ser de vuelo débil y pueden ser llevados por el viento, para formar parte del plancton aéreo. Tarsos de 2-3 segmentos en los adultos, siempre de 2 segmentos en las ninfas. Se alimentan de algas epífitas y epigeas, y de líquenes, así como de huevecillos de insectos y restos de insectos muertos, lo que los hace ser, ocasionalmente, plagas de herbario y de colecciones de insectos (Figs. 1-4).

Mockford (datos no publicados), clasificó los principales hábitats de psócidos como sigue: *1)* follaje vivo, incluyendo follaje vivo de gramíneas, herbáceas, enredaderas, arbustos y árboles; *2)* follaje muerto; *3)* hojarasca; *4)* cortezas, incluyendo troncos y ramas de árboles, enredaderas leñosas (superficies y grietas de cortezas y espacios subcorticales); *5)* superficies de rocas y *6)* habitaciones humanas, paredes, libros, muebles, etcétera. Nidos de aves y de mamíferos encajan en las categorías 2 o 3. Productos alimenticios almacenados se encuentran cercanos a la categoría 3.

Las formas aladas generalmente pasan por 6 estadios ninfales, antes de mudar al estado adulto, adquiriendo primordios alares en el estadio 2. Formas braquípteras o ápteras generalmente pasan por menos estadios ninfales, generalmente 4. Los huevecillos se depositan aisladamente o en grupos, desnudos o cubiertos por partículas del substrato, o cubiertos por una telilla.

Referencias importantes para el estudio de este orden de insectos son las siguientes: en general: Badonnel (1951), New (1987), Lienhard (1998); para Norteamérica y el neotrópico: Mockford (1991, 1993, 1996), García-Aldrete y Mockford (2012). Para excelentes fotografías de psócidos de Norteamérica ver http://bugguide.net/node/view/67, http://sam-diane.com/psocoptera_of_texas_1.html. Para un listado general de especies descritas de Psocoptera, Lienhard y Smithers (2002) y http://Psocodea.SpeciesFile.org, son muy útiles.

Recibido: 20 noviembre 2012; aceptado: 05 junio 2013

Figuras 1-4. Algunos psocópteros de México. 1, *Rhyopsoculus mexicanus* García-Aldrete, Chamela, Jalisco. 2, *Goja reticulata* Casasola y García-Aldrete, Omiltemi, Guerrero. 3, *Lachesilla tropica* García-Aldrete, Ocozocoautla, Chiapas. 4, *Garcialdretia veracruzensis* Mockford, Los Tuxtlas, Veracruz.

Diversidad

Los datos presentados en esta sección, se han actualizado del listado original de Psocoptera de México, de Mockford y García-Aldrete (1996), actualizados por García-Aldrete (2008). Hasta el momento, se han registrado en México 766 especies, en 105 géneros y 37 familias, distribuidas como sigue. Trogiomorpha: 80 especies, 59 descritas, 52 endémicas, 0 fósiles; Troctomorpha: 73 especies, 49 descritas, 47 endémicas, 2 fósiles; Psocomorpha: 613 especies, 317 descritas, 459 endémicas, 3 fósiles; en total: 766 especies, 425 descritas, 558 endémicas, 5 fósiles (Cuadro 1).

Los datos anteriores están respaldados por los listados

Cuadro 1. Géneros de Psocoptera en México y número de especies por género (en paréntesis)

Lachesilla (178); *Trichadenotecnum* (39); *Psyllipsocus* (32); *Valenzuela*, *Ectopsocus* (26); *Liposcelis* (24); *Goja*, *Indiopsocus* (23); *Peripsocus* (21); *Lichenomima*, *Ptycta* (19); *Blastopsocus*, *Lithoseopsis*, *Metylophorus* (17); *Archipsocus* (15); *Blaste* (13); *Epipsocus* (11); *Elipsocus*, *Loneura* (9); *Echmepteryx*, *Kaestneriella*, *Philotarsus*, *Rhyopsocus*, *Steleops*, *Tapinella* (8); *Amphigerontia*, *Cerastipsocus*, *Cerobasis* (7); *Hyalopsocus*, *Polypsocus*, *Triplocania* (6); *Aaroniella*, *Embidopsocus*, *Myopsocus* (5); *Belaphotroctes*, *Dasydemella*, *Hemipsocus*, *Pachytroctes*, *Pararchipsocus*, *Xanthocaecilius* (4); *Archipsocopsis*, *Camelopsocus*, *Dorypteryx*, *Garcialdretia*, *Lepinotus*, *Musapsocus*, *Neolepolepis*, *Palmicola*, *Prolachesilla*, *Pseudarchipsocus*, *Psocidus*, *Stenocaecilius* (3); *Asiopsocus*, *Cladiopsocus*, *Epitroctes*, *Haplophallus*, *Nanolachesilla*, *Nepiomorpha*, *Notiopsocus*, *Pseudocaecilius*, *Psococerastis*, *Psocus*, *Psoquilla*, *Pteroxanium*, *Thylacella*, *Trogium* (2); *Anomopsocus*, *Belaphopsocus*, *Bertkauia*, *Blastopsocidus*, *Compsocus*, *Cyptophania*, *Dasypsocus*, *Dolabellopsocus*, *Ectopsocopsis*, *Electrentomopsis*, *Eremopsocus*, *Ghesquierella*, *Graphopsocus*, *Heterocaecilius*, *Loensia*, *Mesepipsocus*, *Nadleria*, *Nanopsocus*, *Nepticulomima*, *Neurostigma*, *Omilneura*, *Orocaecilius*, *Peritroctes*, *Proentomum*, *Protroctopsocus*, *Pseudorypteryx*, *Psocathropos*, *Rhyopsocoides*, *Rhyopsoculus*, *Scytopsocus*, *Seopsocus*, *Soa*, *Sphaeropsocopsis*, *Spurostigma*, *Trichopsocus*, *Troctopsoculus*, *Troctopsocus*, *Thyrsopsocus* (1)

mencionados arriba y por ejemplares depositados en la Colección Nacional de Insectos (CNIN, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México), y en la colección de Edward L. Mockford (School of Biological Sciences, Illinois State University, Normal, Illinois, USA).

La distribución en México se muestra en la figura 5, con el número de especies por estado; la distribución es asimétrica, y refleja parcialmente el esfuerzo de recolecta en las diferentes entidades, además de indicar las áreas de riqueza natural, vgr., el estado de Nuevo León ha sido más intensamente muestreado que otros estados del norte de México. El área del sureste de México, marcada en el mapa, al sur del paralelo 19° N, entre los meridianos 91°-101° O, constituye un "hot spot" de biodiversidad, en el que se ha registrado el 75% del total de especies de psocópteros del país (Mockford y García-Aldrete, 1996).

El nivel de endemismo es extremadamente alto (71.9%), cifra que es posible que se modifique al aumentar el nivel del conocimiento del orden, tanto en México como en los países circundantes, principalmente. Dentro del grupo de las especies no endémicas, se reconocen las siguientes categorías: pantropicales 19, de amplia distribución en América tropical 21, cosmopolitas no tropicales 11,

Figura 5. Número de especies de Psocoptera en cada estado de México y en las islas Marías y Revillagigedo.

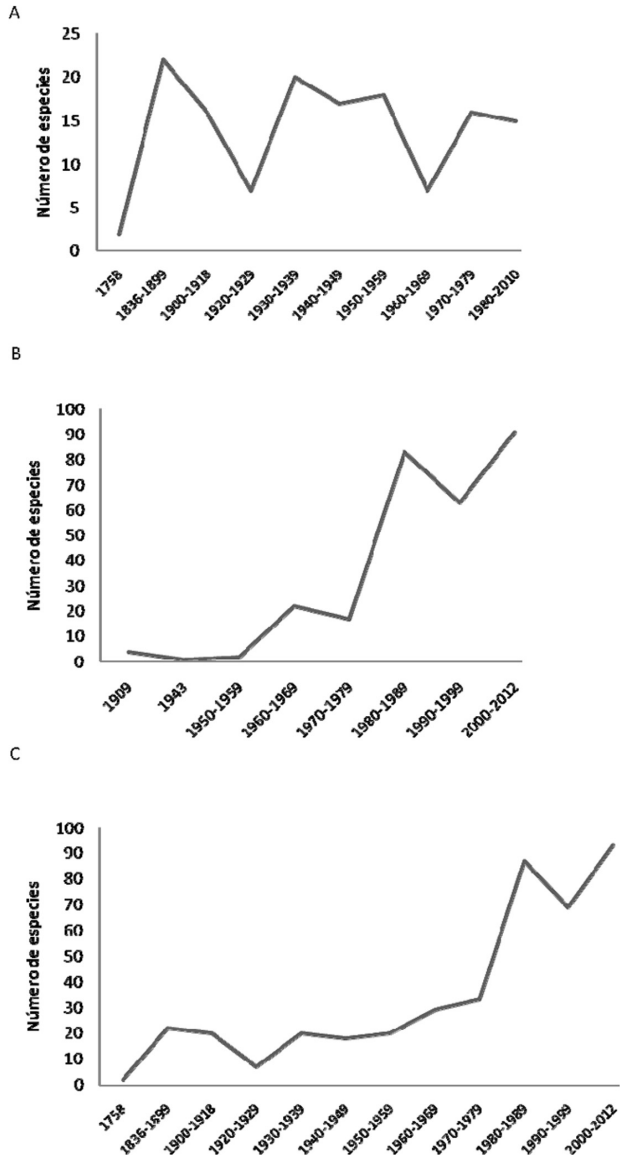


Figura 6. A, número de especies de psocópteros descritas con base en ejemplares no mexicanos, por año de descripción. Estas especies fueron luego registradas en México. B, número de especies de psocópteros descritas con base en ejemplares mexicanos, por año de descripción. C, número de especies de psócopteros de México por año de descripción (acumulativa de las 2 anteriores).

compartidas con Estados Unidos 81, compartidas con Centroamérica 58, compartidas con Sudamérica 29, compartidas con el Caribe 7, además, sendas especies son compartidas con Costa de Marfil y con Isla de la Ascensión.

El tamaño actual del orden es de 5 720 especies (Zhang, 2011), con lo que la fauna de México representa el 13.3% del total mundial, cifra muy cercana al patrón taxonómico establecido por Toledo (1994), de que "México parece contener entre un 10 y un 12% del total de la biota del mundo".

Seguramente hay especies adicionales de psocópteros que no han sido aún recolectadas; otro vistazo a la figura 5 daría pie a la especulación de que muestreos en entidades pobremente estudiadas (vgr., Sonora, Coahuila, Zacatecas, Aguascalientes, Guanajuato, Campeche, Quintana Roo y Yucatán), podrían ser muy productivos. Asimismo, es altamente probable que muestreos a grano fino en el área de "hot spot" indicada arriba, aumentasen significativamente el número de especies en esa área, en apoyo de lo cual existe abundante evidencia al respecto, particularmente en Chiapas, Guerrero, Oaxaca y Veracruz.

Lamentablemente, los patrones poblacionales en este orden de insectos han sido solo mínimamente estudiados (especies raras, abundantes, terrestres, parásitas, etcétera).

La figura 6A muestra el número de especies de psocópteros descritas con base en ejemplares no mexicanos, por año de descripción; estas especies fueron luego registradas en México. La figura 6B muestra el número de especies de psocópteros descritas con base en ejemplares mexicanos, por año de descripción, y la figura 6C es una gráfica acumulativa de las 2 anteriores. El periodo de descripción de especies de México se inicia en 1758, con 2 especies descritas por Linneo, y se extiende hasta este año (2012), con una fase de gran actividad descriptiva a partir de 1959, que cubre el periodo de mayor actividad profesional, principalmente de Mockford, García-Aldrete y Badonnel, quienes describieron respectivamente 120, 209 y 38 especies mexicanas, algunas en colaboración. Otros investigadores que han descrito un número significativo de especies mexicanas son Banks (16**)**, Casasola-González (24) y Yoshizawa (21).

Agradecimientos

A Felipe Villegas-Márquez (Instituto de Biología, UNAM) y a Leidys Murillo-Ramos (Facultad de Ciencias, UNAM) por las ilustraciones. Al Instituto de Biología, UNAM, por el apoyo continuo a mis labores de investigación.

Literatura citada

Badonnel, A. 1951. Psocoptères. *In* Traité de Zoologie, volumen 10, P. P. Grassé, (ed.), Paris. fasc. 2:1301-1340.

García-Aldrete, A. N. 2008. Psocópteros (Insectos). *In* Catálogo taxonómico de especies de México, en Capital Natural de México. Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad,

S. Ocegueda y J. Llorente-Bousquets (coords.). Conabio, México, D. F. CD 1.

García-Aldrete, A. N. y E. L. Mockford. 2012. Capítulo 30. Psocoptera. *In* Insetos do Brasil: diversidade e taxonomía, J. A. Rafael, S. A. Casari et al. J. A. Rafael, G. A. R. Melo, C. J. B. de Carvalho, S. A. Casari y R. Constantino (eds.). Holos Editores, Sao Paulo, Brasil. p. 547-565.

Lienhard, C. 1998. Psocoptères euro-méditerranéens. Faune de France 83:1-517.

Lienhard, C. y C. N. Smithers. 2002. Psocoptera (Insecta). World Catalogue and Bibliography. Instrumenta Biodiversitatis V. Muséum d´histoire naturelle, Genève. 745 p.

Mockford, E. L. 1991. New species and records of Psocoptera (Insecta) from Roraima state, Brazil. Acta Amazonica 21:211-318.

Mockford, E. L. 1993. North American Psocoptera (Insecta). Flora and Fauna Handbook 10. Sandhill Crane Press, Gainesville. 455 p.

Mockford, E. L. 1996. New species and records of Psocoptera from northern Venezuela. Tropical Zoology, Special Issue 2:1-98.

Mockford, E. L. y A. N. García-Aldrete. 1996. 16. Psocoptera. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. E. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 175-205.

New, T. R. 1987. Biology of the Psocoptera. Oriental Insects 21:1-109.

Toledo, V. M. 1994. La diversidad biológica de México. Nuevos retos para la investigación en los noventas. Ciencias 34:43-59.

Zhang, Z. Q. 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa 3148:99-103.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S257-S263, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32049

Biodiversidad de Megaloptera y Raphidioptera en México

Biodiversity of Megaloptera and Raphidoptera in Mexico

Atilano Contreras-Ramos[1]✉ y María V. Rosas[2]

[1]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Instituto Profesional de la Región Sur, Campus Sur, Universidad Autónoma del Estado de Morelos. Av. 18 de Marzo 617, 62900 Jojutla, Morelos, México.*
✉ *acontreras@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Neuropterida es un taxón monofilético conformado por los órdenes Megaloptera, Raphidioptera y Neuroptera. En esta contribución se presenta la diversidad de Megaloptera y Raphidioptera en México, los órdenes de menor diversidad dentro de Neuropterida. Algunos megalópteros alcanzan una envergadura alar de casi 18 cm y poseen mandíbulas modificadas a manera de colmillo en los machos. Existen poco más de 328 especies descritas en el mundo. En México, se encuentran distribuidas 13 especies, incluidas en 5 géneros en las familias Corydalidae y Sialidae, lo cual representa el 3.9% de la fauna mundial. Las especies de Raphidioptera se caracterizan por poseer un largo protórax, alas hialinas con un marcado pterostigma, así como un largo ovipositor en las hembras. Se considera un grupo relicto con sólo 240 especies en el mundo, en las familias Inocelliidae y Raphidiidae. En México se encuentran 14 especies descritas de 4 géneros en ambas familias, lo cual representa el 5.8% de la fauna mundial. Las especies del orden parecen necesitar un periodo de baja temperatura para completar su ciclo de vida, lo cual podría explicar la ausencia de rafidiópteros en zonas tropicales.

Palabras clave: Neuropterida, Corydalidae, Sialidae, Inocelliidae, Raphidiidae.

Abstract. Neuropterida is a monophyletic taxon composed of the orders Megaloptera (dobsonflies and alderflies), Raphidioptera (snakeflies) and Neuroptera (lacewings). This contribution presents the diversity of Megaloptera and Raphidioptera in Mexico, the lower diversity orders within Neuropterida. Some dobsonflies reach a wingspan of almost 18 cm and posses tusk-like modified mandibles in males. There are little more than 328 described species worldwide. Thirteen species are distributed in Mexico, included in 5 genera in the families Corydalidae and Sialidae, which represent 3.9% of the world fauna. Raphidioptera species are characterized by their long prothorax, their hyaline wings with a distinct pterostigma and the long ovipositor of females. They are a relict group with only 240 species worldwide, in the families Inocelliidae and Raphidiidae. In Mexico there are 14 described species of 4 genera in both families, which represent 5.8% of the world fauna. Raphidiopterans seem to require a period of low temperature to complete their life cycle, which could explain the absence of snakeflies in tropical areas.

Key words: Neuropterida, Corydalidae, Sialidae, Inocelliidae, Raphidiidae.

Introducción

Megaloptera. El orden Megaloptera es considerado uno de los más primitivos entre los órdenes holometábolos y conforma junto con Raphidioptera y Neuroptera el grupo natural Neuropterida (Kristensen, 1991; Winterton et al., 2010). Los megalópteros adultos pueden ser insectos espectaculares. Los machos del género *Corydalus* poseen mandíbulas modificadas a manera de colmillo que aumentan su longitud en función del tamaño del individuo. Algunas especies como *Corydalus magnus* llegan a tener una envergadura alar de casi 18 cm, mientras que los adultos de *Platyneuromus*, en particular los machos, poseen expansiones de la cabeza posteriores a los ojos que les dan un aspecto extraño y que, al parecer, también incrementan su tamaño en función de la talla del individuo (Contreras-Ramos, 2011).

La cabeza en los megalópteros es generalmente aplanada, con un desarrollo variable de los márgenes postoculares del cráneo y con una espina postocular (Glorioso, 1981). Sus alas poseen las principales venas longitudinales y muchas transversales. Se distinguen por poseer un margen anal amplio, el cual se dobla al tenerlas en reposo sobre el cuerpo. Los machos carecen de órgano intromitente; en su lugar recurren a un espermatóforo blando que es transferido a la hembra (Contreras-Ramos, 2011). La morfología genital masculina incluye 2 pares de

Recibido: 06 junio 2012; aceptado: 04 diciembre 2012

apéndices conspicuos, los novenos gonostilos (ventrales) y los décimos terguitos (dorsales), lo cuales pueden ser bastante uniformes entre especies. Esto parece indicar baja selección sexual por las hembras. No obstante, hay que considerar que en *Corydalus* los machos muestran hipertrofia mandibular con alometría, que podría reflejar selección sexual por antagonismo entre machos (Contreras-Ramos, 2011).

Las larvas pueden alcanzar hasta 8 cm de longitud en su madurez. Se caracterizan por poseer de 7 a 8 filamentos laterales abdominales. Las larvas de ciertos coridálidos poseen racimos de branquias traqueales bajo los filamentos. Además de filamentos laterales y branquias traqueales, las larvas presentan espiráculos para el intercambio gaseoso a partir de aire atmosférico, lo cual les confiere mayor resistencia a la desecación temporal del hábitat. La pupa de Megaloptera es terrestre; ésta surge de una larva que abandona el medio acuático y no se alimenta, la prepupa, que construye una cámara pupal cerca del agua bajo un substrato como una piedra. La pupa posee mandíbulas conspicuas y funcionales, por lo cual es capaz de morder en su defensa (Contreras-Ramos, 1999).

Las especies de Megaloptera pasan el estado larval en el medio acuático. En México, todas las especies están asociadas a ambientes lóticos, generalmente en buena o excelente condición ecológica (nula o baja contaminación, buena oxigenación del agua). Dichos ambientes van desde pequeños arroyos intermitentes en zonas áridas, hasta arroyos de montaña en zonas boscosas y ríos caudalosos en latitudes tropicales. Las larvas de Sialidae prefieren sedimentos suaves con detrito, en zonas de remanso de las corrientes, donde se alimentan de presas pequeñas como larvas de insectos y anélidos (Flint et al., 2008). Las larvas de Corydalidae pueden estar en zonas de rápidos, en hojarasca y en otros substratos como troncos o musgo (Contreras-Ramos, 1999).

Los adultos son de hábitos nocturnos, no se alimentan y tienen un vuelo relativamente lento (Contreras-Ramos, 2011), aunque pueden recorrer distancias amplias. Después de la cópula, las hembras buscan un substrato adecuado, como una pared rocosa por donde corre un río, o un tronco u hojas de ramas que quedan sobre el agua, donde ovipositan masas de huevos blanquecinas de tamaño cercano al de una moneda (Contreras-Ramos, 2000). Al emerger, las larvas de primer estadio caen al agua, donde pasan un periodo de desarrollo, que en nuestro país probablemente sea de 1 año (Contreras-Ramos, 2000). Las larvas son depredadoras generalistas y al menos en cautiverio, también se alimentan de carroña. Al término de su desarrollo, las larvas de último estadio o prepupas, abandonan el medio acuático y construyen una celda bajo una roca o un tronco, donde mudan y se convierten en pupas décticas y exaradas. Después de varios días, emergen los adultos, los que poseen un periodo de vida relativamente corto (entre 1 y 2 semanas) y no se alimentan, aunque sí beben agua y soluciones dulces en cautiverio.

Para la identificación taxonómica de los megalópteros adultos de México pueden utilizarse los trabajos de Penny y Flint (1982), Glorioso y Flint (1984) y Contreras-Ramos (1997, 1998, 2008). Contreras-Ramos y Harris (1998) aportaron una clave a género para las larvas de México.

Raphidioptera. Las especies del orden Raphidioptera se caracterizan por poseer una cabeza prognata aplanada, un largo protórax a manera de cuello, alas hialinas subiguales con un marcado pterostigma, venación en red, así como un largo ovipositor en las hembras (Aspöck et al., 1991; Aspöck y Aspöck, 1996; Haring et al., 2011). Los adultos son de tamaño medio con una longitud del ala anterior de 5-20 mm (Aspöck y Aspöck, 1996). Raphidioptera es un pequeño orden de insectos con apariencia de fósiles vivientes, pues sus especies no han cambiado en apariencia desde hace 140 millones de años (Aspöck y Aspöck, 1996; Haring et al., 2011). Raphidioptera es un grupo uniforme en morfología general, pero que puede identificarse sin problema con base en la genitalia de los machos, que provee caracteres útiles y confiables (Aspöck y Aspöck, 1996, 2008).

El orden está confinado a zonas boscosas (hábitats maderables) de la región Holártica, excepto partes norte y este de Norteamérica (Aspöck y Aspöck, 1996). En el Nuevo Mundo, el orden se distribuye al noroeste de América y llega hasta México (Flint, 2008). Los registros más sureños son del sur de México, noroeste de África, norte de la India, Indochina y Taiwán. Tanto los adultos como las larvas poseen mandíbulas masticadoras y se alimentan de otros artrópodos. Las larvas pasan por 10 a 15 estadios. Un rasgo común para todos los rafidiópteros es que parecen necesitar un periodo de tiempo de baja temperatura (0° o poco arriba de 0°), como estímulo para completar su ciclo de vida. La necesidad de dicho estímulo podría explicar la ausencia de rafidiópteros en las zonas tropicales. Su ciclo de vida generalmente se desarrolla en un periodo de 2 años (raramente en 1), algunas veces de 3 o más, aunque no existen estudios específicos para la fauna de México. Algunas especies tienen una alta densidad poblacional y como depredadores (tanto larvas como adultos), pueden jugar un papel importante en los ecosistemas como controladores de poblaciones de insectos fitófagos. Los adultos son activos durante el día. Las larvas se encuentran bajo la corteza de los árboles, en el suelo y en los detritos principalmente alrededor de las raíces de los árboles y arbustos. Algunas especies de rafidiópteros son rara vez recolectadas, lo cual podría explicarse porque habitan el dosel de los bosques.

La primera revisión de la fauna de México fue realizada por Aspöck y Aspöck (1970). Aspöck (1975) elaboró un catálogo de especies de Raphidioptera de América. Aspöck et al. (1991) elaboraron la monografía del orden Raphidioptera para el mundo, con figuras de alas, genitalia, mapas de distribución, claves de identificación, catálogo de fósiles, sistemática y biogeografía. Más recientemente, Aspöck y Aspöck (1996) sintetizaron la información biológica y sistemática para la fauna de Raphidioptera de México, mientas que Aspöck y Contreras-Ramos (2004), describieron una especie nueva del estado de Hidalgo.

Diversidad

Megaloptera. La fauna mundial de Megaloptera consiste en poco más de 328 especies descritas (Cover y Resh, 2008). En México, el orden comprende 5 géneros y 13 especies (Contreras-Ramos, 2000, 2011), es decir 3.9% de la fauna mundial. El orden se divide en 2 familias, Corydalidae y Sialidae. La primera comprende las subfamilias Corydalinae y Chauliodinae. Se ha mencionado la posibilidad de una mayor cercanía entre Sialidae y Chauliodinae, al presentar ambos taxones especializaciones como la reducción de la segmentación en partes bucales, fusión de estructuras de la cabeza y reducción en apéndices genitales (Contreras-Ramos, 2004).

En México, la subfamilia Corydalinae está representada por 11 especies, mientras que la subfamilia Chauliodinae y la familia Sialidae están representadas por 1 especie cada una (Cuadro 1, Fig. 2). De manera general, las especies de *Corydalus* se distribuyen en todo el territorio nacional, mientras que las especies de *Chloronia* y *Platyneuromus* se apegan más a un patrón neotropical. Individualmente, en *Corydalus* las especies de mayor distribución son *Corydalus luteus* y *C. texanus*. La primera se distribuye de Texas a Panamá, pasando por gran parte del territorio oriental de México, particularmente en zonas semiáridas alrededor de los 800 m de elevación (Contreras-Ramos, 1998). *Corydalus texanus* se distribuye desde el occidente de Estados Unidos, por el occidente de México, hacia Morelos y Veracruz a lo largo del Eje Volcánico Transmexicano, con posible presencia en Guatemala, en altitudes promedio de 1 000 m snm (Contreras-Ramos, 1998). *Corydalus bidenticulatus* es otra especie occidental, pero su distribución se restringe a México. Las especies de *Chloronia* están asociadas a ríos limpios, en zonas de baja elevación con vegetación tropical, como los ríos de la región Huasteca. Una especie, *C. pallida* con distribución occidental, es endémica de México. *Platyneuromus* es un género relicto con sólo 3 especies en el mundo, 1 de amplia distribución y 2 restringidas, todas presentes en México. *Platyneuromus reflexus* es la especie con distribución más restringida, endémica de la provincia de Chiapas. *Neohermes filicornis* es un representante neártico de Chauliodinae en el noroeste de México, mientras que *Protosialis mexicana* se distribuye en México y Centroamérica, pero con registros muy escasos. Por tanto, la fauna de Megaloptera en México sólo posee 2 especies endémicas: *Chloronia pallida* y *Corydalus bidenticulatus*; no obstante, el género *Platyneuromus* es endémico de México y Centroamérica.

Cuadro 1. Especies de Megaloptera de México y su distribución por estados y provincias biogeográficas (clasificación biogeográfica de acuerdo con Morrone 2001, 2006)

Especie	*Distribución*	*Provincia biogeográfica*
Chloronia mexicana Stitz, 1914	Corydalidae, Corydalinae Chiapas, Morelos, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz	Golfo de México, Eje Volcánico Transmexicano, Chiapas
Chloronia mirifica Navás, 1925	Oaxaca, Veracruz	Golfo de México, Chiapas
Choronia pallida (Davis), 1903	Chihuahua, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit	Sierra Madre Occidental, Depresión del Balsas, Sierra Madre del Sur
Corydalus bidenticulatus Contreras-Ramos, 1998	Colima, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa, Sonora	Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur
Corydalus luteus Hagen, 1861	Chiapas, Coahuila, Hidalgo, Nuevo León, Oaxaca, Querétaro, San Luis Potosí, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz	Tamaulipas, Sierra Madre Oriental, Golfo de México, Sierra Madre del Sur, Chiapas
Corydalus magnus Contreras-Ramos, 1998	Chiapas, Hidalgo, Puebla, San Luis Potosí	Sierra Madre Oriental, Chiapas

Cuadro 1. Continúa

Especie	*Distribución*	*Provincia biogeográfica*
Corydalus peruvianus Davis, 1903	Chiapas, Oaxaca, Tabasco, Veracruz	Golfo de México, Sierra Madre del Sur, Chiapas
Corydalus texanus Banks, 1903	Baja California, Baja California Sur, Chiapas, Chihuahua, Colima, Distrito Federal, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Morelos, Nayarit, Oaxaca, Puebla, Querétaro, Sinaloa, Sonora y Veracruz	Baja California, Sonora, Altiplano Mexicano, Sierra Madre Occidental, Golfo de México, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur, Chiapas
Platyneuromus honduranus Navás, 1928	Chiapas	Chiapas
Platyneuromus reflexus Glorioso y Flint, 1984	Chiapas	Chiapas
Platyneuromus soror (Hagen), 1861	Chiapas, Distrito Federal, Hidalgo, Estado de México, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, Querétaro, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz	Sierra Madre Oriental, Golfo de México, Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur, Chiapas
Neohermes filicornis (Banks), 1903	Corydalidae, Chauliodinae Baja California, Sonora	California, Sierra Madre Occidental
Protosialis mexicana (Banks), 1901	Sialidae	Golfo de México, Chiapas
	Chiapas, Veracruz	

Dada la baja diversidad del grupo, difícilmente se encontrarán especies nuevas en México. Sin embargo, existen registros de una forma larval que podría representar una especie occidental (Sinaloa, Guerrero) no descrita de *Platyneuromus* (Contreras-Ramos y Harris, 1998).

En cuanto a patrones poblacionales, se desconoce si las especies de Megaloptera de México poseen 1 o más generaciones al año. En latitudes neárticas existe variación latitudinal, de 1 generación al año en el sur, a 1 cada 2 o hasta 5 años en el norte (Bowles, 1990). Esta pregunta no es trivial, dado que temperaturas cálidas no garantizan varias generaciones al año, pues factores como escasez de nutrientes en el ambiente acuático pueden también ser limitantes. En general, puede decirse que los megalópteros poseen poblaciones abundantes, particularmente las especies de *Corydalus* en altitudes medias (v.gr., *Corydalus luteus* en ríos del noreste). Las poblaciones de *Chloronia* posiblemente sean menos abundantes, con larvas en ríos de mayor profundidad y menos complejidad de substrato. *Platyneuromus soror* puede ser abundante en ríos con substrato pedregoso o rocoso (v.gr., en el estado de Nuevo León). La especie de Megaloptera más rara en México es sin duda *Protosialis mexicana*, cuya escasez en colecciones parece ser un patrón de esta familia en el neotrópico.

Raphidioptera. El orden Raphidioptera es un grupo relicto y consiste de 240 especies en el mundo (Haring et al., 2011), descritas en 2 familias: Inocelliidae (7 géneros y 30 especies) y Raphidiidae (26 géneros y 210 especies) (Haring et al., 2011). En México se han registrado o descrito 14 especies (Aspöck y Aspöck, 1996; Aspöck y Contreras-Ramos, 2004), lo cual representa el 5.8% de la fauna mundial. De estas 14 especies, 11 pertenecen a Raphidiidae y 3 a Inocellidae (Cuadro 2, Fig. 3). El patrón de distribución de las especies en México aún es poco conocido, dado que los registros son escasos y dispersos. No obstante, las especies se distribuyen generalmente en zonas montañosas, aunque en latitudes norteñas sí pueden ocupar zonas de baja elevación. Dicho patrón parece obedecer al requerimiento de baja temperatura para completar el ciclo de vida. Existen registros de rafidiópteros en los estados de Tamaulipas, Nuevo León, Hidalgo, en el noreste, así como desde Baja California, Baja California Sur, Chihuahua, Durango, Jalisco, Michoacán, Guerrero y Morelos, en occidente, hacia el sur llegando a Oaxaca y Chiapas. De hecho, los registros más sureños de rafidiópteros en el mundo son al sur de México, en Chiapas, en el límite con Guatemala (Aspöck y Aspöck, 1996).

Del total de especies descritas en México, 9 son endémicas (Aspöck y Aspöck 1996; Aspöck y Contreras-Ramos, 2004), 7 de las cuales pertenecen al género *Alena*, que es primordialmente mexicano. Es importante mencionar que los registros de la fauna mexicana incluyen 10 localidades tipo (Aspöck y Aspöck, 1996; Aspöck y Contreras-Ramos, 2004). Sin embargo, grandes áreas de México carecen de registros de Raphidioptera (Aspöck

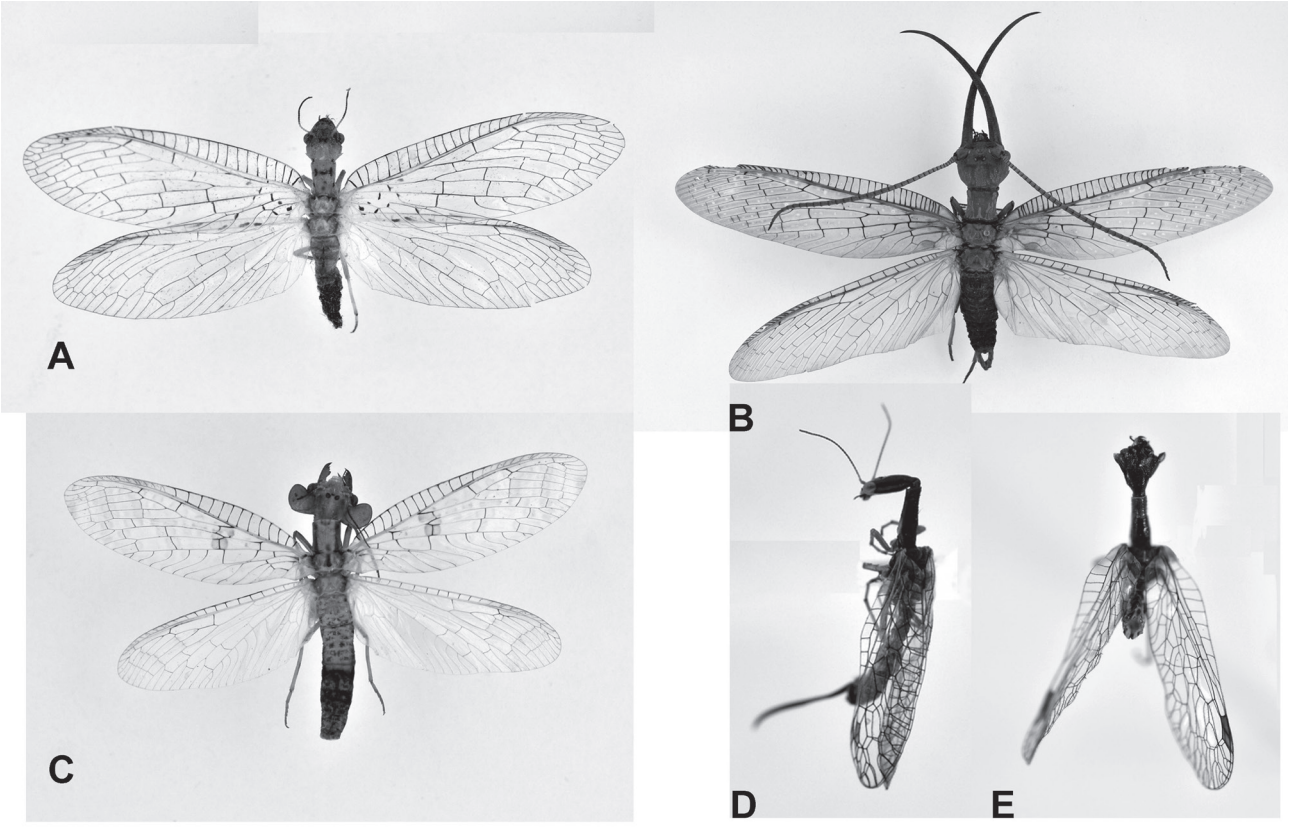


Figura 1. Hábito de Megaloptera y Raphidioptera. A, *Chloronia mexicana* Stitz, hembra; B, *Corydalus luteus* Hagen, macho; C, *Platyneuromus honduranus* Navás; D, *Alena (Aztekoraphidia)* sp., hembra; E, *Agulla (A.)* sp., macho.

Figura 2. Curva acumulativa de especies de Megaloptera por año de descripción.

Figura 3. Curva acumulativa de especies de Raphidioptera por año de descripción.

y Aspöck, 1996), por lo cual, dado el alto grado de endemismo en el grupo, es de esperar que se encuentren algunas especies nuevas.

Los rafidiópteros son rara vez recolectados en México (Aspöck y Aspöck, 1996), lo cual podría representar un patrón ecológico de baja densidad poblacional. En el estado de Hidalgo, sólo se encontraron 3 ejemplares en varios años de muestreo con trampas Malaise. Sin embargo, no debe descartarse que podría existir un patrón de distribución en su hábitat natural poco accesible a métodos convencionales de recolección (v.gr., que habiten en el dosel de los bosques). Por otra parte, los rafidiópteros parecen ser más comunes en latitudes norteñas, de acuerdo a su afinidad biogeográfica.

Cuadro 2. Especies de Raphidioptera de México y su distribución por estado y provincia biogeográfica (clasificación biogeográfica de acuerdo con Morrone 2001, 2006)

Especie	*Distribución*	*Provincia biogeográfica*
	Raphidiidae	
Agulla (A.) bicolor (Albarda), 1891	Baja California	California, Baja California
A. (A.) arnaudi (U. Aspöck), 1973	Baja California	California, Baja California
A. (A.) distincta (Banks), 1911	Baja California	California
Alena (Mexicoraphidia) americana (Carpenter), 1958	Morelos	Eje Volcánico Transmexicano
A. (Aztekoraphidia) caudata (Navás), 1914	Guerrero	Sierra Madre del Sur
A. (Aztekoraphidia) infundibulata U. Aspöck, H. Aspöck y Rausch, 1994	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
A. (Aztekoraphidia) schremmeri U. Aspöck, H. Aspöck y Rausch, 1994	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
A. (Aztekoraphidia) minuta (Banks), 1903	Chihuahua, Durango y Jalisco	Sierra Madre Occidental, Eje Volcánico Transmexicano
A. (Aztekoraphidia) australis (Banks), 1895	Baja California Sur	Baja California
A. (Aztekoraphidia) tenochtitlana U. Aspöck y H. Aspöck, 1978	Baja California Sur	Baja California
A. (Aztekoraphidia) horstaspoecki U. Aspöck y Contreras-Ramos, 2004	Hidalgo	Sierra Madre Oriental
	Inocelliidae	
Indianoinocellia pilicornis Carpenter, 1958	Nuevo León y Tamaulipas	Sierra Madre Oriental
I. mayana U. Aspöck, H. Aspöck y Rausch, 1992	Chiapas	Chiapas
Negha meridionalis U. Aspöck, 1988	Baja California Sur	Baja California

Agradecimientos

Gracias a los Dres. U. Aspöck y H. Aspöck por el envío de separatas de su amplia obra sobre la sistemática del grupo. Al Dr. Fernando Álvarez por su amable invitación para contribuir con este artículo.

Literatura citada

Aspöck, U. 1975. The present state of knowledge on the Raphidioptera of America (Insecta, Neuropteroidea). Polskie Pismo entomologiczne 45:537-546.

Aspöck, U. y H. Aspöck. 1970. Untersuchungen über die Raphidiopteren Mexikos (Insecta, Neuropteroidea). Polskie Pismo entomologiczne 40:705-725.

Aspöck, U. y H. Aspöck. 1996. Raphidioptera. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. I., J. E. Llorente-Bousquets, A. N. García Aldrete y E. González Soriano (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 277-286.

Aspock, U. y H. Aspock. 2008. Phylogenetic relevance of the genital sclerites of Neuropterida (Insecta: Holometabola). Systematic Entomology 33:97-127.

Aspöck, H., U. Aspöck y H. Rausch. 1991. Die Raphidioteren der Erde. Eine monographische Darstellung der Systematik, Taxonomie, Biologie, Ökologie und Chorologie der rezenten Raphidiopteren der Erde, mit einer zusammenfassenden Übersicht der fossilen Raphidiopteren (Insecta: Neuropteroidea). Goecke & Evers, Krefeld, 2 vols. 730 + 550 p.

Aspöck, U. y A. Contreras-Ramos. 2004. *Alena* (*Aztekoraphidia*) *horstaspoecki* nov spec., a new snake fly from Mexico (Raphidioptera: Raphidiidae). Denisia 13:129-134.

Bowles, D. E. 1990. Life history and variability of secondary production estimates for *Corydalus cornutus* (Megaloptera: Corydalidae) in an Ozark stream. Journal of Agricultural Entomology 7:61-70.

Contreras-Ramos, A. 1997. Clave para la determinación de los Megaloptera (Neuropterida) de México. Dugesiana 4:51-61.

Contreras-Ramos, A. 1998. Systematics of the dobsonfly genus *Corydalus* (Megaloptera: Corydalidae). Thomas Say Publications in Entomology: Monographs, Entomological Society of America, Lanham, Maryland. 360 p.

Contreras-Ramos, A. 1999. Mating behavior of *Platyneuromus* (Megaloptera: Corydalidae), with life history notes on dobsonflies from Mexico and Costa Rica. Entomological

News 110:125-135.

Contreras-Ramos, A. 2000. Megaloptera (Neuropterida). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. II, J. Llorente-Bousquets, E. González-Soriano y N. Papavero (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 355-362.

Contreras-Ramos, A. 2004. Taxonomic and distributional notes on the dobsonflies of Ecuador (Megaloptera: Corydalidae). Dugesiana 11:1-11.

Contreras-Ramos, A. 2008. Notes on some Neotropical alderflies (Sialidae: Megaloptera). Annals of the Entomological Society of America 101:808-814.

Contreras-Ramos, A. 2011. Megaloptera (Insecta, Neuropterida). *In* Chiapas, estudios sobre su diversidad biológica, F. Álvarez (ed.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 389-395.

Contreras-Ramos, A. y S. C. Harris. 1998. The immature stages of *Platyneuromus* (Corydalidae), with a key to the genera of larval Megaloptera of Mexico. Journal of the North American Benthological Society 17:489-517.

Cover, M. R. y V. H. Resh. 2008. Global diversity of dobsonflies, fishflies, and alderflies (Megaloptera: insecta) and spongillaflies, nevrorthids, and osmylids (Neuroptera: Insecta) in freshwater. Hydrobiologia 595:409-417.

Flint, O. S., Jr. 2008. Neuroptera and Megaloptera -Lacewings, Hellgrammites, etc.-collected on and near Plummers Island, Maryland in 2004 and 2005. Bulletin of the Biological Society of Washington 15:130-132.

Flint, O. S., Jr., E. D. Evans y H. H. Neuzing. 2008. Megaloptera and aquatic Neuroptera. *In* An introduction to the Aquatic insects of North America, 4a ed., W. Merritt, K. W. Cummins y M. B. Berg (eds.). Kendall/Hunt Publishing company, Dubuque, Iowa. p. 425-437.

Glorioso, M. J. 1981. Systematics of the dobsonfly subfamily Corydalinae (Megaloptera: Corydalidae). Systematic Entomology 6:253-290.

Glorioso, M. J. y O. S. Flint, Jr. 1984. A review of the genus *Platyneuromus* (Insecta: Neuroptera: Corydalidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 97:601-614.

Haring. E., H. Aspöck, D. Bartel y U. Aspöck. 2011. Molecular phylogeny of the Raphidiidae (Raphidioptera). Systematic Entomology 36:16-30.

Kristensen, N. P. 1991. Phylogeny of extant hexapods. *In* The insects of Australia, vol. 1, CSIRO (ed.). Cornell University Press, Ithaca, New York. p. 125-140.

Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T–Manuales & Tesis SEA, vol. 3. Zaragoza, 148 p.

Morrone, J. J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin America and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. Annual Review of Entomology 51:467-494.

Penny, N. D. y O. S. Flint, Jr. 1982. A revision of the genus *Chloronia* (Neuroptera: Corydalidae). Smithsonian Contributions to Zoology 348:1-27.

Winterton, S. L., N. B. Hardy y B. M. Wiegmann. 2010. On wings of lace: phylogeny and bayesian divergence time estimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. Systematic Entomology 35:349-378.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S264-S270, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32677

Biodiversidad de Neuroptera en México

Biodiversity of Neuroptera in Mexico

Atilano Contreras-Ramos[1]✉ y María V. Rosas[2]

[1]*Colección Nacional de Insectos, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México D. F., México.*
[2]*Instituto Profesional de la Región Sur, Campus Sur, Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Av. 18 de Marzo 617, 62900 Jojutla, Morelos, México.*
✉ *acontreras@ib.unam.mx*

Resumen. Los neurópteros se caracterizan por poseer amplias alas membranosas reforzadas por una elaborada venación reticulada. Son predadores, principalmente en estado larvario, por lo que se consideran un grupo benéfico controlador de algunas plagas de agricultura y horticultura. Se encuentran en todas las partes templadas y tropicales del mundo; alcanzan su mayor diversidad en comunidades de bosques tropicales y su mayor abundancia en comunidades desérticas y hábitats templados. Es un orden pequeño con una fauna mundial de ca. 5 750 especies. Es un grupo antiguo cuyas familias poseen rasgos distintivos bien definidos. En México se encuentra registrado el 6% de la fauna mundial, representado por 349 especies incluidas en 10 familias (número de especies entre paréntesis): Myrmeleontidae (102), Chrysopidae (100), Hemerobiidae (50), Coniopterygidae (40), Mantispidae (26), Ascalaphidae (21), Sisyridae (3), Ithonidae (3), Berothidae (3) y Dilaridae (1).

Palabras clave: Holometabola, Planipennia, crisópa, hormiga león.

Abstract. Neuropterans or net-winged insects are characterized by possessing broad membranous wings strengthened by an elaborated reticulate venation. They are predators, mainly as larvae, so they are considered a beneficial group that controls some agricultural and horticultural pests. They are found in all temperate and tropical regions of the world, reaching their highest diversity in tropical forest communities and their highest abundance in desert communities and temperate habitats. It is a small order with a world fauna of ca. 5 750 species. It is an old group with strongly distinct families. Six percent of the world fauna has been recorded in Mexico, which is represented by 349 species in 10 families (number of species in parentheses): Myrmeleontidae (102), Chrysopidae (100), Hemerobiidae (50), Coniopterygidae (40), Mantispidae (26), Ascalaphidae (21), Sisyridae (3), Ithonidae (3), Berothidae (3) and Dilaridae (1).

Key words: Holometabola, Planipennia, green lacewing, antlion.

Introducción

Las especies de Neuroptera se caracterizan por poseer 2 pares de amplias alas membranosas, las cuales son reforzadas por una compleja venación reticulada (Fig. 1). Son especies depredadoras, tanto en estado larval como adulto. Una sinapomorfía del grupo es la presencia de mandíbulas larvales huecas, que funcionan para succionar fluidos de sus presas. Es un grupo antiguo que surgió en el Pérmico tardío, hace aproximadamente 250 millones de años, posiblemente con una diversidad actual menor a la de edades geológicas pasadas (Grimaldi y Engel, 2005). Posee una alta diversidad en morfología y una especialización en historias de vida, particularmente como larvas (Winterton y Makarkin, 2010; Winterton et al., 2010), lo cual da un grado alto de distinción entre familias. Muchas larvas son predadoras generalistas, pero algunas se especializan en un restringido rango de presas (Winterton et al., 2010). Los sisíridos se alimentan de contenidos intracelulares de esponjas o briozoarios, mientras que las larvas de berótidos se alimentan de termitas. Algunas de mantíspidos (Symphrasinae) son predadoras de nidos de avispas (Polistinae), otras (Mantispinae) se alimentan de una variedad de huevos de arañas; las larvas de Ithonidae y Polystoechotidae se asocian con raíces de las plantas, aunque no ha sido confirmado (Winterton et al., 2010).

Además de las larvas, casi todos los adultos son predadores, por lo cual se consideran insectos benéficos en el campo agrícola. Varias especies se han utilizado para control biológico (New, 1989; De Jong, 2011), especialmente crisópidos. Sin embargo, algunos adultos

Recibido: 06 agosto 2012; aceptado: 28 marzo 2013

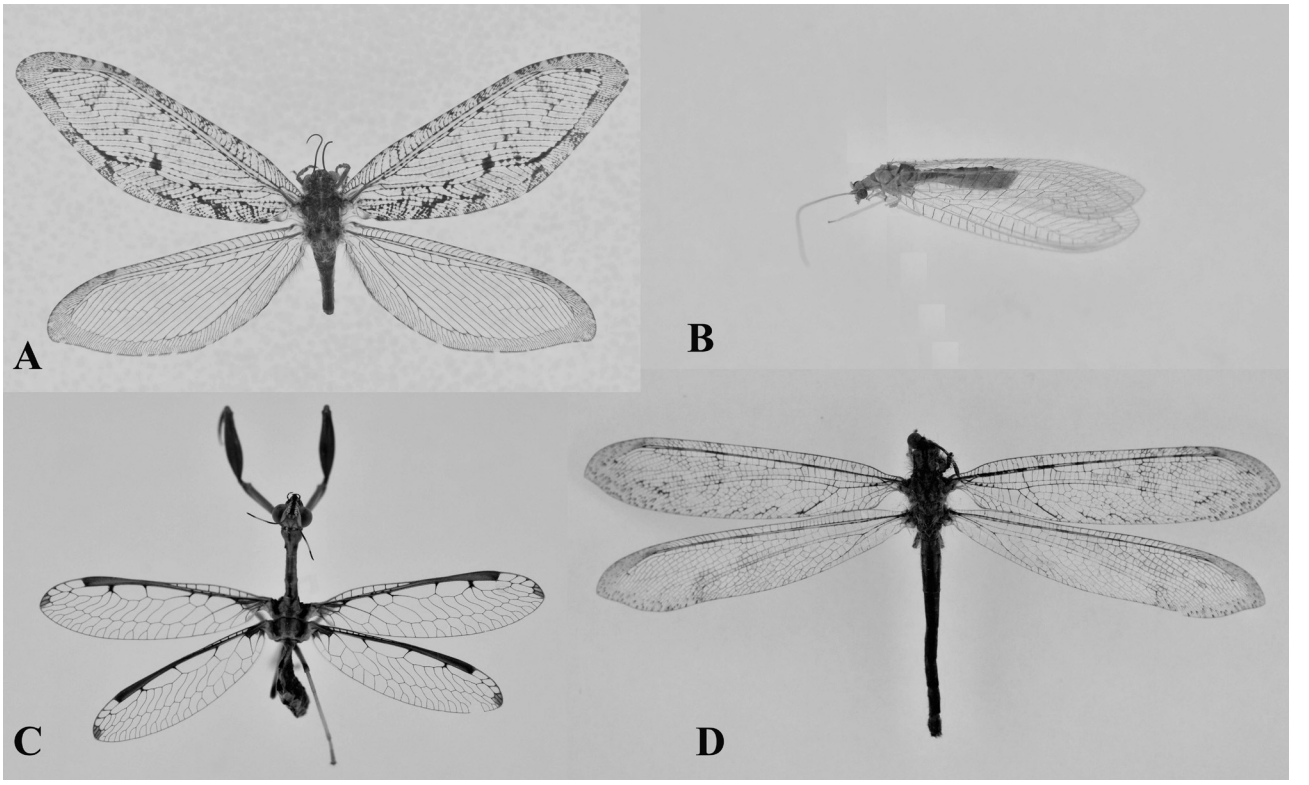


Figura 1. Hábito de Neuroptera. A), *Polystoechotes punctata* (Fabricius) (Ithonidae); B), *Ceraeochrysa* sp. (Chrysopidae); C), *Dicromantispa interrupta* Say (Mantispidae); D), *Vella fallax* (Rambur) (Myrmeleontidae).

de Chrysopidae y Hemerobiidae son glicófagos (se alimentan de fluidos de plantas) o palinófagos (se alimentan de polen) y se cree que los adultos de *Oliarces* (Ithonidae) no se alimentan (De Jong, 2011). Las especies de Neuroptera se encuentran en todas las partes templadas y tropicales del mundo; alcanzan su mayor diversidad en comunidades de bosques tropicales y, probablemente, su mayor abundancia en comunidades desérticas y en una gran variedad de hábitats templados (bosques, pastizales o patios urbanos). La fauna de Neuroptera es de 5 750 especies (Winterton et al., 2010) descritas en el mundo. En México se encuentran distribuidas 349 especies (Oswald, 2007) incluidas en 10 familias, lo cual representa el 6% de la fauna mundial. Para México han sido pocos los trabajos realizados sobre taxonomía del orden en su conjunto (Fig. 2). El sacerdote jesuita español Longinos Navás describió 582 especies y subespecies de la región Neotropical entre 1908 y 1936 (Penny, 1977), muchas de México, y produjo una taxonomía poco accesible que gradualmente se ha ido dilucidando en trabajos posteriores. Penny (1977) elaboró una lista de las especies neotropicales de Neuroptera, que incluye a México. Los trabajos de Henry et al. (1992) y Penny (2002) sobre Neuroptera de América Central poseen claves a género que pueden usarse para la fauna de México. Oswald et al. (2002) aportan una reseña de la biología, así como una lista de especies y su distribución por estados de la fauna de México. La lista de especies de Oswald (2007) para el mundo es un útil recurso disponible en internet. Otros trabajos más especializados taxonómicamente se mencionan para cada familia.

Diversidad

Coniopterygidae. La familia Coniopterygidae, constituye uno de los grupos más diversos. Este grupo puede ser separado fácilmente de las otras familias de neurópteros por su tamaño pequeño, alas anteriores que miden de 1 a 6 mm de longitud, venación reticulada y presencia de una secreción cerosa que les da un aspecto blanquecino (Meinander, 1972; New, 1989; Sziráki, 2011). Los adultos y larvas son predadores de ácaros, cochinillas, huevos de insectos cóccidos y áfidos (New, 1989; Sziráki, 2011); algunos adultos se alimentan de secreciones vegetales dulces (Pantaleoni, 2007; Sziráki, 2011). Los datos sobre el ciclo biológico de los coniopterígidos se basan en especies de las áreas templadas de Europa y América del

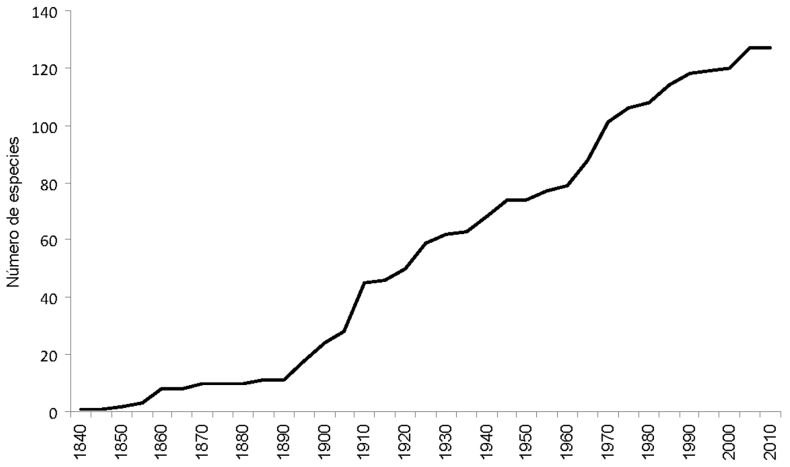


Figura 2. Curva acumulativa de especies de Neuroptera por año de descripción (sólo especies con holotipo de México).

Norte. Los huevos son depositados sobre hojas o ramas pequeñas, ya sean aislados o en grupos pequeños. Muchos coniopterígidos tienen 2 generaciones por año en regiones templadas (Meinander, 1972; Sziráki, 2011). Según New (2001), los géneros de posible interés como agentes de control biológico de ácaros y homópteros sésiles, son: *Coniopteryx*, *Conwentzia*, *Semidalis*, *Aleuropteryx*, *Cryptoscenea*, *Helicoconis* y *Heteroconis*. Para la fauna mundial son básicos los trabajos de Meinander (1972; 1974; 1990) y Sziráki (2011). La familia Coniopterygidae posee 560 especies descritas en el mundo, de las cuales 40 especies en 7 géneros se distribuyen en México (Monserrat y Bayo, 1995; Oswald, 2007; Sziráki, 2011), lo cual representa el 7.14% de la fauna mundial. Siete de las 40 especies registradas en México (el 17.5% de la fauna) son endémicas. Estudios preliminares de la fauna del bosque tropical caducifolio del Pacífico mexicano (Sarmiento-Cordero y Contreras-Ramos, 2012), indican que la diversidad del grupo en México se conoce aún sólo superficialmente.

Sisyridae. La familia Sisyridae se caracteriza por carecer de surcos parapsidales en el mesonoto y la presencia de la Rs pectinada. Sisyridae, junto con Nevrorthidae (del Viejo Mundo), son las únicas familias de neurópteros con larvas verdaderamente acuáticas. Las larvas de sisíridos son altamente especializadas y se alimentan del contenido intracelular de las esponjas de agua dulce (Aspöck, 2002; Winterton et al., 2010); las partes bucales de las larvas facilitan el régimen de alimentación de este grupo. En el tercer estadio, las larvas dejan el agua para pupar sobre la vegetación, cerca del agua. Los adultos se alimentan de polen y pequeños artrópodos. Los huevos son depositados cerca del agua y recubiertos con una capa de seda. La familia Sisyridae posee 60 especies descritas en el mundo (Oswald et al., 2002), de las cuales 3 especies en 2 géneros se distribuyen en México (Bowles, 2006; Flint, 2006), lo cual representa el 5% de la fauna mundial. Hasta ahora no se han registrado especies endémicas para México.

Dilaridae. La familia Dilaridae está representada por pequeños neurópteros con cuerpo cubierto por numerosos pelos y alas relativamente amplias con bandas obscuras transversas; los machos presentan antenas pectinadas y las hembras tienen un ovipositor alargado (Oswald, 1998). Se conoce poco sobre la biología de Dilaridae. La especie mejor conocida es *Nallachius americanus*, cuyas larvas se han encontrado bajo la corteza de troncos y se alimentan de artrópodos de cuerpo blando (Gurney, 1947; Oswald, 1998); otras larvas se han encontrado en muestras de suelo. En la cuenca del Amazonas los adultos son más abundantes en el dosel que al nivel del suelo y más frecuentemente recolectados en la parte seca del año (Oswald et al., 2002). Se menciona la presencia de *Nallachius pulchellus* en Nayarit (isla Madre María), Sinaloa y Jalisco (Oswald, 2007). En el occidente de México, en selva baja caducifolia, se han recolectado ejemplares adultos de Dilaridae con trampa de luz. Esta familia posee 67 especies descritas en el mundo (Oswald, 1998), de las cuales una se distribuye en México, lo cual representa el 1.4% de la fauna mundial. La identificación a especie puede basarse en Adams (1970). Hasta ahora no existe registro de endemismo para México.

Berothidae. Esta es una familia poco común de neurópteros que se caracterizan por la elongación del pronoto, las hembras generalmente con hipocauda y vena cubital bien definida en ambas alas (Winterton, 2010). Algunas especies pueden ser localmente abundantes en regiones desérticas. Se conocen las historias de vida sólo para 2 especies, *Lomamyia latipennis y L. longicollis*, cuyas larvas

son termitófilas y se les encuentra en galerías del género *Reticulitermes* (Isoptera: Rhinotermitidae) (Gurney, 1947; New, 1989; Winterton et al., 2010). La familia consiste de 100 especies descritas a nivel mundial (Monserrat, 2006; Makarkin et al., 2011). En México se conocen 3 especies (Oswald, 2007), lo cual representa el 2.9% de la fauna mundial. En el occidente de México, en selva baja caducifolia, se han recolectado ejemplares adultos de Berothidae con trampa de luz. No se ha registrado endemismo en México para este grupo. La identificación a especie puede basarse en Carpenter (1940).

Mantispidae. Los adultos de esta familia (*mantid flies* en inglés) poseen caracteres convergentes con el orden Mantodea, como el protórax alargado y las patas anteriores prensiles o raptoriales (Redborg, 1998; Reynoso-Velasco y Contreras-Ramos, 2008). En Mantispidae, el número de huevos por puesta es grande. Se ha observado que las hembras de *Mantis pauhleri* ponen huevos en grupo. Las larvas de esta familia son hipermetamórficas (Penny et al., 1997; Redborg, 1998; Winterton et al., 2010), es decir el primer estadio larvario es alargado, activo y busca presas en reposo, mientras que los otros 2 estadios son escarabeiformes, lentos y se alimentan de la presa que capturaron en el primer estadio. El tipo de alimentación de la larva varía de acuerdo a las subfamilias. La familia se distribuye en regiones tropicales y templadas, aunque es más diversa y abundante en los trópicos (Reynoso-Velasco y Contreras-Ramos, 2008). Consiste de 300 especies descritas a nivel mundial (Oswald et al., 2002). En México se conocen 26 especies en 10 géneros (Reynoso-Velasco y Contreras-Ramos, 2008), lo cual representa el 8.6% de la fauna mundial. De las 26 especies registradas en México, el 38.5% (10 spp.), pueden considerarse endémicas. Esta familia ha sido poco estudiada en México, así el conocimiento sobre su diversidad y su distribución es fragmentado (Reynoso-Velasco y Contreras-Ramos, 2008, 2009).

Ithonidae. Polystechoetidae ha sido recientemente sinonimizada dentro de Ithonidae (Winterton y Makarkin, 2010; De Jong, 2011). Los caracteres morfológicos que soportan la monofilia del clado (Ithonidae + Polystoechotidae) incluyen la cabeza retraída bajo el protórax, una vena recurrente con múltiples ramas hacia la base alar y las mandíbulas larvales cortas y amplias (Winterton y Makarkin, 2010). La similitud en morfología de las larvas sugiere una biología común de alimentación. Winterton y Makarkin (2010) mencionan que las larvas de Ithonidae se congregan alrededor de la base de los árboles de eucalipto, alimentándose de la corteza o de las raíces para extraer savia o material líquido en descomposición. Un patrón similar fue registrado por Faulkner (1990) para *Oliarces clara*, en asociación con las raíces de *Larrea tridentata* en el SO de Estados Unidos. *Narodona mexicana* es una especie muy poco conocida, dado que se tiene sólo la descripción original de Navás, con una figura de las alas posteriores a partir de un sólo ejemplar de México (Winterton y Makarkin, 2010). La familia Ithonidae posee 21 especies descritas en el mundo (Winterton y Makarkin, 2010; De Jong, 2011), de las cuales 2 especies en 2 géneros se distribuyen en México, lo cual representa el 9.5% de la fauna mundial. Existen al menos 2 especies sin describir para México (Oswald et al., 2002). Una de las especies es endémica para el país.

Chrysopidae. La familia Chrysopidae es de las mejores estudiadas dentro del orden Neuroptera, especialmente por su interés en el control biológico de pequeños fitófagos (Monserrat, 2008). La voracidad de sus larvas hace de este grupo uno de los más útiles en el control biológico. Son insectos de tamaño mediano (6.5-35 mm), de color verde claro y ojos verdes o dorados (Valencia-Luna et al., 2007). Las larvas son alargadas, con mandíbulas dentadas; algunas larvas presentan proyecciones torácicas y sedas largas para sujetar los esqueletos secos de sus presas y desechos sobre sus cuerpos, lo cual les permite protegerse de predadores y parásitos (Penny, 2002; Cadena et al., 2007). Se alimentan de larvas de áfidos, cóccidos, mosquitas blancas, además de huevos de insectos. Los adultos se alimentan de néctar y polen, y aparentemente no se alimentan de otros insectos (Penny, 2002). Los huevos son puestos al final de largos filamentos y pueden ser puestos de uno en uno, o en grupos. Los crisópidos pueden tener de una a varias generaciones por año. Chrysopidae es una de las familias más grandes con una distribución cosmopolita, es frecuente en zonas tropicales o templadas; esta familia posee alrededor de 1 200 especies reconocidas, agrupadas en 80 géneros y 3 subfamilias (Aspöck et al., 2001; Monserrat, 2008; Haruyama et al., 2008). En México se conocen 100 especies en 14 géneros (Tauber y de León, 2001; Valencia-Luna et al., 2007; Oswald, 2007), lo cual representa el 8.3% de la fauna mundial. México parece ser un centro de diversidad del género *Meleoma* (Tauber, 1969) y es posible que existan aún varias especies por descubrir en el país. De las especies registradas en México, el 25% pueden ser consideradas endémicas. Brooks y Barnard (1990) y Oswald et al. (2002) son útiles para la identificación genérica de la fauna mexicana. Algunas especies se reproducen de manera masiva y se utilizan exitosamente para el control biológico de plagas agrícolas (Valencia-Luna et al., 2007; Haruyama et al., 2008).

Hemerobiidae. Es una de las familias de neurópteros más comunes y ricas en especies. Son importantes como agentes de control biológico de pequeños insectos fitófagos. Los adultos son típicamente cafés, aunque pueden ser amarillos, negros o verdes. La mayoría de las especies son pequeñas, con alas anteriores de 4 a 12 mm. Se distinguen

del resto de los neurópteros por poseer las venas Rs y la MA parcialmente fusionadas, aparentemente con múltiples ramas de Rs (Oswald et al., 2002; Triplehorn et al., 2005). Los hábitos de los adultos son poco conocidos, dado que los hemeróbidos poseen un comportamiento críptico nocturno o crepuscular. Generalmente se les encuentra en las ramas de los árboles, pero también en áreas verdes. Algunos adultos de este grupo pueden ser braquípteros (alas reducidas, no funcionales), especialmente en hábitats aislados como los de alta montaña. Las larvas son predadoras y se alimentan de insectos como homópteros sésiles. Los adultos son básicamente predadores, pero también pueden tomar alimento no animal, como granos de polen. La fauna mundial de Hemerobiidae consiste de 600 especies válidas (Monserrat, 2008). En México se conocen 50 especies en 8 géneros (Monserrat, 2008), lo cual constituye el 8.3% de la fauna mundial. De las especies registradas en México, el 14%, pueden considerarse endémicas. La identificación a nivel de género de la fauna mexicana puede hacerse con Oswald (1993).

Ascalaphidae. Es una familia de neurópteros conspicuos pero poco recolectados. Los adultos son grandes y robustos voladores, con una expansión alar de 35 a 130 mm (Henry et al., 1992) y con grandes ojos compuestos. Los adultos y larvas son muy similares a los Myrmeleontidae, dado que son grupos hermanos (Winterton et al., 2010). Los ascaláfidos generalmente tienen antenas tan largas como el cuerpo y algunas veces tienen los ojos subdivididos cerca de la mitad por un surco horizontal. Con frecuencia son especies sexualmente dimórficas en forma y coloración de las alas, algunas veces también por la longitud de las antenas. Las larvas de los ascaláfidos poseen una uña no diferenciada en el tarso de las patas traseras, mientras que en Myrmeleontidae esa uña es agrandada dado su hábito cavador. Los ascaláfidos son cosmopolitas y pueden ser encontrados en climas cálidos y templados, incluyendo ambientes áridos. Los adultos pueden ser diurnos, nocturnos o crepusculares. Muchos adoptan una posición distintiva de descanso, con la cabeza hacia abajo y el abdomen en ángulo, que les hace parecer una ramita o pecíolo de una hoja. Son voladores fuertes y pueden alcanzar vuelo a alturas de varios metros. Sus grandes ojos probablemente están relacionados con el comportamiento crepuscular o nocturno de muchas especies. Son predadores activos y algunos son capaces de filtrar "plancton de insectos" aéreo con las sedas de sus patas. Las larvas son similares a las hormigas león y son predadores con grandes mandíbulas en forma de hoz. Algunas se camuflan con partículas orgánicas del ambiente y se confunden con el substrato. La familia Ascalaphidae posee 430 especies descritas alrededor del mundo (Winterton et al., 2010), mientras que en México se conocen 21 especies en 8 géneros (Oswald, 2007), que representan el 4.9% de la fauna mundial. Por ahora, de las especies registradas en México, una sola especie, es decir, el 4.7%, puede considerarse endémica. La fauna mexicana puede identificarse a género con Penny (1981).

Myrmeleontidae. La familia Myrmeleontidae, u hormigas león por sus larvas, es la más grande de Neuroptera (Winterton et al., 2010). Los adultos son superficialmente similares a los de Zygoptera (Odonata), debido a sus cuerpos alargados y su débil vuelo, aunque los mirmeleóntidos tienen antenas clavadas más largas (setáceas en Zygoptera) y una venación alar enteramente diferente. Las alas pueden ser claras o con un patrón de manchas crípticas y líneas; el rango de expansión alar es amplio, de 35 a 148 mm (Henry et al., 1992). Las larvas poseen mandíbulas prominentes. Se conoce la biología de las larvas de sólo algunas especies. Algunas larvas de las tribus Myrmeleontini y Dendroleontini construyen pozos de arena, donde esperan a sus presas; las larvas de otras subfamilias persiguen a sus presas en los árboles, en o bajo el suelo. Muchos adultos poseen una coloración críptica. Generalmente son activos durante la noche o el crepúsculo y descansan durante el día, aunque algunas especies son diurnas. La mayoría de los adultos son predadores, pero hay evidencia en algunas especies que también ingieren granos de polen. La familia Myrmeleontidae cuenta con 1 630 especies alrededor del mundo (Winterton et al., 2010). En México se conocen 102 especies en 24 géneros (Oswald, 2007; Stange, 2010), que representan el 6.3% de la fauna mundial. De las especies registradas en México, 23 especies, el 22.5%, pueden considerarse endémicas. La identificación de la fauna de México puede realizarse, en parte, con Stange (1970a, 1970b, 1994) y Penny (2002).

Distribución en México. Al nivel de familias se tiene un patrón general de amplia distribución en México. No obstante, Dilaridae, Berothidae e Ithonidae, se restringen mayormente al occidente del país. Sisyridae se restringe principalmente a ríos adecuados para sostener poblaciones de esponjas, que son el hospedero y alimento de las larvas, aunque su rango de distribución es amplio. Chrysopidae y Myrmeleontidae son las familias de más alta riqueza en México, además de ser centro de diversidad en algunos grupos de especies (v.gr., *Meleoma* y *Maracandula*, respectivamente), poseen un alto nivel de endemismo. El resto de las familias pueden considerarse de amplia distribución, dado que ocupan un amplio rango de climas y tipos de vegetación. Al interior de la mayor parte de los grupos es posible existan patrones de distribución y endemismo ahora difíciles de dilucidar dado el insuficiente muestreo de las especies. Esto es apoyado por la sorprendente diversidad que puede ser descubierta en algunos grupos si se profundiza en su estudio, como lo constata el estudio de los Coniopterygidae de la selva

baja caducifolia del occidente de México, cuyos resultados están en proceso (Sarmiento-Cordero y Contreras-Ramos, 2012). Por ahora, la ausencia de revisiones, así como de análisis filogenéticos para las especies mexicanas, limitan fuertemente las hipótesis biogeográficas.

Agradecimientos

La página web "Neuropterida species of the world" del Dr. John D. Oswald de la Texas A&M University fue de gran ayuda para poner al día datos sobre la fauna de Neuroptera de México. Al Biól. Roberto López-García por leer un borrador anterior y hacer algunas sugerencias para mejorarlo. Al Dr. Fernando Álvarez, por la invitación para contribuir con este artículo.

Literatura citada

Aspöck, H., H. Hölzel y U. Aspöck. 2001. Kommentierter Katalog der Neuropterida (Insecta: Raphidioptera, Megaloptera, Neuroptera) der Westpaläarktis. Denisia 2:1-606.

Aspöck, U. 2002. Phylogeny of the Neuropterida (Insecta: Holometabola). Zoologica Scripta 31:51-55.

Adams, P. A. 1970. A review of the New World Dilaridae. Postilla 148:1-30.

Bowles, D. E. 2006. Spongilla flies (Neuroptera: Sisyridae) of North America with a key to the larvae and adults. Zootaxa 1357:1-19.

Brooks, S. J. y P. C. Barnard. 1990. The green lacewings of the world: a generic review (Neuroptera: Chrysopidae). Bulletin of the British Museum of Natural History, Entomology 59:117-286.

Cadena, P., F. Ángel, L. A. Gómez y R. González. 2007. Diferenciación morfológica y molecular de especies de crisópidos (Neuroptera: Chrysopidae). Revista Colombiana de Entomología 33:171-177.

Carpenter, F. M. 1940. A revision of the Nearctic Hemerobiidae, Berothidae, Sisyridae, Polystechoetidae and Dilaridae (Neuroptera). Proceedings of the American Academy of Arts and Sciences 74:193-280.

De Jong, G. D. 2011. Observations on the biology of *Polystoechotes punctatus* (Fabricius) (Neuroptera: Ithonidae): adult trophic status, description of the male reproductive system, and associations with mites. Proceedings of the Entomological Society of Washington 113:291-298.

Faulkner, D. K. 1990. Current knowledge of biology of month-lacewing *Oliarces clara* Bank (Insecta: Neuroptera: Ithonidae). *In* Advances in Neuropterology, M. W. Mansell y H. Aspöck, (eds.). Proceedings of the Third International Symposium on Neuropterology, Berg en Dal. South Africa. p. 197-203.

Flint, O. S., Jr. 2006. New species and records of Neotropical Sisyridae with special reference to *Sisyra* (Insecta: Neuroptera). Proceedings of the Biological Society of Washington 119:279-286.

Grimaldi, D. y M. S. Engel, 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press. Cambridge. 755 p.

Gurney, A. B. 1947. Notes on Dilaridae and Berothidae and Berothidae, with special reference to the immature stages of the Nearctic genera (Neuroptera). Psyche 54:145-169.

Haruyama, N., A. Mochizuki, P. Duelli, H. Naka y M. Nomura. 2008. Green lacewing phylogeny, based on three nuclear genes (Chrysopidae, Neuroptera). Systematic Entomology 33:275-288.

Henry, C. S., N. D. Penny y P. A. Adams. 1992. The neuropteroid orders of Central America (Neuroptera and Megaloptera). *In* Insects of Panama and Mesoamerica, D. Quintero y A. Aiello (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 432-458.

Makarkin, V. N., Q. Yang y D. Ren. 2011. Two species of *Sinosmylites* Hong (Neuroptera, Berothidae) from the Middle Jurassic of China, with notes on Mesoberothidae. Zookeys 130:199-215.

Meinander, M. 1972. A revision of the family (Coniopterygidae, Planipennia). Acta Zoologica Fennica 136:1-357.

Meinander, M. 1974. Coniopterygidae from Western North America (Neuroptera). Entomologica Scandinavica 5:217-232.

Meinander, M. 1990. The Coniopterygidae (Neuroptera, Planipennia). A checklist of the species of the world, descriptions of new species and other new data. Acta Zoologica Fennica 189:1-95.

Monserrat, V. J. y J. Bayo. 1995. Nuevos datos sobre los coniopterígidos de Méjico central (Neuroptera: Coniopterygidae). Boletín de la Asociación Española de Entomología 19:125-130.

Monserrat, V. J. 2006. Nuevos datos sobre algunas especies de la familia Berothidae (Insecta: Neuroptera). Heteropterus Revista de Entomologia 6:173-207.

Monserrat, V. J. 2008. Nuevos datos sobre algunas especies de Hemeróbidos (Insecta, Neuroptera, Hemerobiidae). Graellsia 64:233-253.

New, T. R. 1989. Planipennia (Lacewings). *In* Handbook of Zoology, Vol. IV. Arthropoda: Insecta. Parte 30, M. Fischer (ed.). Walter Gryter, Berlin, Nueva York. 129 p.

New, T. R. 2001. Introduction to the systematics and distribution of Coniopterygidae, Hemerobiidae, and Chrysopidae used in pest management. *In* Lacewings in the crop environment, P. K. McEwen, T. R. New y A. E. Whittington (eds.). Cambridge University Press. p. 6-28.

Oswald, J. D. 1993. Revision and cladistic analysis of the family Hemerobiidae (Insecta: Neuroptera). Journal of the New York Entomological Society 101:143-299.

Oswald, J. D. 1998. Annotated catalogue of the Dilaridae (Insecta: Neuroptera) of the world. Tijdschrift voor Entomologie 141:115-128.

Oswald, J. D., A. Contreras-Ramos y N. D. Penny. 2002. Neuroptera (Neuropterida), *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. III, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 559-581.

Oswald, J. D. (chief editor). 2007. Lacewing digital library. Neuropterida species of the World. http://lacewing.tamu.edu/Species-Catalogue/index.html; última consulta: 06.VII.2012.

Pantaleoni, R. A. 2007. Perspectivas del uso de Raphidioptera y Neuroptera Coniopterygidae como agentes de control biológico. *In* Teoría y aplicación del control biológico, L. A. Rodríguez-del Bosque y H. C. Arredondo-Bernal (eds.). Sociedad Mexicana de Control Biológico, México. p. 106-126.

Penny, N. D. 1977. Lista de Megaloptera, Neuroptera e Raphidioptera do México, América Central, ilhas Caraíbas e América do Sul. Acta Amazon 7 (Suplemento):1-61.

Penny, N. D. 1981. Review of the generic level classification of the New World Ascalaphidae (Neuroptera). Acta Amazonica 11:391-406.

Penny, N. D., P. A. Adams y L. A. Stange. 1997. Species catalog of the Neuroptera, Megaloptera, and Raphidioptera of America north of Mexico. Proceedings of the California Academy of Sciences 50:39-114.

Penny, N. D. 2002. A Guide to the lacewings (Neuroptera) of Costa Rica..Proceedings of the California Academy of Sciences 53:161-457.

Redborg, K. E. 1998. Biology of the Mantispidae. Annual Review of Entomology 43:175-194.

Reynoso-Velasco, D. y A. Contreras-Ramos. 2008. Mantispidae (Neuroptera) of

Mexico: distribution and key to genera. Annals of the Entomological Society of America 101:703-712.

Reynoso-Velasco, D. y A. Contreras-Ramos. 2009. Mantispidae (Neuroptera) of Mexico's National University biological stations Chamela and Los Tuxtlas. Proceedings of the Entomological Society of Washington 111:708-713.

Sarmiento-Cordero, M. A. y A. Contreras-Ramos. 2012. Coniopterygidae of dry forests of the Mexican Pacific. Americas Neuropterists Meeting, Entomological Society of America 60th Annual Meeting, 11-14 noviembre, Knoxville.

Stange, L. A. 1970a. A generic revision and catalog of the western Hemisphere Glenurini with the description of a new genus and species from Brazil (Neuroptera: Myrmeleontidae). Los Angeles County Museum, Contributions in Science 186:1-28.

Stange, L. A. 1970b. Revision of the ant lion tribe Brachynemurini of North America (Neuroptera: Myrmeleontidae). University of California Publications in Entomology 55:1-92.

Stange, L. A. 1994. Reclassification of the New World ant lion genera formerly included in the tribe Brachynemurini (Myrmeleontidae). Insecta Mundi 8:67-119.

Stange, L. A. 2010. A new species of the genus *Dendroleon* Brauer from Mexico (Neuroptera: Myrmeleontidae). Insecta Mundi 5400:1-9.

Sziráki, G. 2011. Coniopterygidae of the world. Annotated check-list and identification keys for living species, species groups and supraspecific taxa of the family. Lambert Academic Publishing, Saarbrücken. 249 p.

Tauber, C. A. 1969. Taxonomy and biology of the lacewing genus *Meleoma* (Neuroptera: Chrysopidae). University of California Publications in Entomology 58:1-94.

Tauber, C. y T. De León. 2001. Systematics of green lacewings (Neuroptera: Chrysopidae) larvae of *Ceraeochrysa* from Mexico. Annals of the Entomological Society of America 94:197-209.

Triplehorn, C. A., N. F. Johnson y D. J. Borror. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects. 7a ed. Thompson Brooks/Cole, Belmont, 864 p.

Valencia-Luna, L., J. Romero-Napoles, J. Valdez-Carrasco, J. L. Carrillo-Sánchez y V. López-Martínez. 2007. Taxonomía y registros de Chrysopidae (Insecta: Neuroptera) en el estado de Morelos, México. Acta Zoológica Mexicana 22:17-61.

Winterton, S. L. 2010. A new species of *Stenobiella* Tillard (Neuroptera, Berothidae) from Australia. Zookeys 64:1-8.

Winterton, S. L., N. B. Hardy y B. M. Wiegmann. 2010. On wings of lace: phylogeny and bayesian divergence time stimates of Neuropterida (Insecta) based on morphological and molecular data. Systematic Entomology 35:349-378.

Winterton, S. L. y V. N. Makarkin. 2010. Phylogeny of moth lacewings and giant lacewings (Neuroptera: Ithonidae, Polystoechotidae) using DNA sequence data, morphology and fossils. Annals of the Entomological Society of America 103:511-522.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S271-S278, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31424

Biodiversidad de Chrysomelidae (Coleoptera) en México

Biodiversity of Chrysomelidae (Coleoptera) in Mexico

María Magdalena Ordóñez-Reséndiz[1]✉, Sara López-Pérez[2] y Geovanni Rodríguez-Mirón[3]

[1]*Colección Coleopterológica, Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Guelatao 66, Ejército de Oriente, Iztapalapa, 09230 México, D. F., México.*
[2]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México D. F., México.*
[3]*Laboratorio de Biología Comparada, UMIEZ, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. Guelatao 66, Ejército de Oriente, Iztapalapa, 09230 México, D. F., México.*
✉ *mor@unam.mx*

Resumen. Se presenta una revisión general de la familia Chrysomelidae en México. Existen 2 174 especies y 301 géneros conocidos para el país. *Caloscelis* Clark y *Euplectroscelis* Crotch son géneros endémicos de México, así como 31 especies de *Blepharida* Chevrolat. Las entidades donde se ha registrado el mayor número de especies son Veracruz (694), Oaxaca (428) y Guerrero (348).

Palabras clave: fitófagos, angiospermas, diversidad, plagas.

Abstract. A general review of the family Chrysomelidae in Mexico is presented. A total of 2 174 species and 301 genera are known. *Caloscelis* Clark y *Euplectroscelis* Crotch are endemic to Mexico, also 31 *Blepharida* Chevrolat species. Veracruz (694), Oaxaca (428) and Guerrero (348) have registered the highest number of species.

Key words: phytophagous, angiosperms, diversity, pests.

Introducción

Chrysomelidae es una de las familias de insectos herbívoros más diversa y abundante. Esta gran diversidad se ha asociado con la evolución de las angiospermas en el Terciario (Santiago-Blay, 1994; Wilf et al., 2000; Jolivet y Verma, 2002), debido a la disponibilidad de alimento que los linajes ancestrales de Chrysomelidae tuvieron en aquel tiempo, de forma que pudieron darse asociaciones entre hospederos e insectos que permitieran cierta concordancia entre sus filogenias, tal es el caso de géneros como: *Phyllobrotica* Chevrolat o *Blepharida* Chevrolat (Becerra y Venable, 1999).

Los crisomélidos tienen una forma corporal muy variable (Fig. 1), existen especies esféricas (Chrysomelinae), subcilíndricas (Clytrinae y Cryptocephalinae) y con élitros extendidos a manera de escudo (Cassidinae). Algunos adultos miden menos de 1 mm (Alticinae) y otros alcanzan 27 mm (Sangrinae e Hispinae) (Jolivet et al., 1988). Se caracterizan por presentar algunos de los siguientes caracteres: cabeza sin rostro y con suturas gulares separadas; antenas filiformes, moniliformes, serriformes, pectiniformes o claviformes, formadas por 9 u 11 artejos; élitros generalmente completos pero truncados, exponiendo 1 o 2 tergitos en algunas especies; fórmula tarsal 5-5-5, pseudotetrámeros; cavidad procoxal externamente abierta a cerrada e internamente cerrada, transversa o globular; mesocoxas contiguas a separadas por más del ancho coxal, con la parte lateral de la cavidad mesocoxal abierta o cerrada; metaesterno con una sutura transversa; trocantín cubierto o al menos parcialmente expuesto; abdomen con 5 esternitos completos (Jolivet y Verma, 2002; Riley et al., 2002).

La biología y dinámica de las poblaciones de crisomélidos mexicanos es pobremente conocida, su estudio se ha centrado en pocas especies, principalmente plagas de cultivos agrícolas como la catarina de la papa (*Leptinotarsa decemlineata* [Say]), doradillas (*Diabrotica* spp.), arrocillo (*Colaspis* spp.) o la pulga saltona *Epitrix cucumeris* (Harris). Especies de estos géneros son univoltinas o multivoltinas, el número de generaciones al año depende de las condiciones ambientales y la disponibilidad de alimento (García-Leaños y Marín-Jarillo, 2010; Pérez-Domínguez et al., 2010).

La mayoría de crisomélidos son ovíparos, aunque existen algunas especies vivíparas u ovovivíparas, principalmente en zonas montañosas, en la región ártica

Recibido: 25 abril 2012; aceptado: 11 febrero 2013

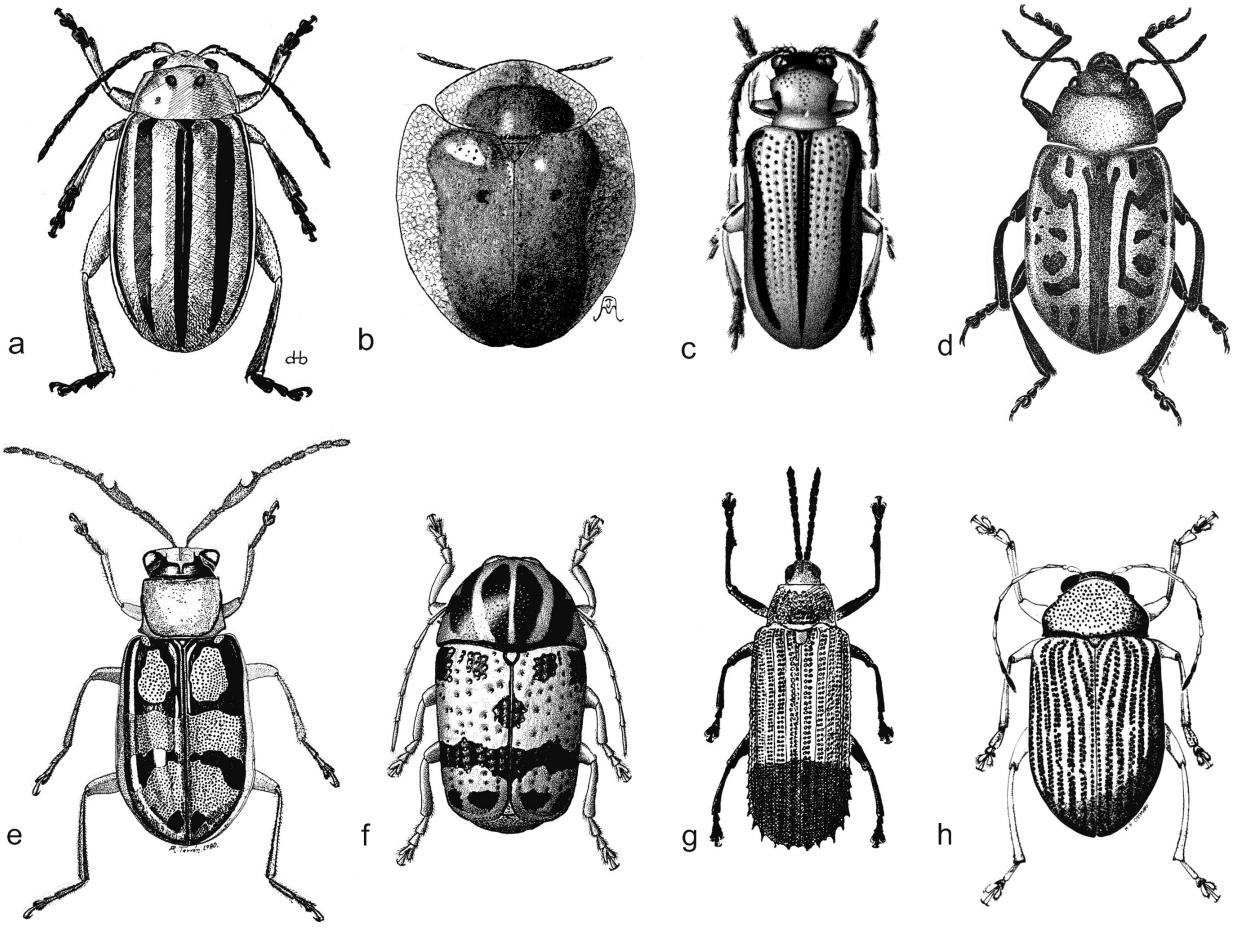


Figura 1. a), *Disonycha* sp. b), *Charidotella sexpunctata bicolor* (Fabricius, 1798). c), *Lema nigrovittat*a (Guérin-Méneville, 1844). d), *Calligrapha serpentina* (Rogers, 1856). e), *Cerotoma ruficornis* (Olivier, 1791). f), *Cryptocephalus maccus* R. White, 1968. g), *Xenochalepus* sp. h), *Colaspis hypochlora* Lefèvre, 1878. Imágenes tomadas: a, g, Blake (1957, 1971); b, Riley et al. (2002); c, f, White (1968, 1993); d, Burgos-Solorio(1997); e, Morón y Terrón (1988) y h, Ostmark (1975).

y en ambientes tropicales, como es el caso de especies del género *Platyphora* Gistel. En especies minadoras de Alticinae, Eumolpinae e Hispinae (Fig. 2), la ovoposición se lleva a cabo en diferentes partes de la hoja o en cavidades hechas por la hembra (Santiago-Blay, 2004). En especies edafícolas, la profundidad de la ovoposición depende de la humedad del suelo; parámetro que determina la diapausa en sus diversos estados de desarrollo (Pérez-Domínguez y Álvarez-Zagoya, 2003). El número de huevos varía entre géneros, por ejemplo *D. virgiferazeae* Krysan y R.F. Smith oviposita 600 huevos en promedio; en contraste, las hembras del género *Colaspis* Fabricius depositan aproximadamente 75 huevos en las raíces de su huésped (García-Leaños y Marín-Jarillo, 2010). Muchos crisomélidos usan sus excretas para cubrir y proteger sus huevos, en especial las subfamilias Clytrinae, Cryptocephalinae, Chlamisinae y Lamprosomatinae (Erber, 1988). Las Cassidinae elaboran una compleja ooteca que resguarda sus huevos (Jolivet y Verma, 2002).

El tipo de larvas de Chrysomelidae varía de campodeiforme a eruciforme. Varias presentan mecanismos químicos o físicos en defensa contra sus depredadores, como espinas, escudos abdominales o glándulas protrusibles (Müller y Hilker, 2003). En larvas gregarias se observan comportamientos sofisticados, como la cicloalexia (Fig. 3) para ahuyentar a sus enemigos (Jolivet et al., 1990). El cuidado maternal es un comportamiento que se presenta en algunas especies de Cassidinae y Chrysomelinae (Chaboo, 2002).

Las Chrysomelidae típicas se alimentan y ovipositan sobre las hojas de una gran variedad de plantas (Fig. 4): Asteraceae, Cycadales, Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Fabaceae, Gramineae, Liliaceae, Pinaceae, Rubiaceae, Rutaceae, entre muchas otras (Jolivet, 1988). Algunas

Figura 2. *Oxychalepus balyanus* (Weise, 1911), Hispinae minador.

Figura 4. *Leptinotarsa undecimlineata* (Stål, 1859) ♀ ♂.

Figura 3. Larvas de *Ogdoecosta* sp. y adulto de *Phytodectoidea quatuordecimpunctata* (Boheman, 1854).

especies son monófagas o polífagas, pero la mayoría son oligófagas y junto con Curculionoidea, han sido usadas para investigar la evolución de la especificidad en insectos fitófagos (Anderson, 1995; Jolivet y Verma, 2002). Los crisomélidos adultos consumen hojas, flores, polen y brotes nuevos de las plantas; las larvas se alimentan de raíces y tallos subterráneos (Riley et al., 2002). Clytrinae y algunas Cryptocephalinae se alimentan de huevos y excretas de hormigas (Jolivet, 1988).

Los crisomélidos son habitantes terrestres, pero existen especies acuáticas y semiacuáticas. Especies de *Macroplea* Samouelle y *Neohaemonia* Szekessy (Donaciinae) viven sumergidas en el agua durante varios estadios de su ciclo de vida, *N. nigricornis* (Kirby) es la única especie acuática registrada para el país. Cabe señalar que a finales del siglo XIX, esta especie fue recolectada en gran número por Flohr y Höge en los lagos que rodeaban la ciudad de México (Jacoby, 1880-1892b) y a la fecha no se ha vuelto a registrar. Algunas especies de Alticinae, Galerucinae, Hispinae y Chrysomelinae son semiacuáticas, viven en el margen o cerca de un cuerpo de agua (Jolivet, 1988; Jolivet y Verma, 2002).

Pocas referencias importantes documentan el conocimiento de los crisomélidos en México. Destaca la monumental obra *Biologia Centrali-Americana* (volúmenes de Phytophaga) de Jacoby (1880-1892a,b), Baly y Champion (1885-1894), así como los catálogos de Blackwelder (1946) y Wilcox (1975, 1983). Las listas de especies y géneros de estas obras se han visto enriquecidas por nuevos tratamientos y adiciones de especies (Moldenke, 1970; Anaya et al., 1987; Furth y Savini, 1996; Burgos-Solorio y Anaya-Rosales, 2004; Andrews y Gilbert, 2005; Furth, 2006; Staines, 2006; entre otros) y han sido la base para nuevos registros de especies para el país (Ordóñez-Reséndiz, 2008).

Diversidad

En el mundo se conocen entre 32 500 (Ślipiński et al., 2011) y 37 000 (Jolivet y Verma, 2002) especies de crisomélidos; esta variación obedece a la clasificación que considere el autor, debido a que no existe un sistema único aceptado por todos los especialistas de esta gran familia. En la compleja historia taxonómica de Chrysomelidae, el estatus de algunos grupos ha sido incierto, en especial la posición sistemática de los brúquidos. Durante algún tiempo, este grupo se ha reconocido como la familia

Bruchidae dentro de la superfamilia Chrysomeloidea. Yus-Ramos et al. (2007) plantearon valiosos argumentos morfológicos, ecológicos y paleontológicos sobre el particular; sin embargo, muchos especialistas consideran que deben ser una subfamilia de Chrysomelidae (Bouchard et al., 2011). Para efectos del presente trabajo, los autores siguen el esquema de subfamilias y tribus propuesto por Seeno y Wilcox (1982), quienes separan a Bruchidae de Chrysomelidae.

En México se habían registrado 1 947 especies y 282 géneros (Ordóñez-Reséndiz, 2008), que se han incrementado a 2 174 especies y 301 géneros, a raíz de la revisión de nueva literatura y de ejemplares de las colecciones entomológicas de las siguientes instituciones nacionales y extranjeras: Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria (SENASICA), Instituto de Biología, UNAM (CNIN-IBUNAM), Instituto de Ecología, A.C. (IEXA-INECOL), Museo de Historia Natural de la Ciudad de México (MHNCM), Smithsonian Institution National Museum of Natural History (NMNH) y Museum of Comparative Zoology (MCZ) de la Universidad de Harvard. El total de especies actualizado se agrupa en 33 tribus y 16 subfamilias de Chrysomelidae (Cuadro 1), que representan el 6% de las especies y el 14% de los géneros registrados a nivel mundial. El 51% de las especies y 53% de los géneros se congregan en Alticinae, Galerucinae y Eumolpinae. El alto número de especies de Alticinae parece estar asociado con la selección de su alimento; cada género tiene una elección particular de plantas y en países con climas templados y tropicales como el nuestro, los adultos suelen elegir hospederos no habituales en casos de estrés, sequía esporádica o excepcional, o al final de la estación que favorece el desarrollo de sus huéspedes normales (Jolivet, 1988; Jolivet y Verma, 2002; Furth, 2004), lo que brinda a estas especies una amplia gama de recursos.

A pesar de que el territorio nacional no ha sido inventariado en forma sistemática, la riqueza específica de Chrysomelidae es considerable, difiere en 63 géneros con otros países tropicales como Brasil, quien cuenta con 4 486 especies y 364 géneros (Costa, 2000) y es 4 veces mayor en superficie. De acuerdo al modelo de dependencia lineal, se estima para México una riqueza de 3 532 crisomélidos, por lo que a la fecha se conoce el 61.5% y faltarían por descubrir, determinar e identificar 1 358 especies.

Las primeras descripciones de crisomélidos mexicanos datan de la época de Linneo, inician con la descripción de *Omophoita aequinoctialis* en 1758. Entre los años 1883-1892 se registró el mayor número de descripciones (Fig. 5), gran parte de ellas se encuentran en la monumental obra *Biologia Centrali-Americana*; cerca del 50% de las especies que ahí aparecen fueron descritas por Jacoby (780), Baly (130) y Boheman (111). Además de estos autores, 105 personas han descrito especies de México, destacan por el número de especies Lacordaire (99), Stål (82), LeConte (75), Blake (67) y Suffrian (61). Después de *Biologia Centrali-Americana* (1993-2011) se han descrito 49 especies.

Cuadro 1. Número de géneros y especies de las subfamilias de Coleoptera Chrysomelidae presentes en México

Subfamilias	*Géneros*	*Especies*
Aulacoscelinae	2	10
Orsodacninae	1	1
Donaciinae	3	3
Megalopodinae	3	33
Criocerinae	5	115
Clytrinae	14	87
Cryptocephalinae	6	187
Chlamisinae	6	74
Lamprosomatinae	2	39
Megascelinae	1	11
Eumolpinae	37	286
Chrysomelinae	15	170
Galerucinae	51	294
Alticinae	88	531
Hispinae	32	172
Cassidinae	35	161
Total	301	2 174

Distribución. El conocimiento que tenemos sobre la distribución de crisomélidos en el país proviene principalmente de las expediciones que conformaron la obra *Biologia Centrali-Americana*. Existen muy pocos inventarios cuantitativos, varios de ellos son trabajos de tesis (Paulín-Munguía, 2002; Eligio-García, 2004; Correa-San Agustín, 2008; López-Pérez, 2009, entre otros); ésto se refleja en la variación de la riqueza a nivel estatal (Cuadro 2), Veracruz es el estado con mayor número de especies registradas (694), seguido de Oaxaca (428) y Guerrero (348). Entidades poco exploradas como Quintana Roo (3), Aguascalientes (5), Tlaxcala (5), Querétaro (7), Campeche (8) y Zacatecas (8) cuentan con el menor número de especies.

Lo anterior se debe a la falta de especialistas que exploren sistemáticamente la superficie del país e incrementen el

Cuadro 2. Número de especies de las subfamilias de Chrysomelidae en las entidades federativas de México. En la columna de distribución restringida se indica el número y porcentaje de especies que sólo se han registrado en cada estado

Estados	*Alticinae*	*Aulacoscelinae*	*Cassidinae*	*Chlamisinae*	*Chrysomelinae*	*Clytrinae*	*Criocerinae*	*Cryptocephalinae*	*Donaciinae*	*Eumolpinae*	*Galerucinae*	*Hispinae*	*Lamprosomatinae*	*Megalopodinae*	*Megascelinae*	*Total*	*Especies con distribución restringida (%)*
Aguascalientes	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	1	0	0	0	0	5	0
Baja Califonia Norte	20	0	1	4	3	6	1	27	1	5	30	5	0	0	0	103	47 (46 %)
Baja California Sur	30	0	11	5	4	8	5	28	0	6	21	7	0	0	0	125	42 (34 %)
Campeche	0	0	2	0	4	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	8	2 (25 %)
Chiapas	12	1	22	2	20	12	9	8	0	21	33	1	2	1	1	145	21 (14 %)
Chihuahua	60	1	9	2	14	10	6	12	0	9	4	3	0	0	0	130	22 (17 %)
Coahuila	10	0	3	0	9	3	2	6	0	2	12	3	0	0	1	51	8 (23 %)
Colima	9	0	2	0	4	8	1	7	0	1	10	0	0	0	0	42	2 (8 %)
Distrito Federal	21	0	2	1	18	2	4	13	1	9	10	3	0	0	0	84	12 (14 %)
Durango	54	4	24	11	37	15	7	41	0	44	30	4	3	2	0	276	20 (15 %)
Estado de México	7	0	2	0	17	3	1	2	0	1	2	3	0	0	0	38	1 (3 %)
Guanajuato	25	1	15	1	17	3	2	14	0	28	23	4	0	0	0	133	14 (11 %)
Guerrero	75	3	36	13	39	14	9	42	0	49	57	2	7	2	0	348	104 (30 %)
Hidalgo	4	1	2	1	12	2	1	2	0	5	2	2	0	0	0	34	4 (12 %)
Jalisco	5	0	43	2	19	12	4	12	0	13	10	17	1	0	0	138	13 (9 %)
Michoacán	12	0	4	1	16	7	1	3	0	19	9	0	0	1	0	73	6 (8 %)
Morelos	34	0	20	6	46	12	9	28	0	37	17	6	3	7	1	226	16 (7 %)
Nayarit	3	0	1	0	5	6	0	1	0	2	0	0	0	0	0	18	3 (17 %)
Nuevo León	1	0	2	0	1	4	0	0	0	0	1	1	0	0	0	10	0
Oaxaca	69	5	39	17	53	17	20	40	0	48	69	27	11	9	4	428	105 (25 %)
Puebla	28	1	25	4	36	9	5	8	0	15	16	4	3	1	0	155	6 (4 %)
Querétaro	0	0	1	0	1	1	2	0	0	0	2	0	0	0	0	7	0
Quintana Roo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	3	3 (100 %)
San Luis Potosí	8	0	0	0	5	4	1	1	0	1	4	0	0	0	0	24	1 (4 %)
Sinaloa	4	0	4	0	10	9	7	3	0	5	7	0	0	0	0	49	2 (4 %)
Sonora	9	0	1	1	6	8	0	2	0	1	0	5	0	0	0	33	1 (3 %)
Tabasco	48	0	35	6	10	2	5	6	0	20	27	4	3	1	3	170	45 (26 %)
Tamaulipas	19	0	20	0	7	4	0	3	0	1	11	28	0	0	0	93	24 (26 %)
Tlaxcala	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1 (20 %)
Veracruz	148	4	70	31	66	15	40	49	1	77	102	49	18	15	9	694	233 (34 %)
Yucatán	2	1	16	7	11	6	8	8	0	5	1	1	3	0	0	69	18 (26 %)
Zacatecas	0	0	1	0	4	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	8	0

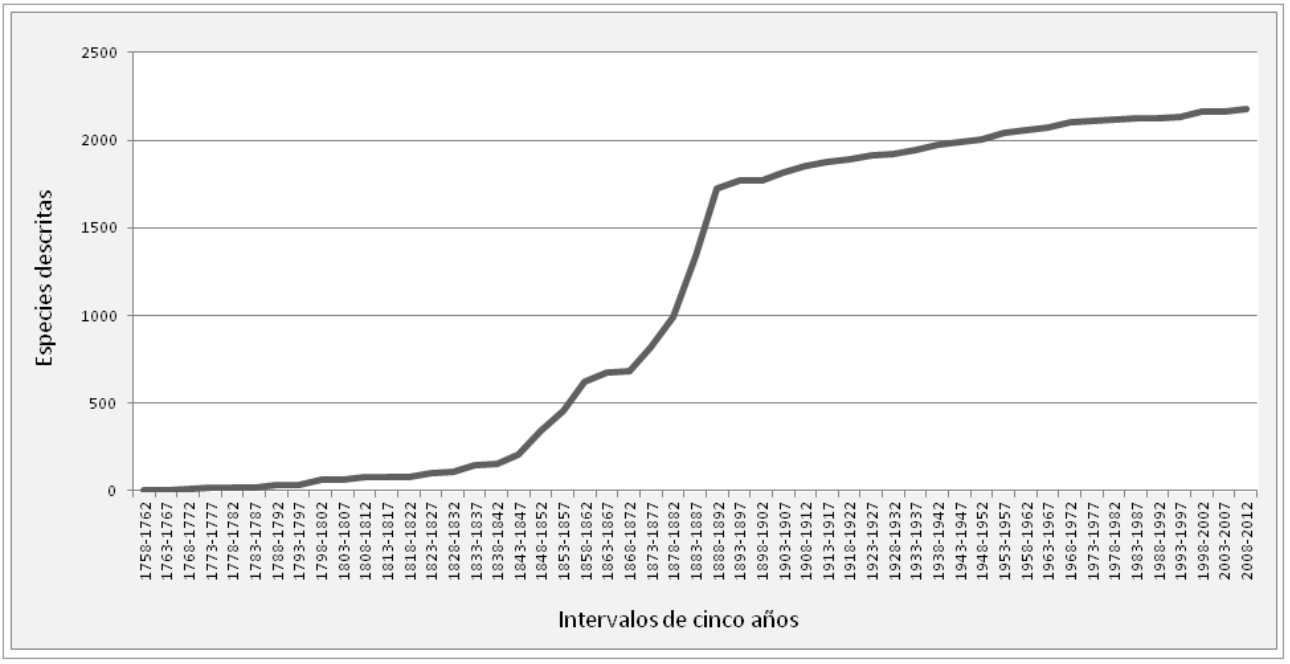


Figura 5. Curva acumulativa de especies por año de descripción.

conocimiento de su fauna. De acuerdo con Furth (2006), los géneros *Caloscelis* Clark y *Euplectroscelis* Crotch son endémicos de México, ambos están representados por 1 sola especie, *C. nigripennis* (Jacoby) que habita en Nayarit y *E. xanti* Crotch en la península de Baja California. De las 39 especies conocidas de *Blepharida* Chevrolat (Furth, 1998), 31 especies se distribuyen únicamente en territorio mexicano; sin embargo, se requiere mayor información para señalar a otros crisomélidos como endémicos o en algún riesgo de extinción. A partir de una base de datos con 8 370 registros recopilada por los autores de este trabajo, fue posible identificar crisomélidos con cierta distribución restringida (Cuadro 2): Baja California presenta el mayor porcentaje de especies particulares (46%), precediendo a Baja California Sur y Veracruz (34%). Cabe mencionar que a pesar de la considerable riqueza de especies en Morelos y Puebla, el porcentaje de especies restringidas a estos estados es reducido, 7% y 4% respectivamente.

Agradecimientos

La primera autora agradece a los siguientes curadores por el acceso a sus colecciones y el apoyo en el trabajo: Enrique Vega Ortiz (SENASICA), Santiago Zaragoza Caballero (CNIN-IBUNAM), Miguel Ángel Morón (IEXA-INECOL), Ma. Eugenia Díaz Batres (MHNCM), Alexander Konstantinov (NMNH), Philip Perkins (MCZ). A Conabio, por su apoyo a través del proyecto HS003 "Catálogo de autoridades taxonómicas y base de datos curatorial de la Familia Chrysomelidae en México". Al Dr. Fernando Álvarez por la invitación a participar en este número especial. A dos revisores anónimos por sus valiosos comentarios que enriquecieron este escrito.

Literatura citada

Anaya, R. S., A. M. Equihua y E. B. Prado. 1987. Crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae) del Valle de México. Colegio de Posgraduados. CENA (Centro de Entomología y Acarología). Chapingo, México, México. 84 p.

Anderson, R. S. 1995. An evolutionary perspective on diversity in Curculionoidea. Memoirs of the Entomological Society of Washington 14:103-114.

Andrew, F. G. y A. J. Gilbert. 2005. A preliminary annotated checklist and evaluation of the diversity of the Chrysomelidae (Coleoptera) of the Baja California peninsula, Mexico. Insecta Mundi 19:89-116.

Baly, J. S. y G. C. Champion. 1885-1894. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Phytophaga (part). Volume VI, Part 2. R. H. Porter, London. p. 1-242.

Becerra, J. X. y D. L. Venable. 1999. Macroevolution of insect-plant associations: the relevance of host biogeography to host affiliation. Proceedings of the National Academy of Sciences 96:12626-12631.

Blackwelder, R. E. 1946. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South

America. Part 4. Bulletin of the United States National Museum 185:627-757.

Blake, D. H. 1957. A note on two chrysomelid beetles (Coleoptera). Proceedings of the Entomological Society of Washington 59:278.

Blake, D. H. 1971. Fifteen new West Indian chrysomelid beetles. Proceedings of the Entomological Society of Washington 73:269-282.

Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys 88:1-972.

Burgos-Solorio, A. 1997. Crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del Estado de Morelos, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 74.

Burgos-Solorio, A. y S. Anaya-Rosales. 2004. Los crisomelinos (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) del Estado de Morelos. Acta Zoológica Mexicana 20:39-66.

Correa-San Agustín, N. 2008. Estado de conservación del bosque mesófilo en la zona centro de Veracruz, a través del estudio de los Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera). Tesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 35 p.

Costa, C. 2000. Estado del conocimiento de los Coleoptera Neotropicales. *In* Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica, F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (eds.). PrIBes 2000. m3m-Monografías Tercer Milenio, Vol. I, Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza, España. p. 99-114.

Chaboo, C. S. 2002. First report of immatures, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidiane: Eugenysini). Coleopterists Bulletin 56:50-67.

Eligio-García, M. A. 2004. Diversidad de Chrysomeloidea (Insecta: Coleoptera) en Tilzapotla, Morelos durante los meses de mayo a octubre de 2003. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 49 p.

Erber, D. 1988. Biology of Camptosomata Clytrinae – Cryptocephalinae – Chlamisinae – Lamprosomatinae. *In* Biology of Chrysomelidae, P. Jolivet, E. Petitpierre y T. H. Hsiao. Kluwer Academic Publisher, Netherlands. p. 513-552.

Furth, D. G. 1998. New World Blepharida Chevrolat 1836 (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae). Memoirs of the Entomological Society of Washington 21:1-109.

Furth, D. G. 2004. Alticinae (Coleoptera: Chrysomelidae). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento Vol. IV, J. E. Llorente-Bousquets, J. J. Morrone, O. Yáñez-Ordóñez e I. Vargas-Fernández (eds.).UNAM-Conabio, México. p. 669-684.

Furth, D. G. 2006. The current status of knowledge of the Alticinae of Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae). Proceedings of the Sixth International Symposium on the Chrysomelidae. Bonner Zoologische Beiträge 54:197-225.

Furth, D. G. y V. Savini. 1996. Checklist of the Alticinae of Central America, including Mexico (Coleoptera: Chrysomelidae). Insecta Mundi 10:45-68.

García-Leaños, M. L. y A. Marín-Jarillo. 2010. Plagas del Suelo en Guanajuato. *In* Plagas del Suelo, L. A. Rodríguez-del Bosque y M. A. Morón (eds.). Mundi Prensa México. p. 299-311.

Jacoby, M. 1880-1892a. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Phytophaga (part). Volume VI, Part 1. R. H. Porter, London. p. 1-625.

Jacoby, M. 1880-1892b. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera. Phytophaga (part). Volume VI, Part 1 (Supp.). R.H. Porter, London. p. 1-348.

Jolivet, P. 1988. Food habits and food selection of Chrysomelidae. Bionomic and evolutionary perspectives. *In* Biology of Chrysomelidae, P. Jolivet, E. Petitpierre y T. H. Hsiao. Kluwer Academic Publisher, Netherlands. p. 1-40.

Jolivet, P., E. Petitpierre y T. H. Hsiao. 1988. Biology of Chrysomelidae. Kluwer Academic Publisher, Netherlands. p. XXIII-XXIV.

Jolivet, P., J. Vasconcellos-Neto y P. Weinstein. 1990. Cycloalexy: a new concept in the larval defense of insects. Insecta Mundi 4:133-142.

Jolivet, P. y K. K. Verma. 2002. Biology of Leaf Beetles. Intercept Limited, Andover, Hampshire, Inglaterra. 327 p.

López-Pérez, S. 2009. Diversidad de Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera) en la zona central de las Sierras de Taxco-Huautla. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 61 p.

Moldenke, R.A. 1970. A revision of the Clytrinae of North America North of the Isthmus of Panama (Coleoptera: Chrysomelidae). Stanford University, California, 310 p.

Morón, M. A. y R. A. Terrón. 1988. Entomología práctica. Instituto de Ecología, México, D. F. p. 268.

Müller, C. y M. Hilker. 2003. The Advantages and Disadvantages of Larval Abdominal Shields on the Chrysomelidae: Mini-review. *In* Special topics in leaf beetle biology. Proc. 5th Int. Sym. on the Chrysomelidae, D. G. Furth (ed.). Pensoft Publishers, Bulgaria, Sofia. p. 243-259.

Ordóñez-Reséndiz, M. M. 2008. Crisomélidos (Coleópteros). *In* Catálogo taxonómico de especies de México, Capital natural de México, vol. I., S. Ocegueda y J. Llorente-Busquets (coords.). CONABIO. México, D. F. CD1.

Ostmark, H. E. 1975. Banana pests in the genus *Colaspis*, including description of a new species (Coleoptera: Chrysomelidae). The Florida Entomologist 58:1-8.

Paulín-Munguia, J. S. 2002. Estudio de la Familia Chrysomelidae (Insecta: Coleoptera) de la Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México. Tesis, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 147 p.

Pérez-Domínguez, J. L. y R. Álvarez-Zagoya. 2003. Influencia de factores ambientales sobre el desarrollo y la fluctuación

poblacional de gallina ciega (*Phyllophaga* spp. y *Cyclocephala* spp.) (Coleoptera: Melolonthidae) y gusano alfilerillo *Diabrotica virgifera zeae* (Coleoptera: Chrysomelidae) en el centro de Jalisco. *In* Estudios sobre coleópteros del suelo en América, G. A. Aragón, M. A. Morón y A. Marín (eds.). Publicación especial de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla. p. 231-249.

Pérez-Domínguez, J. F., M. L. García-Leaños, R. Alvarez-Zagoya y L. A. Rodríguez-del Bosque. 2010. "Diabróticas" como Plagas del Suelo. *In* Plagas del suelo, L. A. Rodríguez-del-Bosque y M. A. Morón (eds.). Mundi Prensa, México, D. F. p. 361-372.

Riley, E. G., S. M. Clark, R. W. Flowers y A. J. Gilbert. 2002. Chrysomelidae Latreille 1802. *In* American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea Volume 2, R. H. Jr. Arnett, M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (eds.). CRC Press LLC. Boca Raton. p. 617-691.

Santiago-Blay, J. A. 1994. Paleontology of leaf beetles. *In* Novel aspects of the biology of Chrysomelidae, P. Jolivet, M. L. Cox y E. Petitpierre (eds.). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 1-68.

Santiago-Blay, J. A. 2004. Leaf-mining Chrysomelidae. *In* New contributions in biology of the Chrysomelidae, J. P. Jolivet, J. A. Santiago-Blay y M. Schmitt (eds.). Kluger Publications, The Hague. p. 7-15.

Seeno, T. N. y J. A. Wilcox. 1982. Leaf beetle genera (Coleoptera: Chrysomelidae). Entomography 1:1-221.

Ślipiński, S. A., R. A. B. Leschen y J. F. Lawrence. 2011. Orden Coleoptera Linnaeus, 1758. *In* Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa 3148:203-208.

Staines, C. L. 2006. The Hispine Beetles of America North of Mexico (Chrysomelidae: Cassidinae). Virginia Museum of Natural History, Martinsville, Virginia. 178 p.

White, R. E. 1968. A review of the genus *Cryptocephalus* in America North of Mexico (Chrysomelidae: Coleoptera). United States National Museum Bulletin 290: 1-124.

White, R. E. 1993. A Revision of the Subfamily Criocerinae (Chrysomelidae) of North America North of Mexico. U.S. Department of Agriculture, Technical Bulletin 1805; lámina 2.

Wilcox, J. A. 1975. Checklist of the beetles of Canada, United States, Mexico, Central America and the West Indies. Vol. 1, pt.7. The leaf beetles (red version). Biological Research Institute of America. New York. 166 p.

Wilcox, J. A. 1983. Familiy Chrysomelidae. *In* Checklist of the beetles of North and Central America and the West Indies. Vol. 8: The leaf beetles and the bean weevils (Families 129-139), R. H. Arnett (ed.). Flora and Fauna publications, Gainesville. p. 1-166.

Wilf, P., C. C. Labandeira, W. J. Kress, C. L. Staines, D. M. Windsor, A. L. Allen y K. R. Johnson. 2000. Timing the radiations of leaf beetles: Hispines on Gingers from latest Cretaceous to Recent. Science 289:291-294.

Yus-Ramos, R., J. M. Kingsolver y J. Romero-Nápoles. 2007. Sobre el estatus taxonómico actual de los brúquidos (Coleoptera: Bruchidae) en los Chrysomeloidea. Dugesiana 14:1-21.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S279-S289, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31748

Biodiversidad de cantaroideos (Coleoptera: Elateroidea [Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae]) en México

Biodiversity of cantharoids (Coleoptera: Elateroidea [Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae]) in Mexico

Santiago Zaragoza-Caballero✉ y Cisteil X. Pérez-Hernández

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *zaragoza@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Se actualiza el conocimiento de la diversidad de los 79 géneros y 631 especies de coleópteros con tegumento blando (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae) registrados en territorio nacional. Se comentan características morfológicas, ecológicas, fenológicas, relaciones filogenéticas, casos de endemismo y desarrollo del conocimiento taxonómico de las familias citadas.

Palabras clave: diversidad, Coleoptera, Malacodermes, México.

Abstract. The knowledge on the diversity of 79 genera and 631 species of beetles with soft integument (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae and Telegeusidae) registered in the country is updated. We discuss morphological, ecological, phenological, phylogenetic relationships, endemism and development of the taxonomic knowledge of the mentioned families.

Key words: diversity, Coleoptera, Malacodermes, Mexico.

Introducción

Las familias Cantharidae (Fig. 1), Lampyridae (Fig. 2), Lycidae (Fig. 3), Phengodidae (Fig. 4) y Telegeusidae (Fig. 5), previamente incluidas en Apalytres Dumeril, 1799 (del griego: apales= flexible y elitron= estuche); Malacodermes Latreille, 1829 (del griego: malacos= blando y derma= piel) y Cantharoidea Crowson, 1972, en la actualidad forman parte de la superfamilia Elateroidea Leanch, 1815 (Lawrence y Newton, 1995). Esta superfamilia está integrada por 11 familias; unas con el tegumento endurecido y otras exclusivas del viejo mundo. Constituye un grupo monofilético sustentado por las siguientes sinapomorfías: presencia de 4 tubos de malpigio libres; ausencia de mola mandibular; un par de ocelos u ojos simples, sustituidos en ocasiones por un par de tubérculos laterales; desarrollo muscular que les permite una alimentación extra oral; la pérdida de estructuras bucales como labrum, mola mandibular, lóbulos maxilares y escleritos maxilolabiales y desaparición de suturas en 4 ventritos (Lawrence y Newton, 1995).

En América, estas familias se distribuyen desde el sur de Canadá hasta el norte de Argentina y su mayor diversidad se concentra principalmente en la franja comprendida entre los paralelos 45º N y 38º S.

Se reconocen por la siguiente combinación de caracteres: talla de 1.2 a 43 mm de largo. Cuerpo con el tegumento suave, piloso, aplanado en sentido dorso-ventral, de colores aposemáticos, brillantes, negro-rojizo o negro-amarillento, que funcionan como colores de advertencia. Cabeza cubierta parcial o totalmente por el pronoto, reducida o bien desarrollada, más angosta (*Lycostomus, Photinus*), tan ancha (*Telegeusis*) o más ancha (*Distremocephalus*) que el pronoto, de ordinario más ancha que larga, aunque en *Telegeusis* es claramente más larga; inserción de las antenas cercana o separada en su base, de 10 a 14 antenómeros, escapo robusto, asentado o no en tubérculos, antenitos del flagelo filiformes, serrados, flabelados y entre los *Phengodes* con ramas antenales a partir del cuarto; ojos compuestos laterales, reducidos o desarrollados, finamente facetados, de ordinario semiesféricos y con frecuencia más desarrollados entre los machos; sutura fronto-clipeal evidente o no visible; partes bucales prognatas, proyectadas o no en un rostro característico de los malacodermos florícolas (*Lycus, Chauliognathus*); labro de ordinario membranoso; mandíbulas falcadas, con o sin dientes internos, entre los lícidos florícolas reducidas a dentículos; palpos maxilares de 4 palpómeros, el apical securiforme, cilíndrico u ojival, en telegeúsidos tan largo

Recibido: 03 mayo 2012; aceptado: 13 noviembre 2012

Figura 1. *Chauliognathus nigrocinctus* Gorham.

Figura 2. *Phaenolis ustulatus* Gorham.

Figura 3. *Lygistopterus nobilis* Gorham.

como las antenas o más; galea pilosa o no; los palpos labiales de 1 a 4 palpómeros, con el último de forma variada; con o sin suturas gulares; tentorio con 1, 2 o ninguna fosita visible. Tórax con pronoto tan o más ancho que los élitros, con o sin expansiones laterales, semiesférico, trapezoidal o casi cuadrangular, disco de ordinario convexo, con o sin poros glandulares, con o sin costillas en forma de retícula, ángulos posteriores rectos o agudos; escutelo triangular o en forma de "lengüeta"; élitros largos o cortos, en algunos fengódidos dehiscentes, entre los lícidos con numerosas costillas en forma reticulada, en *Telegeusis* con granulaciones posteriores y entre los lampíridos con numerosos poros glandulares marginales; alas posteriores presentes en todos los lícidos y cantáridos, reducidas en algunos lampíridos braquípteros o ausentes en muchas hembras de lampíridos y todas las de fengódidos, con pocas venas, no plegadas bajo los élitros, con las células radial y anal cerradas o abiertas; prosterno generalmente corto, mesosterno mediano, metasterno largo; cavidades coxales anteriores posteriormente abiertas, coxas anteriores y medias cónicas, las primeras cercanas entre sí, las segundas separadas, las posteriores transversas, trocánter oblicuo, fémures y tibias de ordinario aplanadas con o sin espinas apicales; fórmula tarsal 5-5-5, tarsómeros en fengódidos con o sin peines ventrales, con o sin arolium, apicalmente dilatados o no, en lampíridos y cantáridos el tercero y cuarto tarsómero bífidos, uñas simples, a veces dentadas o lobuladas en la parte interna. Abdomen generalmente con 8 ventritos visibles en los machos, 7 en las hembras, con suturas membranosas; ventralmente, en lampíridos y algunos fengódidos, se reconocen órganos emisores de luz; último ventrito más o menos agudo en los machos, emarginado en las hembras; edeago trilobulado, parámeros presentes o no, soldados o libremente articulados, saco interno frecuentemente no visible, flagelo externo en fengódidos; en el ovipositor de cantáridos, lampíridos y lícidos, se reconocen algunas modificaciones en el stilus, coxitos y valviger; en fengódidos las hembras son neoténicas y no presentan esas estructuras, y las hembras de telegeúsidos no se conocen (Boca y Bocakoba, 2010; Lawrence, 2010; Costa y Zaragoza, 2010; Braham, 2010; Ramsdale, 2010).

Biología y ecología. Los cantaroideos son más abundantes en épocas lluviosas. Los adultos viven poco tiempo y la mayoría ya no se alimenta. Los cantáridos viven

Figura 4. *Phengodes (Phengodella) atezcanus* Zaragoza.

unas 3 semanas, lampíridos y fengódidos pocos días y algunos lícidos, pocas horas. En estado larval son activos depredadores de pequeños moluscos, anélidos o larvas de otros coleópteros. La digestión es extra oral determinada por la secreción de fermentos digestivos, los lícidos también aprovechan líquidos fermentados. Las larvas y hembras de fengódidos se alimentan particularmente de miriápodos. Dependiendo de la temperatura ambiente, se les localiza en la superficie del suelo o hasta 20 cm de profundidad, sea entre la hojarasca, debajo de cortezas o en troncos en vías de degradación.

Estos escarabajos de cuerpo blando son habitantes de bosques, sabanas, pastizales, algunos cantáridos alcanzan zonas áridas, no se encuentran en áreas polares ni en los altos picos. Generalmente se encuentran sobre las matas, el follaje o en las flores. La mayoría de lícidos y cantáridos son de hábitos diurnos, en tanto que la mayoría de lampíridos son nocturnos, lo mismo que fengódidos y telegeúsidos, los cuales son atraídos por la luz. Los lampíridos inician su vuelo en el crepúsculo vespertino; los lícidos, en las primeras horas del día; fengódidos y telegeúsidos vuelan cerca de la media noche.

Cantáridos, lampíridos y lícidos tienen colores aposemáticos, que combinan negro con rojizo, naranja o amarillo, colores de advertencia utilizados como medida defensiva o repelente junto con sustancias tóxicas de olores desagradables liberadas por antenas, élitros, articulaciones fémorotibiales o membranas intersegmentales. Estas características los convierten en organismos imitados por otros insectos que carecen de estas habilidades. Las sustancias tóxicas o repelentes corresponden a ácidos acetilénicos, licídicos, glicéridos y alcaloides (Moore y Brown, 1981) disueltos en la hemolinfa de lícidos y cantáridos, y son liberados en respuesta al ataque de potenciales depredadores. Los lampíridos liberan lucibufaginas junto con la hemolinfa, esteroides que producen efectos eméticos en aves y anfibios. Algunas especies que no pueden metabolizar estos compuestos los incorporan a su organismo al alimentarse de otras que sí tienen esa capacidad, como los cerambícidos del género *Elytroleptus* o los lampíridos del género *Photuris* que se alimentan de *Lycus* (Lycidae) y *Photinus* (Lampyridae), respectivamente. En general, todos liberan feromonas como atrayentes sexuales. Entre los cantaroideos puede encontrarse mimetismo de tipo batesiano, mülleriano o mertensiano (Boca y Bocakoba, 2010; Lawrence, 2010; Costa y Zaragoza, 2010; Braham, 2010; Ramsdale, 2010). También entre lampíridos existe un mimetismo intergenérico, en el que las señales que emiten las hembras de *Photinus* son imitadas por hembras de *Photuris* que depredan a machos de *Photinus* cuando acuden al llamado sexual (Lloyd, 1965).

Lampíridos y fengódidos tienen la facultad de emitir luz; los adultos de los primeros lo hacen para comunicarse sexualmente y las larvas de ambas familias emiten señales luminosas como medida preventiva o para atraer a sus presas. Otra particularidad entre algunos lampíridos, lícidos y fengódidos es la supresión de la fase de pupa en la metamorfosis holometábola, fenómeno conocido como neotenia

Figura 5. *Telegeusis chamelensis* Zaragoza.

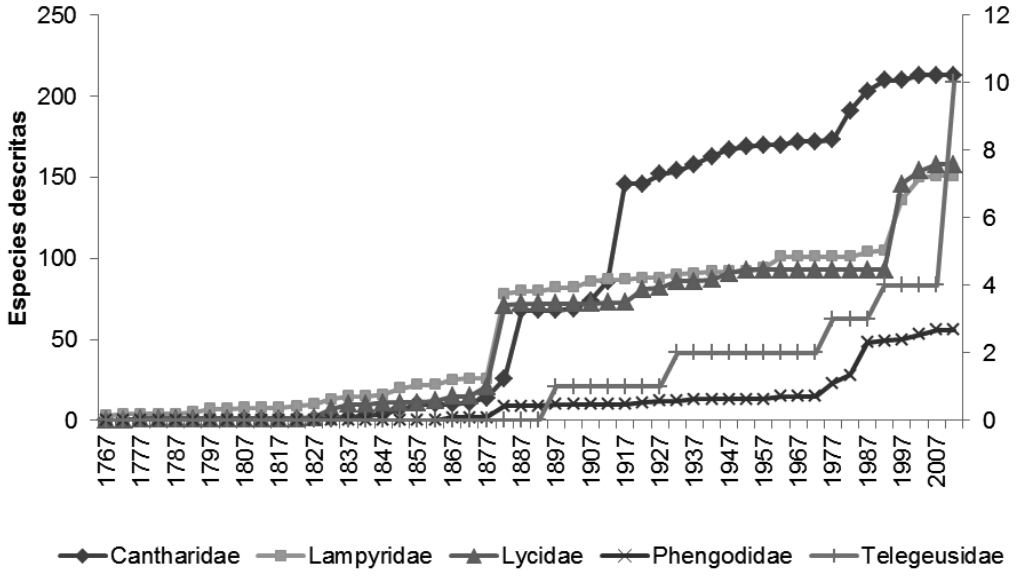


Figura 6. Curva de acumulación cronológica de las especies de Cantaroideos de México.

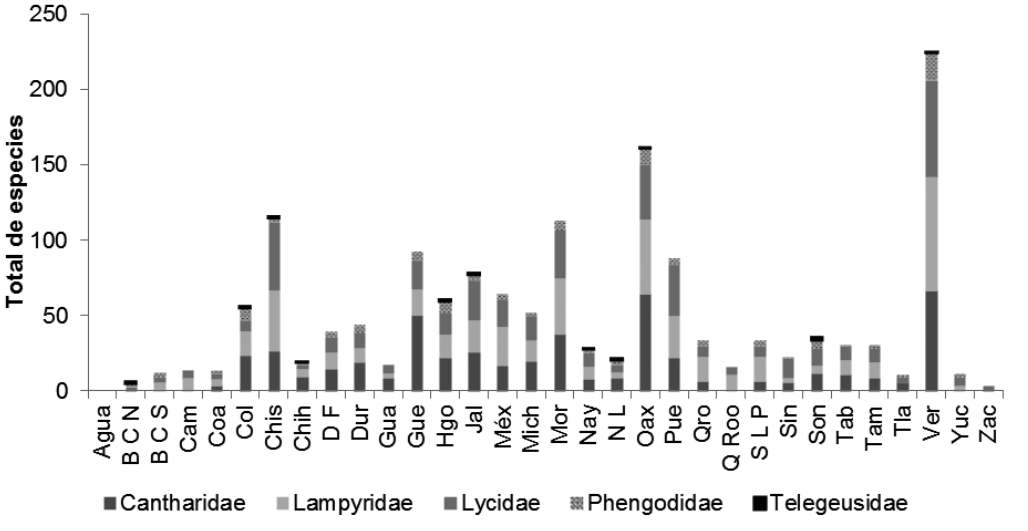


Figura 7. Distribución estatal específica de las familias de cantaroideos (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae) en México.

o paedomorfosis, que consiste en retener caracteres juveniles cuando se alcanza la madurez sexual. Esta condición se observa particularmente en las hembras de la familia Phengodidae (Boca y Bocakoba, 2010; Lawrence, 2010; Costa y Zaragoza, 2010; Braham, 2010; Ramsdale, 2010).

La superfamilia Elateroidea ha desarrollado diversas estrategias evolutivas; unas de carácter defensivo, como la habilidad de producir sonidos secos (Cerophytidae, Eucnemidae, Throscidae y Elateridae), y la que conlleva la poca esclerotización del cuerpo, que permite el desarrollo de sistemas glandulares y patrones de coloración aposemática, como en los Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae (Cantharoidea de Crowson, 1972) (Lawrence et al., 2010).

Cuadro 1. Cronología taxonómica de cantaroideos de México

Años	*Cantharidae*	*Lampyridae*	*Lycidae*	*Phengodidae*	*Telegeusidae*	*Total*
1767	0	3	0	0	0	3
1772	0	4	0	0	0	4
1777	1	4	1	0	0	6
1782	1	4	1	0	0	6
1787	1	4	1	0	0	6
1792	1	5	1	0	0	7
1797	1	7	1	0	0	9
1802	1	7	1	0	0	9
1807	1	8	1	0	0	10
1812	1	8	1	0	0	10
1817	1	8	1	0	0	10
1822	1	9	1	0	0	11
1827	1	10	2	0	0	13
1832	1	13	7	0	0	21
1837	2	15	10	0	0	27
1842	3	15	10	0	0	28
1847	4	16	11	0	0	31
1852	7	20	11	0	0	38
1857	10	22	11	0	0	43
1862	10	22	12	0	0	44
1867	10	25	15	2	0	52
1872	11	26	15	2	0	54
1877	14	26	21	2	0	63
1882	26	78	71	9	0	184
1887	68	80	72	9	0	229
1892	68	80	72	9	0	229
1897	68	82	72	10	1	232
1902	69	82	72	10	1	234
1907	74	86	72	10	1	243
1912	86	87	73	10	1	257
1917	146	87	73	10	1	317
1922	146	88	81	11	1	327
1927	152	88	82	12	1	335
1932	154	90	86	12	2	344
1937	158	91	86	13	2	350
1942	163	92	87	13	2	357
1947	167	92	91	13	2	365
1952	169	92	93	13	2	369
1957	170	94	93	13	2	372
1962	170	101	93	15	2	381
1967	172	101	93	15	2	383
1972	172	101	93	15	2	383
1977	173	101	93	23	3	393
1982	191	101	93	28	3	416
1987	203	104	93	48	3	451
1992	210	105	93	49	4	461
1997	210	136	146	50	4	546
2002	213	150	154	53	4	574
2007	213	151	158	56	4	582
2012	213	151	158	56	10	588

Cuadro 2. Géneros y especies de cantaroideos (Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae) del mundo y de México, y especies endémicas de México

Familia	*Géneros en el mundo*	*Géneros en México*	*Especies en el mundo*	*Especies en México*	*Especies endémicas de México*
Cantharidae	137	19 (14%)	5083	223 (5%)	153 (3%)
Lampyridae	83	22 (25%)	2000	164 (8%)	84 (4.2%)
Lycidae	160	23 (14%)	4600	168 (4%)	101 (2.2%)
Phengodidae	34	13 (38%)	263	63 (24%)	37 (14.1%)
Telegeusidae	2	2 (100%)	15	11 (73%)	10 (66.7%)
Total	416	79 (19%)	11961	631 (5%)	385 (3.22%)

Cuadro 3. Registro por estado de las especies de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae en México

	Cant.	*Lamp.*	*Lyci.*	*Phen.*	*Tele.*	*Total*
Aguascalientes	1	0	1	0	0	2
Baja California N	0	2	1	2	0	7
Baja California S	2	4	4	3	2	13
Campeche	2	7	5	0	0	14
Coahuila	4	4	4	2	0	8
Colima	24	16	7	8	2	57
Chiapas	27	40	45	3	1	116
Chihuahua	10	5	3	1	1	20
Distrito Federal	15	11	10	4	0	40
Durango	19	10	10	5	0	64
Guanajuato	9	3	6	0	0	18
Guerrero	50	18	19	6	0	93
Hidalgo	22	16	14	8	1	61
Jalisco	26	21	27	3	2	79
México	17	26	18	4	0	65
Michoacán	20	14	16	2	0	53
Morelos	38	37	32	6	0	113
Nayarit	8	8	10	2	1	29
Nuevo León	9	4	5	3	1	22
Oaxaca	64	50	36	11	1	162
Puebla	22	28	34	4	0	88
Querétaro	7	16	7	4	0	19
Quintana Roo	1	10	5	0	0	16
San Luis Potosí	7	16	7	4	0	34
Sinaloa	6	3	13	1	0	23
Sonora	12	5	12	5	2	36
Tabasco	11	10	9	1	0	31
Tamaulipas	9	10	10	2	0	31
Tlaxcala	6	0	4	1	0	11
Veracruz	66	76	64	18	1	225
Yucatán	0	4	6	2	0	12
Zacatecas	0	0	4	0	0	4
Total	534	457	443	116	15	1 566

Cuadro 4. Riqueza específica de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae y Telegeusidae estimada para México, de acuerdo con el modelo exponencial y el de Clench

Familia	*Especies Observadas*	*Exponencial*	*Porcentaje alcanzado*	*Clench*	*Porcentaje alcanzado*
Cantharidae	223	299.39	74%	261.91	85%
Lampyridae	164	297.86	54%	255.91	64%
Lycidae	168	366.03	46%	336.36	50%
Phengodidae	63	119.81	53%	117.85	53%
Telegeusidae	11	22.04	50%	21.001	52%
Total	631	1105.13	57.10%	993.03	63.54%

Diversidad

El estudio de estos coleópteros lo inició Linneo en 1767 con la descripción de 3 especies de lampíridos de México. Henry S. Gorham y George C. Champion (1880-1915), entre otros, dieron a conocer más de 200 especies mexicanas en la *Biologia Centrali Americana.* Maurice Pic contribuye con 77 especies (1900-1935) y Walter Wittmer (1963-1990) aumenta el censo con 49 especies. Entre 1975 y 2008 Santiago Zaragoza-Caballero, dio a conocer otras 158 especies. El desarrollo del conocimiento de cantaroideos en nuestro país se muestra en el Cuadro 1 y en la figura 6.

Se estima que en el mundo están descritas unas 11 961 especies pertenecientes a 416 géneros de cantaroideos. En México se han registrado 631 especies y 79 géneros, que representan tan sólo el 5% del total de escarabajos de tegumento blando y que corresponden a Cantharidae (223), Lampyridae (164), Lycidae (168), Phengodidae (63) y Telegeusidae (11). El desglose de riqueza por géneros, especies y endemismos, así como los respectivos porcentajes para cada familia en el contexto mundial se concentran en el Cuadro 2.

Las cifras anteriores son significativamente altas si se comparan con las registradas en el siglo XIX por Gorham (1880-1884), quien nombra 178 especies en 47 géneros para México, que corresponden a Cantharidae (65), Lampyridae (59), Lycidae (48) y Phengodidae (6) (Zaragoza y Mendoza, 1996). El incremento es resultado de estudios recientes que se han realizado en nuestro país.

Distribución. Del territorio nacional, se tienen 1 566 registros de 631 especies de cantaroideos, los cuales se distribuyen así: Cantharidae (534), Lampyridae (457), Lycidae (443), Phengodidae (116) y Telegeusidae (15) (Cuadro 3). Los estados con mayor riqueza de cantaroideos son: Veracruz (225), Oaxaca (162), Chiapas (116) y Morelos (113), que contrastan con Zacatecas y Aguascalientes, donde hay únicamente 4 y 2 registros, respectivamente. La familia Cantharidae tiene su mayor riqueza en Veracruz (66), Oaxaca (64) y Guerrero (50) y no se ha recolectado en Baja California Norte, Yucatán y Zacatecas. Lampyridae es más rica en Veracruz (76), Oaxaca (40) y Chiapas (40), no se tienen registros en Aguascalientes, Tlaxcala y Zacatecas. Lycidae se ha registrado en todos los estados; su mayor riqueza la tiene en Veracruz (64), Guerrero (45) y Oaxaca (36), y la menor en Aguascalientes y Baja California, con 1 sólo registro. Los Phengodidae tienen mayor riqueza en Veracruz (18) y Colima (8), mientras que en Baja California, Campeche, Guanajuato, Quintana Roo y Zacatecas no se han registrado. En Baja California Sur, Colima, Jalisco y Sonora se han recolectado 2 especies de Telegeusidae y de otros 7 estados se tiene 1 registro. En el Cuadro 3, figura 7 se indican los registros de coleópteros de tegumento blando en México.

Perspectivas. Si bien es cierto que en México se ha avanzado en el conocimiento de los cantaroideos, falta mucho por conocer sobre su riqueza. En la mayoría de los estados mexicanos falta trabajo de campo; en particular Aguascalientes, Zacatecas y Baja California, por citar algunos. Aunque aparentemente los estados que fueron rutas obligadas por el comercio de México con el mundo son los más diversos, no se puede soslayar que en el sureste mexicano hay una riqueza considerablemente mayor, debido a que este grupo tiene una distribución tropical. No obstante, en Campeche, Quintana Roo y Yucatán los registros son escasos.

De acuerdo con las estimaciones de la riqueza de cantaroideos para nuestro país, calculada para este trabajo con el programa Species accumulation (Díaz-Francés y Soberón, 2005), con registros de la literatura y las bases de datos electrónicas (GBIF, 2012; UNIBIO, 2012; nos falta por conocer entre 57.10 y 63.54%, según los modelos exponencial y de Clench, respectivamente. Las familias mejor conocidas son Cantharidae y Lampyridae (Cuadro 4).

Agradecimientos

Al Dr. Fernando Álvarez, por la invitación para participar en éste número especial de la Revista Mexicana

de Biodiversidad. A Enrique Ramírez García y a Susana Guzmán Gómez por la toma de las fotografías 1-3 y 4-5, respectivamente.

Literatura citada

Boca, L y M. Bocakova. 2010. Lycidae Laporte, 1836. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin), A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York. p. 114-123.

Braham, M. A. 2010. Lampyridae Latreille, 1817. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin), A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York. p. 141-149.

Costa, C y S. Zaragoza. 2010. Phengodidae LeConte, 1861. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematics (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin), A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel y J. F Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York. p. 126-135.

Crowson, R. A. 1960. The phylogeny of Coleoptera. Annual Review of Entomology 5:111-134.

Crowson, R. A. 1972. A review of the classification of Cantharoidea (Coleoptera), with the definition of two new families, Cneoglossidae and Omethidae. Revista de la Universidad de Madrid 21:35-77.

Delkeskamp, K. 1939. Cantharidae. *In* Coleopterorum catalogus, supplementa, pt.165, W. O. Steel (ed.). W. Junk, The Hague. 357 p.

GBIF Data Portal. 2012. Datos de distribución de las especies. Colección del Centro de Entomología CEAM/ Colección Nacional de Insectos IBUNAM/ Colección Científica del Museo de Historia Natural Alfredo Dugés/ Entomology Collection University of Kansas Biodiversity Research Center/ National Museum of Natural History - Entomology Collections. >data.gbif.org; última consulta: 15. I. 2012.

Gorham, H. S. 1880. Insecta, Coleoptera, Lycidae, Lampyridae, Telephoridae. *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 3, pt. 2. p. 1-110.

Gorham, H. S. 1884. Insecta, Coleoptera, vol. 3, pt. 2. Supplement to Malacodermata. *In* Biologia Centrali-Americana. p. 225-312.

Kleine, R. 1933. Lycidae. *In* Coleopterorum catalogus, supplementa, pt. 128, W. O. Steel (ed.). W. Junk, Berlin. 145 p.

Lawrence, J. F. 2010. Telegeusidae Leng, 1920. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin), A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York, p. 123-126.

Lawrence, J. F., L. Boca, M. Bocakova, R. G. Beutel y J. Mouna. 2010. Elateroidea. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles. vol. 2: Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin). Richard A., B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York. p. 35-38.

Lawrence, J. F. y A. F. Newton. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes and references, and data on family-group names). *In* Biology, phylogeny, and clasification of the Coleoptera. Papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson, J. Pakaluk y S. A. Slipinski (eds.). Muszeum i Instytut Zoologii PAN, Warsaw. p. 779-1006.

Lloyd, J. E. 1965. Aggressive mimicry in *Photuris*: firefly femmes fatales. Science 149:653-654.

McDermott, F. A. 1966. Lampyridae. *In* Coleopterorum catalogus, supplementa, pt. 9, W. O. Steel (ed.). W. Junk, The Hague. 149 p.

Moore, B. P. y W. V. Brown. 1981. Identification of the warning odour components, bitter principles and antifeedants in an aposematic beetle *Metriorhynchus rhipidium* (Coleoptera: Lycidae). Insect Biochemistry 15:493-499.

Ramsdale, A. S. 2010. Cantharidae Imhoff, 1815. *In* Handbook of zoology, Coleoptera, beetles, vol. 2: Morphology and systematic (Elateroidea, Bostrichiformia, Cucujiformia partin), A. Richard, B. Leschen, R. G. Beutel y J. F. Lawrence (eds.). Walter de Gruyter GmbH, Berlin/New York. p. 153-162.

UNIBIO (Unidad de Informática para la Biodiversidad). 2012. Bases de datos de las especies de Cantharidae, Lampyridae, Lycidae, Phengodidae, Telegeusidae de la Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, UNAM; última consulta: 15.I.2012.

Zaragoza, S. y A. Mendoza. 1996. Malacodermata (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. p. 353-368.

Zaragoza, S. y B. Rodríguez-Vélez. 2011. Five new species of *Telegeusis* Horn, 1895 (Coleoptera: Telegeusidae) from Mexico, with a key to the species. Zootaxa 2917:59-68.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S290-S297, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32966

Biodiversidad de Cerambycidae (Coleoptera) en México

Biodiversity of Cerambycidae (Coleoptera) in Mexico

Felipe A. Noguera✉

Estación de Biología Chamela, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 21, 48980 San Patricio, Jalisco, México.
✉ *fnoguera@unam.mx*

Resumen. Se presenta un análisis del conocimiento actual de la familia Cerambycidae (Coleoptera) en México. Este análisis se realizó con toda la información publicada en donde se han registrado especies para el país. El número de taxones registrados hasta la fecha para México es de 1 621, incluyendo especies y subespecies. Éstas se encuentran agrupadas en 7 subfamilias, 80 tribus y 454 géneros. Las subfamilias con mayor riqueza de especies son Cerambycinae con 842 y Lamiinae con 609. Respecto a los géneros y tribus, los valores más altos se registran en Cerambycinae con 40 y 215, respectivamente, seguido por Lamiinae con 25 y 177. Las tribus con mayor riqueza son: Elaphidiini con 198, Trachyderini con 177 y Acanthocinini con 137 especies. Los géneros con mayor número de especies son: *Eburia* Lacordaire con 44, *Euderces* LeConte con 36 y *Phaea* Newman con 34. La mayor riqueza en el país se ha registrado en los estados de Veracruz, Oaxaca, Jalisco y Chiapas. La fauna registrada hasta el momento comprende el 4.6% de la fauna mundial de este grupo, 48% de la misma es endémica del país y los datos muestran que la riqueza del país es aún mayor.

Palabras clave: Cerambycidae, Coleoptera, México, riqueza de especies.

Abstract. An analysis of the knowledge of the family Cerambycidae (Coleoptera) from Mexico is presented. The data for the analysis were obtained from the literature where records of species from Mexico were published. The taxon number recorded until know is 1 621, including species and subspecies. Those taxa are grouped in 7 subfamilies, 80 tribes and 454 genera. The subfamilies with highest richness are Cerambycinae with 842 species and Lamiinae with 609. About genera and tribes, the highest values are recorded in Cerambycinae with 40 and 215 respectively, followed by Lamiinae with 25 and 177. The tribes with higher richness are Elaphidiiini with 198, Trachyderini with 177 and Acanthocinini with 137 species. The genera with more number of species are: *Eburia* Lacordaire with 44, *Euderces* LeConte with 36 and *Phaea* Newman with 34. The higher richness in the country has been recorded in the states of Veracruz, Oaxaca, Jalisco and Chiapas. The fauna recorded so far comprises 4.6% of the world fauna of this group, 48% of this fauna is endemic to the country and the data analyzed show that the country richness is even graeter.

Key words: Cerambycidae, Coleoptera, Mexico, species richness.

Introducción

La familia Cerambycidae es uno de los grupos más diversos del orden Coleoptera, conociéndose actualmente alrededor de 35 000 especies descritas en el mundo (Nearns et al., 2012). Esta familia está dividida en 9 subfamilias: Parandrinae, Prioninae, Lepturinae, Spondylidinae, Necydalinae, Dorcasominae, Apatophyseinae, Cerambycinae y Lamiinae (Bouchard et al., 2011). Su distribución es cosmopolita, aunque su mayor riqueza específica se encuentra en los trópicos. En América las subfamilias representadas son Parandrinae, Prioninae, Lepturinae, Spondylinae, Necydalinae, Cerambycinae y Lamiinae y el número de especies y subespecies conocidas hasta la fecha es de casi 9 000 (Bezark y Monné, 2013).

La estructura morfológica de este grupo es quizás la más diversa dentro del orden Coleoptera, aunque ésta se manifiesta casi exclusivamente en el estado adulto (Linsley, 1961a). Usualmente son alargados, con antenas muy largas, la superficie del cuerpo glabra o recubierta con pubescencia o escamas y muchas especies son brillantemente coloreadas (Figs. 5-7); miden de 1.9 a 175 mm de largo; las antenas tienen 11 antenómeros, aunque hay especies con menos o raramente con 12, pueden ser filiformes, serradas, pectinadas, flabeladas, clavadas o muy raramente con un mazo antenal de 1 o 2 artejos; las inserciones antenales

Recibido: 29 agosto 2012; aceptado: 30 marzo 2013

expuestas; proceso procoxal completo, incompleto o ausente; cavidades procoxales fuertemente transversas a circulares, externa e internamente abiertas o cerradas; cavidades mesocoxales contiguas a muy ampliamente separadas, lateralmente abiertas o cerradas; tarsos pseudo-tetrámeros o raramente 5-5-5; abdomen con 5 esternitos libres (Nearns et al., 2012)

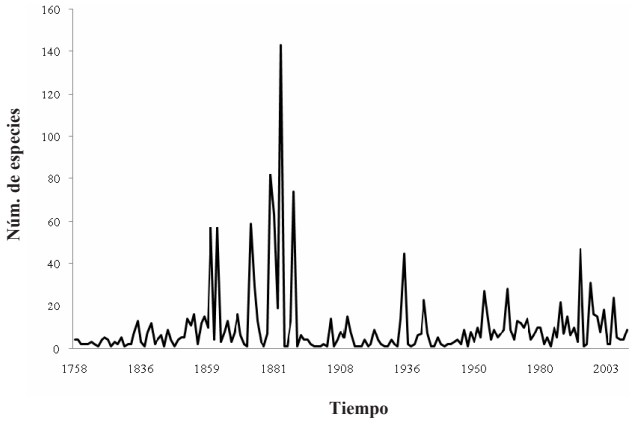


Figura 1. Patrón temporal de la descripción de las especies de cerambícidos registradas en México.

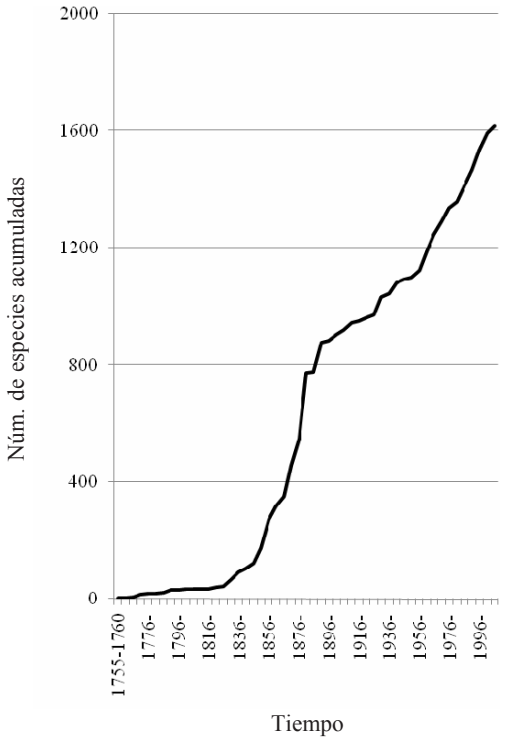


Figura 2. Curva de acumulación de las especies registradas en México.

El factor causal de su diversidad estructural no parece ser único y factores como los hábitos de vida de sus especies, la depredación y la selección sexual parecen haber tenido un papel importante en este aspecto. Como ejemplo podemos mencionar la forma del cuerpo debida a la parte de la planta en donde se desarrollan, como el caso de *Spalacopsis*, donde las larvas de sus especies se desarrollan en ramas delgadas y los adultos presentan un cuerpo delgado y alargado o de *Smodicum*, cuyas larvas viven bajo la corteza y los adultos presentan el cuerpo aplanado. La depredación ha sido importante en el establecimiento de numerosos patrones de mimetismo, pudiéndose encontrar mímicos de modelos como hormigas, abejas, avispas, lícidos, cantáridos o crisomélidos. Casos notables son los de la tribu Rhinotragini, en la cual todas sus especies mimetizan principalmente avispas o abejas; Tillommorphini en la que mimetizan hormigas o Pteroplatini y Hemilophini, en las cuales encontramos especies que mimetizan a coleópteros de la familia Lycidae (Linsley, 1961b). La presencia de espinas en numerosas partes del cuerpo es común en Cerambycidae y también parece ser resultado de presiones ejercidas por la depredación, como ha sido registrado en especies del género *Eburia* (Chemsak y Linsley, 1970). La selección sexual es otro factor que ha contribuido en esta diversificación estructural, la cual generalmente se ha manifestado en el largo y forma de las antenas, el agrandamiento de las mandíbulas y el alargamiento de las patas anteriores (Linsley, 1961a; Zeh et al., 1992).

Todas las especies de este grupo son exclusivamente fitófagas en estado larval, registrándose dentro del grupo toda una gama de hábitos alimenticios. La mayoría se alimenta de madera recién muerta o previamente dañada, algunas de árboles o arbustos vivos y otras de madera podrida. Respecto a la parte de la planta que utilizan, hay especies que consumen raíces, troncos, ramas, semillas, frutos o tallos herbáceos de plantas anuales (Linsley, 1959, 1961a).

La especificidad hacia sus plantas hospederas es muy variable; conociéndose desde especies monófagas hasta altamente polífagas. Los cerambícidos utilizan tanto gimnospermas como angiospermas, aunque en el caso de las especies polífagas, éstas se limitan solamente a uno de los 2 grupos de plantas. En general, los Spondylinae, Aseminae y Callidini menos especializados están asociados a coníferas y la mayoría de los Lamiinae y los más especializados Cerambycinae están restringidos a angiospermas (Linsley, 1959).

Los individuos de este grupo habitan principalmente en bosque y selvas y su papel ecológico es iniciar el proceso de degradación de la madera muerta. Su lugar en la sucesión de insectos que interviene en la degradación varía de acuerdo con la especie, los hospederos y la región,

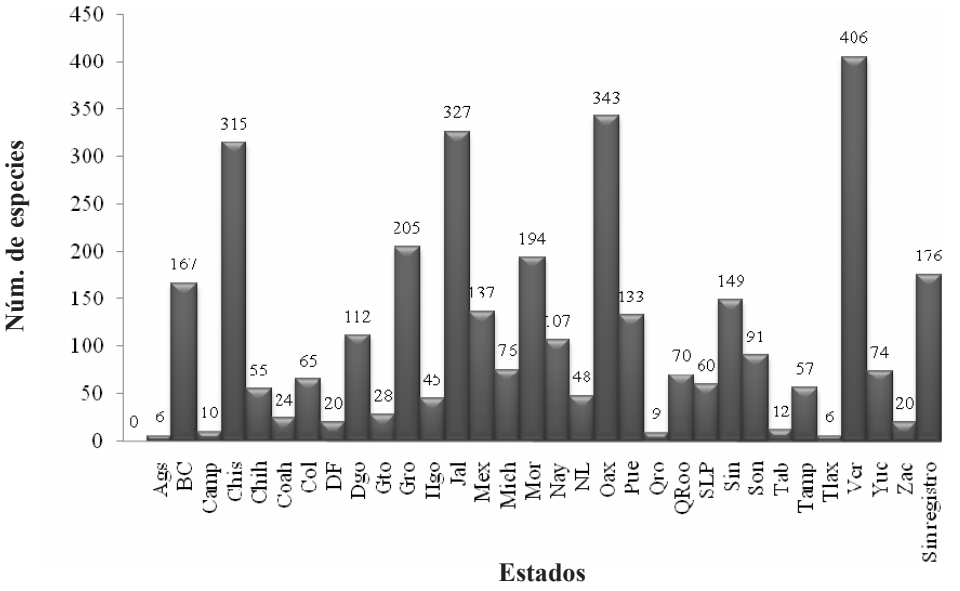


Figura 3. Número de especies registradas en cada uno de los estados de México. Se incluye el Distrito Federal (DF) como un estado y los estados de Baja California y Baja California Sur como un solo estado (BC).

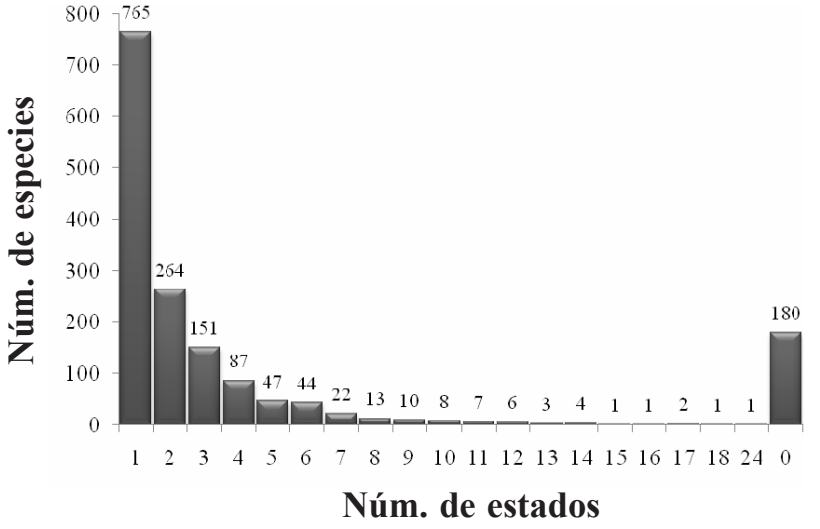


Figura 4. Número de estados en las que se han registrado las especies de cerambícidos presentes en México. Nótese que 171 no tienen registro de estado.

aunque de manera general, este grupo es considerado fundamental en el inicio del proceso de degradación. En condiciones de perturbación o explotación, algunos cerambícidos pueden provocar serios daños a especies arbóreas de valor comercial o en algunos casos, atacar plantas vivas de valor ornamental u hortícola (Dajoz, 1978; Linsley, 1959, 1961a).

El conocimiento de la fauna de México se remonta a la época de Linneo, quien en 1758 describió entre otras especies americanas a *Acrocinus longimanus* Linnaeus, 1758 y *Oreodera glauca* (Linnaeus, 1758), ambas actualmente registradas en México. Sin embargo, fue hasta el segundo tercio del siglo XIX cuando empezó a incrementarse el conocimiento de este grupo, principalmente con los trabajos de Chevrolat, Say y LeConte (Fig. 1). Entre 1860 y 1900 ha tenido su mayor auge, tiempo durante el cual Henry W. Bates trabajó con la fauna de América y publicó entre 1872 y 1892 diferentes trabajos sobre Nicaragua y México

Figura 5. *Cirrhicera basalis* Gahan, 1892. Foto de Enrique Ramírez García.

y su gran obra incluida en la *Biologia Centrali-Americana*. Entre 1900 y 1930 se realizaron algunas contribuciones de Fisher, Lameere, Schaeffer y Casey y entre 1930 y 1950 se presentan 2 picos, que básicamente se deben a los trabajos de Linsley. A finales de los cuarenta y principios de los cincuenta se presenta un decremento, pero a partir de los sesenta, aunque fluctuante, el número de especies descritas en cada década ha sido importante, variando de 72 en la primera década de este siglo y 125 especies en la década de los noventa en el siglo pasado.

La fauna registrada en México ha sido descrita por un total de 94 autores, siendo Bates el más prolífico de todos, al describir individualmente 448 de estas especies. Otros autores que han contribuido de manera importante son Chemsak, que de manera individual o en conjunto con otros autores describió 305 especies (84% compartidas con otros autores), Linsley con 240 (con poco más del 50% compartidas con Chemsak), LeConte con 89, Giesbert con 73 (con 62 % compartidas con otros autores), Thomson con 69, Noguera con 69 (con 69% compartidas con Chemsak) y Chevrolat con 62.

Toda la información en la que se basa este análisis proviene de la literatura publicada del grupo, la cual ha sido sintetizada por Monné (2005a, 2005b, 2006), Monné y Bezark (2011) y Noguera (2012). El arreglo taxonómico es de acuerdo a Bouchard et al. (2011) y Bezark y Monné (2013).

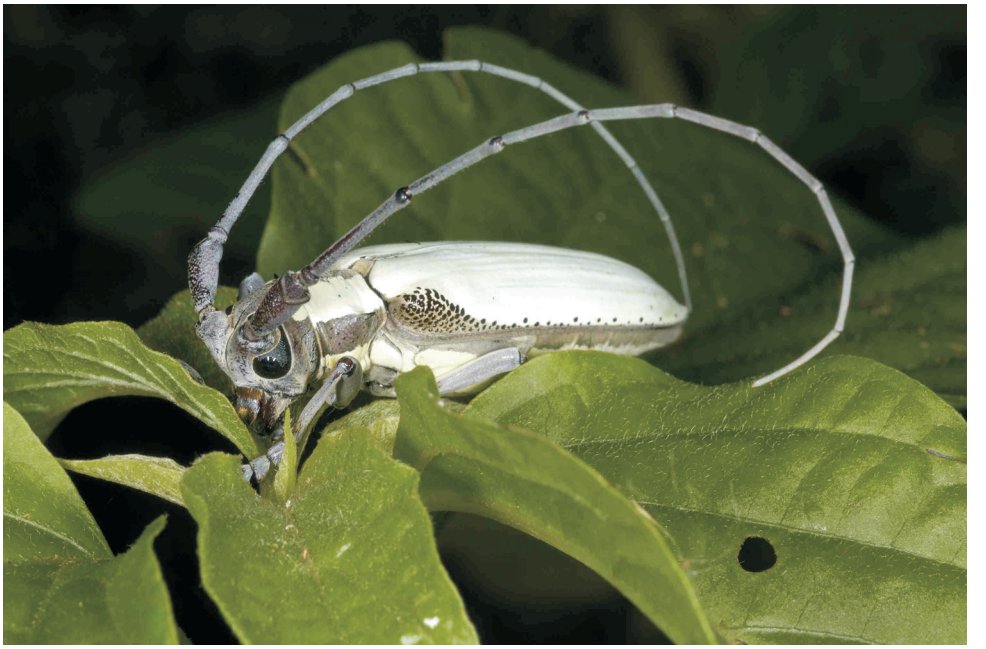


Figura 6. *Plagiohammus imperator* (Thomson, 1868). Foto de Enrique Ramírez García.

Figura 7. *Stenobatyle eburata* (Chevrolat, 1862). Foto de Enrique Ramírez García.

Diversidad

Riqueza. El número de especies conocidas hasta la fecha en México es de 1 621, incluyendo en este valor especies y subespecies. De acuerdo al número de especies conocidas a escala mundial (35 000; Nearns et al., 2012), en México estaría representada el 4.6% de la diversidad de este grupo en el planeta. Indudablemente este valor puede cambiar conforme el conocimiento del grupo se incremente, sobre todo considerando que la curva de acumulación de especies obtenida con las especies registradas para el país (Fig. 2), aún muestra una tendencia a seguir creciendo.

Los taxones registrados hasta el momento se encuentran agrupados en 454 géneros, 80 tribus y 7 subfamilias. La mayor riqueza de especies se registra en la subfamilia Cerambycinae con 842 especies, seguida de la subfamilia Lamiinae con 609. Respecto a los géneros y tribus, los valores más altos también se registran en Cerambycinae con 40 y 215 respectivamente, seguido por Lamiinae con 25 y 177 (Cuadro 1).

De las tribus registradas, las que tienen el mayor número de especies son: Elaphidiini con 198, Trachyderini con 177, Acanthocinini con 137, Clytini con 85 y Lepturini con 71. Por el contrario, 12 tribus están representadas por sólo una especie.

Respecto a los géneros, los que están representados por el mayor número de especies son: *Eburia* Lacordaire, 1830 con 44, *Euderces* LeConte con 36, *Phaea* Newman con 34, *Aneflomorpha* Casey con 27, *Neocompsa* Martins con 24, *Aneflus* LeConte, *Anelaphus* Linsley y *Stenosphenus* Haldeman con 23, *Psyrassa* Pascoe con 22, *Strangalia* Audinet-Serville, *Moneilema* Say y *Oncideres* Lepeletier y Audinet-Serville *in* Lacordaire con 20, *Leptostylus* LeConte con 19, *Ochraethes* Chevrolat y *Heterachthes* Newman con 18, *Methia* Newman y *Plagiohammus* Dillon y Dillon con 17, *Obrium* Dejean con 16, *Derobrachus* Audinet-Serville, *Acyphoderes* Audinet-Serville, *Rhopalophora* Audinet-Serville, *Deltaspis* Audinet-Serville, *Adetus* LeConte y *Tetraopes* Dalman *in* Schoenherr con 15. Del total de géneros, 217 están representados por sólo una especie.

Riqueza de especies por estado. El número de especies registradas para cada uno de los 32 estados de la República Mexicana (incluyendo al Distrito Federal como un estado) es muy variable y seguramente no refleja la probable riqueza de especies existentes en cada uno de ellos.

El estado con mayor número de especies registrado es Veracruz con 407 especies, siguiéndole en orden de importancia Oaxaca con 364, Jalisco con 331 y Chiapas con 319. En cambio, en estados como Querétaro y Tlaxcala, se han registrado 10 o menos especies. Además, es importante notar que 171 especies registradas para el país no tienen ningún registro publicado para alguno de sus estados (Fig. 3).

El hecho de que entre los estados con mayor número de especies registradas esté Veracruz, Oaxaca y Chiapas,

Cuadro 1. Número de tribus, géneros y especies de las subfamilias de Cerambycidae registradas en México

Subfamilia	*Núm. de tribus*	*Núm. de géneros*	*Núm. de especies*
Parandrinae	2	4	8
Prioninae	8	21	62
Lepturinae	2	28	81
Spondylidinae	3	6	15
Necydalinae		3	4
Cerambycinae	40	215	842
Lamiinae	25	177	609
Total	80	457	1 621

Cuadro 2. Géneros de Cerambycidae endémicos de México, con la subfamilia y tribu a la que pertenecen

Subfamilia	*Tribu*	*Géneros*
Prioninae	Anacolini	*Galileoana* Chemsak
	Mallaspini	*Oropyrodes* Galileo y Martins
	Vesperoctenini	*Vesperoctenus* Bates
Lepturinae	Lepturini	*Eurylemma* Chemsak y Linsley, *Lygistopteroides* Linsley y Chemsak, *Macrochoriolaus* Linsley, *Neoleptura* Thomson
	Rhagiini	*Platerosida* Linsley, *Tomentgaurotes* Podany
Cerambycinae	Anaglytii	*Clytoderus* Linsley
	Clytini	*Clytopsis* Casey
	Elaphidiini	*Alicianella* Noguera, *Nesodes* Linsley
	Graciliini	*Lianema* Fall
	Hesperophanini	*Austranoplium* Chemsak y Linsley, *Austrophanes* Chemsak y Linsley, *Heteraneflus* Chemsak y Linsley, *Megosmidus* Hovore, *Orophanes* Chemsak y Linsley
	Psebiini	*Hovorea* Chemsak y Noguera
	Rhopalophorini	*Rhopalophorella* Linsley
	Trachyderini	*Cyphosterna* Chevrolat, *Giesbertia* Chemsak y Linsley, *Hoegea* Bates, *Neocrossidius* Chemsak, *Noguerana* Chemsak y Linsley, *Parabatyle* Casey, *Paragortonia* Chemsak y Noguera, *Parathetesis* Linsley, *Paraxoplus* Chemsak, *Placoschema* Chemsak y Hovore *in* Eya, *Pteroplatidius* Linsley, *Scythroleus* Bates
Lamiinae	Acanthocinini	*Idephrynus* Bates, *Proxatrypanius* Gilmour
	Acanthoderini	*Acanthoderes* (*Pardalisia*) Casey
	Anisocerini	*Homoephloeus* Gahan
	Apomecynini	*Trichoparmenonta* Breuning
	Callini	*Paradrycothaea* Galileo y Martins
	Hemilophini	*Ischnophygas* Thomson, *Lamacoscylus* Martins y Galileo
	Monochamini	*Mimolochus* Thomson
	Onciderini	*Microcanus* Dillon y Dillon
	Parmenini	*Neoplectrura* Chemsak y Linsley, *Parananilla* Breuning
	Phacellini	*Eurycallinus* Bates
	Phytoecini	*Mecas* (*Pannychis*) Thomson, *Pannychella* Gilmour, *Pannychina* Gilmour
	Pogonocherini	*Alphomorphus* Linsley, *Ecteneolus* Bates, *Hypomia* Thomson
	Tetraopini	Mecasoma Chemsak y Linsley

puede ser explicado en parte, porque en estos estados se concentraron las recolectas de Sallé, Höge, Flohr, Sumichrast y Fenochio, de cuyo material Bates describió o registró gran número de especies en la *Biologia Centrali Americana* (1879-1886). Además, los 3 estados albergan comunidades tropicales húmedas y subhúmedas y éstas han atraído la atención de numerosos recolectores a lo largo de los años. En cuanto a Jalisco, el gran número de especies registradas ahí se debe al estudio intensivo que se realizó en la región de Chamela, Jalisco, en donde se registraron 308 especies de cerambícidos (Chemsak y Noguera, 1993). Paradójicamente, el resto del estado se encuentra aún pobremente conocido a excepción de la región de San Buenaventura que fue recientemente estudiada (Noguera et al., 2007).

Respecto a los estados con el menor número de especies registradas, parece indudable que la riqueza puede ser mayor, pero la falta de estudios regionales o el hecho de que la información esté almacenada en colecciones nacionales y del extranjero sin hacerse disponible por ningún medio, tiene como consecuencia estos valores tan bajos.

Por otra parte, el mayor número de especies conocidas para el país, han sido registradas en uno o pocos estados de la república (Fig. 4). Por ejemplo, 47% de las especies han sido registradas en sólo un estado, 16% en 2 y 9% en 3. Además, de un 10% de las especies que se conoce existen en el país, no se han registrado en algún estado del mismo. En contraste, sólo 2% de las especies han sido registradas en 10 o más estados y la especie con mayor número de registros suma 24.

Endemismo. De las 1 621 especies y subespecies conocidas para el país, 788 se han registrado sólo en México, lo que equivale a que aparentemente el 49% de esta fauna es endémica del país. Esto equivaldría a que 2.2% de la diversidad mundial de este grupo se encuentra presente solamente en nuestro país.

Además, una tribu y 53 géneros o subgéneros se conocen sólo de México. Estos pertenecen a 4 subfamilias: Prioninae con 3 géneros de 3 tribus diferentes, Lepturinae con 6 géneros de 2 tribus, Cerambycinae con 24 géneros de 8 tribus y Lamiinae con 20 géneros o subgéneros de 13 tribus (Cuadro 2). De estos géneros, 44 son monotípicos, 7 están representados por 2 especies y 1 por 4 y 5 especies, respectivamente.

Agradecimientos

Al M. en C. Enrique Ramírez García, por permitirme usar las fotografías de cerambícidos que ilustran esta contribución. A Miguel A. Monné y Larry Bezark, un reconocimiento por el excelente trabajo que han realizado al mantener actualizada la información sobre los cerambícidos del nuevo mundo. A dos revisores anónimos, por sus comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

Literatura citada

Bates, H. W. 1879-1886. Biologia Centrali Americana, Insecta, Coleoptera, vol. 5, Longicornia, 436 p.

Bezark, L. G. y M. A. Monné. 2013. Checklist of the Oxypeltidae, Vesperidae, Disteniidae and Cerambycidae, (Coleoptera) of the Western Hemisphere. http://plant.cdfa.ca.gov/byciddb/checklists/WestHemiCerambycidae2013.pdf; última consulta: 23.IX.2013.

Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmidt, S. A. Slipinski y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys 88:1-972.

Chemsak, J. A. y E. G. Linsley. 1970. Death-feigning among North American Cerambycidae (Coleoptera). The Pan-Pacific Entomologist 46:305-307.

Chemsak, J. A. y F. A. Noguera. 1993. Annotated checklist of the Cerambycidae of the Estación de Biología Chamela, Jalisco, México (Coleoptera), with descriptions of a new genera and species. Folia Entomológica Mexicana 89:55-102.

Dajoz, R. 1978. Los insectos xilófagos y su papel en la degradación de la madera muerta. *In* Ecología forestal, P. Pesson (ed.). Mundiprensa, Madrid. p. 267-315.

Lawrence, J. F. 1982. Coleoptera. *In* Synopsis and classifications of living organisms, S. Parker (ed.). McGraw-Hill, New York. p. 482-553

Linsley, E. G. 1959. Ecology of Cerambycidae. Annual Review of Entomology 4:99-138.

Linsley, E. G. 1961a. The Cerambycidae of North America. Part I. Introduction. University of California Publications in Entomology 18:1-135.

Linsley, E. G. 1961b. Lycidlike Cerambycidae. Annals of the Entomological Society of America 54:628-635.

Monné, M. A. 2005a. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part I. Subfamily Cerambycinae. Zootaxa 946:1-765.

Monné, M. A. 2005b. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part II. Subfamily Lamiinae. Zootaxa 1023:1-759.

Monné, M. A. 2006. Catalogue of the Cerambycidae (Coleoptera) of the Neotropical region. Part III. Subfamilies Parandrinae, Prioninae, Anoplodermatinae, Aseminae, Spondylidinae, Lepturinae, Oxypeltinae, and addenda to the Cerambycinae and Lamiinae. Zootaxa 1212:1-244.

Noguera, F. A. 2012. CerambicidosMexico. www.cerambicidosmexico.net; última consulta: 15.VIII.2012.

Noguera, F. A., J. A. Chemsak, S. Zaragoza-Caballero, A. Rodríguez-Palafox, E. Ramírez-García, E. González-Soriano y R. Ayala. 2007. A faunal study of Cerambycidae (Coleoptera) from one region with tropical dry forest in México: San Buenaventura, Jalisco. The Pan-Pacific Entomologist 83:296-314.

Vives, E. 2000. Coleoptera: Cerambycidae. *In* Fauna ibérica. Volumen 12, M. A. Ramos (ed.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, Madrid. p. 1-716.

Zeh, D. W., J. A. Zeh y G. Tavakilian. 1992. Sexual selection and sexual dimorphism in the Harlequin Beetle *Acrocinus longimanus.* Biotropica 24:86-96.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S298-S302, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31834

Biodiversidad de Melolonthidae (Coleoptera) en México

Biodiversity of Melolonthidae (Coleoptera) in Mexico

Miguel Ángel Morón[1]✉, Guillermo Nogueira[2], César V. Rojas-Gómez[1] y Roberto Arce-Pérez[1]

[1]*Red de Biodiversidad y Sistemática, Instituto de Ecología, A.C. Carretera Antigua a Coatepec 351, El Haya, 91070 Xalapa, Veracruz, México.*
[2]*Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara. Av. Patria 1201, 44100 Zapopan, Jalisco, México.*
✉ *miguel.moron@inecol.edu.mx*

Resumen. Se presenta una sinopsis sobre las 1 179 especies de Coleoptera Melolonthidae registradas en México, con énfasis en su distribución estatal. Los estados con mayor riqueza específica son Chiapas (368), Oaxaca (232) y Veracruz (281). Casi la mitad de estas especies son exclusivas del país y se localizan sólo en una entidad federativa. En Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chiapas, Oaxaca, Coahuila, México, Chihuahua y Durango se registran las mayores proporciones de endemismo. Las cifras más elevadas de especies endémicas corresponden a Chiapas (94), Oaxaca (64) y Baja California (52). Ninguna especie mexicana de Melolonthidae se encuentra incluida en la lista UICN de especies amenazadas de extinción.

Palabras clave: Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, riqueza específica, endemismo.

Abstract. A brief review on the 1 179 species of Coleoptera Melolonthidae recorded in Mexico, with emphasis in their distribution by states is presented. Mexican states with higher number of species are Chiapas (368), Oaxaca (232) and Veracruz (281). Near half of these species are restricted to Mexico and are recorded only from localities in one state. Baja California, Baja California Sur, Sonora, Chiapas, Oaxaca, Coahuila, Mexico, Chihuahua and Durango show the highest proportions of endemic species. States with more endemic species are Chiapas (94), Oaxaca (64) and Baja California (52). None of the Mexican species of Melolonthidae is included in the IUCN list of threatened species.

Key words: Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae, species richness, endemism.

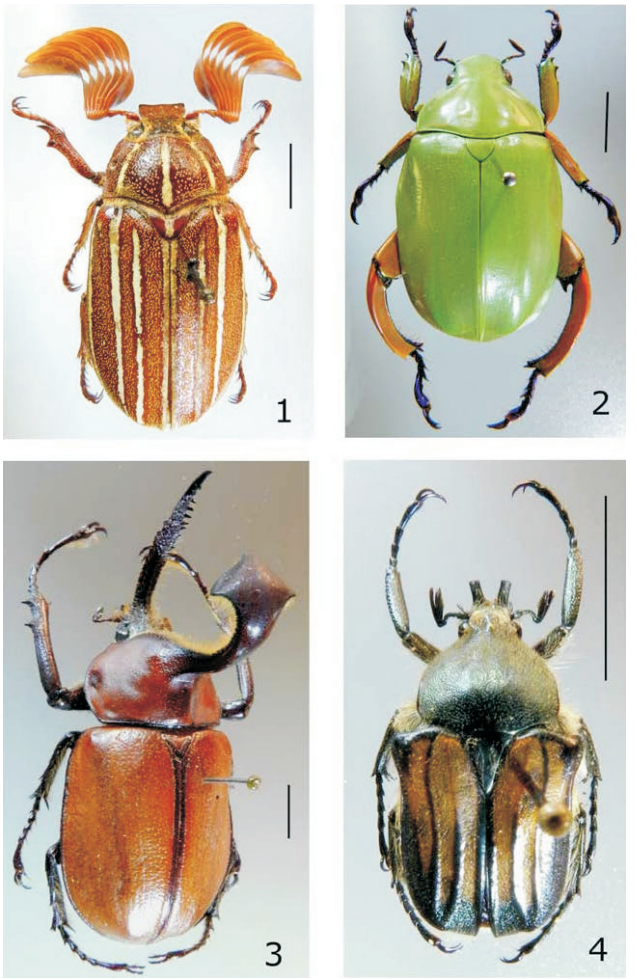
Introducción

Descripción morfológica del grupo. Son coleópteros Scarabaeoidea cuyos adultos muestran el labro y las mandíbulas parcialmente expuestas u ocultas bajo el clípeo. Mandíbulas esclerosadas. Antenas formadas por 8-10 artejos, 3 a 7 de los cuales corresponden a la maza antenal, en cuyas lamelas plegadizas predominan los sensores placoideos. Canthus ocular siempre presente. Abdomen con 6 esternitos visibles y 7 pares de orificios respiratorios, 3 o 4 en las regiones pleurales, 2 o 3 en los extremos esternales y 1 en la región tergal. Placa pigidial completamente expuesta o cubierta en parte por los élitros. Parámeros genitales masculinos bilobulados o fusionados. Dimorfismo sexual diverso, desde muy acentuado hasta poco perceptible. Coloración diversa, de origen químico, fisicoquímico o físico (Figs. 1-4). Larvas escarabeiformes (Fig. 5) con antenas formadas por 4 artejos alargados. Epifaringe asimétrica con tormae ampliamente separadas. Maxila con galea y lacinia fusionadas. Placas respiratorias cribiformes. Patas posteriores largas. Pupas exaradas, adecticas (Fig. 6) abdomen con nueve segmentos, cuatro pares de orificios respiratorios funcionales anulares y cuatro pares rosetiformes atrofiados, en ocasiones con órganos dioneiformes y urogomphi.

El tamaño de estas especies es muy variable, los adultos tienen una longitud total de 3-130 mm, la anchura máxima de los élitros es de 1.8-51 mm y la expansión alar 8-230 mm. Máximo desarrollo de larvas. La longitud dorsal es de 12-225 mm, y la anchura del abdomen de 2-40 mm.

Presentes en todos los hábitats continentales, insulares y algunos lénticos, excepto ambientes con hielos perennes. Se encuentran desde el edafon hasta el dosel, los adultos se alimentan con hojas, flores, tallos, frutos, polen, néctar, savia, corteza y detritus vegetal, rara vez depredan adultos o inmaduros de coleópteros, homópteros o formícidos. Las larvas consumen raíces, humus o xilema. Varias especies se asocian con nidos de termitas y hormigas, y con madrigueras de roedores. Son holometábolos con huevo, 3 estadios larvales, pupa y adulto. El ciclo de vida es usualmente anual o bianual, pocos bivoltinos o trianuales (Ritcher, 1966; Endrödi, 1985; Morón, 1986, 1990, 1991,

Recibido: 09 mayo 2012; aceptado: 11 febrero 2013



Figuras 1-4. Adultos de algunas de las primeras especies de Melolonthidae descritas con especímenes capturados en México, citando la asignación genérica original. 1), *Melolontha petiti* Guérin-Meneville, 1830 "Mexique" (Melolonthinae). 2), *Scarabaeus macropus* Francillon, 1795 "San Luis Potosi" (Rutelinae). 3), *Golofa pizarro* Hope 1837 "Mexico" (Dynastinae). 4), *Goliathus hoepfneri* Gory et Percheron, 1833 "Mexique"(Cetoniinae). Escalas= 1 cm.

1994, 2006; Morón et al., 1997; Rodríguez del Bosque y Morón, 2010).

Diversidad

Hasta principios de 2012 se cuenta con registros para 1 179 especies en todas las entidades federativas de México, principalmente distribuidas en Chiapas, Durango, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, México, Oaxaca, Puebla y Veracruz (Cuadros 1, 2). Esta cifra corresponde a un 6% de las especies de Melolonthidae citadas en el mundo, incluidas en las subfamilias Melolonthinae, Rutelinae, Dynastinae, Cetoniinae y Trichiinae (Morón et al., 1997).

Cuadro 1. Subfamilias de Melolonthidae, número de géneros y especies en México

Subfamilia	*Géneros*	*Especies*
Melolonthinae	21	626
Rutelinae	44	238
Dynastinae	29	185
Cetoniinae	22	103
Trichiinae	11	27
Totales	127	1 179

En un cálculo comparativo aproximado se estima que un 16% de estas especies se encuentra asociada con los bosques tropicales perennifolios y comunidades derivadas, y en los bosques tropicales caducifolios y derivados habita un 32% de ellas. Un 10% de los melolóntidos mexicanos existe en los bosques mesófilos de montaña, y en los bosques con diversas combinaciones de coníferas y encinos y derivados se localiza un 26% de estos escarabajos. El 16% restante se alberga en las comunidades xerófilas y pastizales nativos (Morón, 2006).

Nivel de endemismo. El 47.6% del total de especies hasta ahora registradas en México tiene distribución restringida a una o pocas localidades en una entidad federativa. En la península de Baja California y en Sonora se registran las mayores proporciones de endemismo, seguidos por Chiapas, Oaxaca, Coahuila, México, Chihuahua y Durango; sin embargo, a escala nacional los estados con mayor porcentaje de endemismo son Chiapas, Oaxaca, Baja California, Veracruz y Sonora (Cuadro 3). Es posible que la mitad de estos registros limitados se derive de falta de colectas, pero por lo mismo también es probable que allí exista un número elevado de especies inéditas con un grado acentuado de endemismo. El 57.6% del total de especies con distribución estatal restringida corresponde a la subfamilia Melolonthinae, donde se ubican los 2 géneros mas especiosos del país, *Phyllophaga* (+370 spp.) y *Diplotaxis* (+170 spp.), cuyos principales centros de diversificación se hipotetizan en las montañas del noroeste y el sureste de México (Morón, 1986). Es importante señalar que las numerosas especies endémicas de Baja California representan tanto a linajes originados en la vertiente Pacífica de Norteamérica, como a otros relacionados con la fauna tropical mesoamericana (Morón, 1994).

Patrones poblacionales. Con base en los resultados obtenidos con los medios de captura convencionales para el grupo (Morón, 1984), la abundancia de las especies

Figuras 5-6. Estados inmaduros de especies de Melolonthidae. 5), larva de tercer estadio de *Megasoma elephas* Fabricius. Carrillo Puerto, Quintana Roo (diámetro 13 cm). 6), pupa de *Heterosternus buprestoides* Dupont. Ocuilapa, Chiapas (longitud 7 cm).

Cuadro 2. Distribución de riqueza de especies por subfamilia y entidad

Entidad	*Melolonthinae*	*Rutelinae*	*Dynastinae*	*Cetoniinae*	*Trichiinae*	*Total*
Aguascalientes	7	3	3	6	0	19
Baja California	57	11	8	4	0	80
Baja Calif. Sur	38	3	8	2	0	51
Campeche	5	0	6	4	1	16
Chiapas	117	104	93	40	14	368
Chihuahua	62	7	11	6	0	86
Coahuila	30	3	10	3	0	46
Colima	17	14	12	7	2	52
Distrito Federal	19	6	8	3	1	37
Durango	72	18	31	11	2	134
Guanajuato	13	5	3	6	0	27
Guerrero	51	27	28	11	3	120
Hidalgo	50	33	21	12	3	119
Jalisco	79	44	52	30	4	209
México	63	21	21	8	3	116
Michoacán	48	14	19	10	0	91
Morelos	29	25	15	10	1	80
Nayarit	36	19	23	10	4	92
Nuevo León	24	5	5	6	1	41
Oaxaca	89	72	48	18	5	232
Puebla	106	39	42	17	2	206
Querétaro	5	7	6	6	1	25
Quintana Roo	14	8	12	6	1	41
San Luis Potosí	21	13	12	6	5	57
Sinaloa	31	15	9	6	4	65
Sonora	50	13	10	6	1	80
Tabasco	8	16	21	13	0	58
Tamaulipas	17	12	14	8	2	53
Tlaxcala	17	9	8	5	0	39
Veracruz	61	75	54	22	9	221
Yucatán	17	6	11	13	1	48
Zacatecas	10	1	2	4	0	17

Cuadro 3. Especies endémicas de México por entidad

Entidad	*Melolonthinae*	*Rutelinae*	*Dynastinae*	*Cetoniinae*	*Trichiinae*	*Total*	*% Estatal*	*% Nacional*
Aguascalientes	0	0	0	0	0	0	0	0
Baja California	44	6	1	1	0	52	65	9.2
Baja Calif. Sur	28	2	2	1	0	33	65	5.8
Campeche	0	0	0	0	0	0	0	0
Chiapas	39	34	12	3	6	94	26	16.7
Chihuahua	16	1	1	1	0	19	22	3.3
Coahuila	10	1	1	0	0	12	26	2.1
Colima	2	0	1	0	0	3	6	0.5
Distrito Federal	1	0	0	0	0	1	3	0.1
Durango	17	3	2	7	1	30	22	5.3
Guanajuato	1	0	0	0	0	1	4	0.1
Guerrero	16	3	2	1	1	23	19	4.0
Hidalgo	8	3	1	3	0	15	13	2.6
Jalisco	21	6	2	3	0	32	15	5.6
México	25	3	2	1	0	31	27	5.5
Michoacán	10	1	0	0	0	11	12	1.9
Morelos	1	0	0	1	0	2	3	0.3
Nayarit	5	2	1	0	0	8	9	1.4
Nuevo León	5	1	1	1	0	8	20	1.4
Oaxaca	42	16	3	2	1	64	28	11.3
Puebla	7	2	3	0	0	12	6	2.1
Querétaro	0	1	0	0	0	1	4	0.1
Quintana Roo	0	0	1	0	0	1	2	0.1
San Luis Potosí	5	0	0	0	0	5	9	0.8
Sinaloa	8	1	3	0	0	12	18	2.1
Sonora	26	2	1	5	0	34	43	6.0
Tabasco	2	0	0	0	0	2	3	0.3
Tamaulipas	2	3	3	1	0	9	17	1.6
Tlaxcala	0	0	0	0	0	0	0	0
Veracruz	16	14	5	4	2	41	19	7.2
Yucatán	4	0	0	2	0	6	13	1.0
Zacatecas	0	0	0	0	0	0	0	0
Totales	361	105	48	37	11	562	—	98.4

puede jerarquizarse como "muy alta" cuando se obtienen más de 200 ejemplares por período de muestreo, "alta" con 100-200 individuos, "moderada" con 40-99 ejemplares, "baja" con 10-39 individuos, "escasa" con 4-9 ejemplares y "rara" con 1-3 individuos. Mediante un análisis de los datos obtenidos en una veintena de localidades representativas de los ambientes continentales de México, se observa que en ambientes fríos-húmedos y templado-húmedos predominan las especies con abundancia muy alta (40-50% de las muestras), mientras que en ambientes cálidos-húmedos y cálidos-secos predominan las especies con abundancia moderada o baja (40-60% de las muestras). En

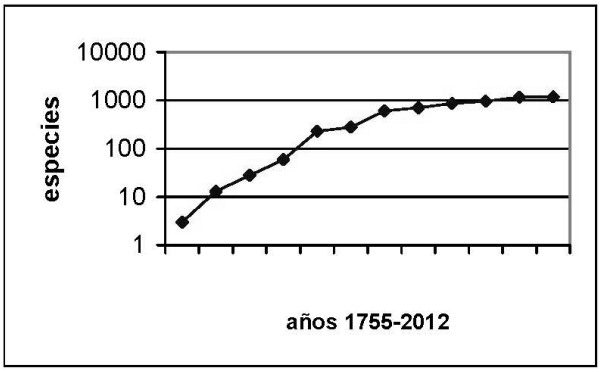


Figura 7. Curva acumulativa de especies por año de descripción.

todos los ambientes las especies raras representan menos del 2% de las muestras.

Se han registrado densidades poblacionales de 20 a 120 larvas/m^2 correspondientes a una veintena de especies de *Phyllophaga* (Melolonthinae) y *Paranomala* (Rutelinae) consideradas como plagas subterráneas de importancia en cultivos diversos establecidos en el noroeste, centro y sureste del país (Rodríguez-del Bosque y Morón, 2010).

Ninguna de las 1 179 especies de Melolonthidae en México se encuentra en la lista del UICN, en la NOM-059 o esta bajo explotación. Se han estudiado los aspectos básicos de la biología y ecología de un 10% de las especies. Todas son residentes, ninguna es parásita. Con excepción de algunas especies de *Dyscinetus* (Dynastinae) que pueden ser anfibias (Morón, obs. pers.), las restantes son terrestres durante todas las etapas de su ciclo vital.

El proceso de estudio de estas especies se inició en 1755 y ha seguido un ritmo más o menos constante, con excepción del período de 1885 a 1889 cuando el número de especies descritas casi se duplicó con las aportaciones de H. W. Bates en la obra *Biologia Centrali Americana* (Fig. 7). En los últimos 30 años el conocimiento de este grupo se ha incrementado de manera notable, incluyendo tanto aspectos taxonómicos como biológicos.

Tomando en cuenta el esfuerzo de colecta efectuado, la diversidad registrada y la heterogeneidad ambiental del territorio, es probable que existan más de 250 especies de Melolonthidae por descubrir, sobre todo de los géneros *Phyllophaga, Diplotaxis* y *Paranomala,* especialmente en las Sierras Madre Occidental y del Sur, en las montañas de Zacatecas, Tamaulipas y Nuevo León.

Agradecimientos

Las muestras obtenidas por Agustín Aragón (BUAP), Luis Eugenio Rivera (UdeG, Autlán), Adriana Castro, Concepción Ramírez (ECOSUR, San Cristóbal), Enrique Reyes (UADY, Mérida), Andrés Ramírez (Oaxaca), Alejandro Morón (ECOSUR, Campeche) y Roberto Terrón (UAM-Xochimilco) han enriquecido nuestra colección de referencia. Se reconoce la ayuda de Henry F. Howden (Canadian Museum of Nature, Ottawa), Edward G. Riley (Texas A&M University, College Station), Robert E. Woodruff (Florida State Collection of Arthropods, Gainesville) y Santiago Zaragoza (Instituto de Biología, UNAM) quienes han facilitado la consulta de las colecciones a su cargo, que alojan grandes muestras de Melolonthidae de México.

Literatura citada

Endrödi, S. 1985. The Dynastinae of the World. W. Junk Publishers, Dordrecht. 800 p.

Morón, M. A. 1984. Escarabajos, 200 millones de años de evolución. Instituto de Ecología, A. C. México, D. F. 130 p.

Morón, M. A. 1986. El género *Phyllophaga* en México. Morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, A.C. México, D. F. 341 p.

Morón, M. A. 1990. The Beetles of the World. 10. Rutelini 1. Sciences Nat, Compiegne. 145 p.

Morón, M. A. 1991. Los escarabajos fitófagos, un ejemplo de la riqueza biótica de Mesoamérica (Coleoptera: Scarabaeoidea). Giornale italiano di Entomología 5:209-218.

Morón, M. A. 1994. La diversidad genérica de los coleópteros Melolonthidae en México. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 61:7-19.

Morón, M. A. 2006. Patrones de distribución de la familia Melolonthidae (Coleoptera). *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, Volumen I, J. J. Morrone y J. Llorente-Bousquets (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 295-331.

Morón, M. A., B. C. Ratcliffe y C. Deloya. 1997. Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera Lamellicornia. Vol. I. Familia Melolonthidae. CONABIO y SME. México. 280 p.

Ritcher, P. O. 1966. White grubs and their allies. Oregon State University Press, Corvallis. 219 p.

Rodríguez-del Bosque, L. A. y M. A. Morón (eds.). 2010. Plagas del suelo. Mundi-Prensa, México, D. F. 417 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S303-S311, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31749

Biodiversidad de Elateridae (Coleoptera) en México

Biodiversity of Elateridae (Coleoptera) in Mexico

Martín L. Zurita-García[1]✉, Paul Johnson[2] y Santiago Zaragoza-Caballero[1]

[1]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Severin-McDaniel Insect Research Collection, Box 2207A, SAG 361, 1010 Rotunda Drive, South Dakota State University, Brookings, SD 57007, USA.*
✉ *mzurita@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Se presenta una perspectiva del conocimiento sobre la diversidad de Elateridae de las subfamilias Agrypninae, Cardiophorinae, Cebrioninae, Denticollinae, Elaterinae, Lissominae, Negastrinae, Semiotinae y Thylacosterninae registrados en el territorio nacional. Se comentan características morfológicas, ecológicas y relaciones filogenéticas, casos de endemismo y desarrollo del conocimiento taxonómico de la familia.

Palabras clave: diversidad, Insecta, Elateroidea, México.

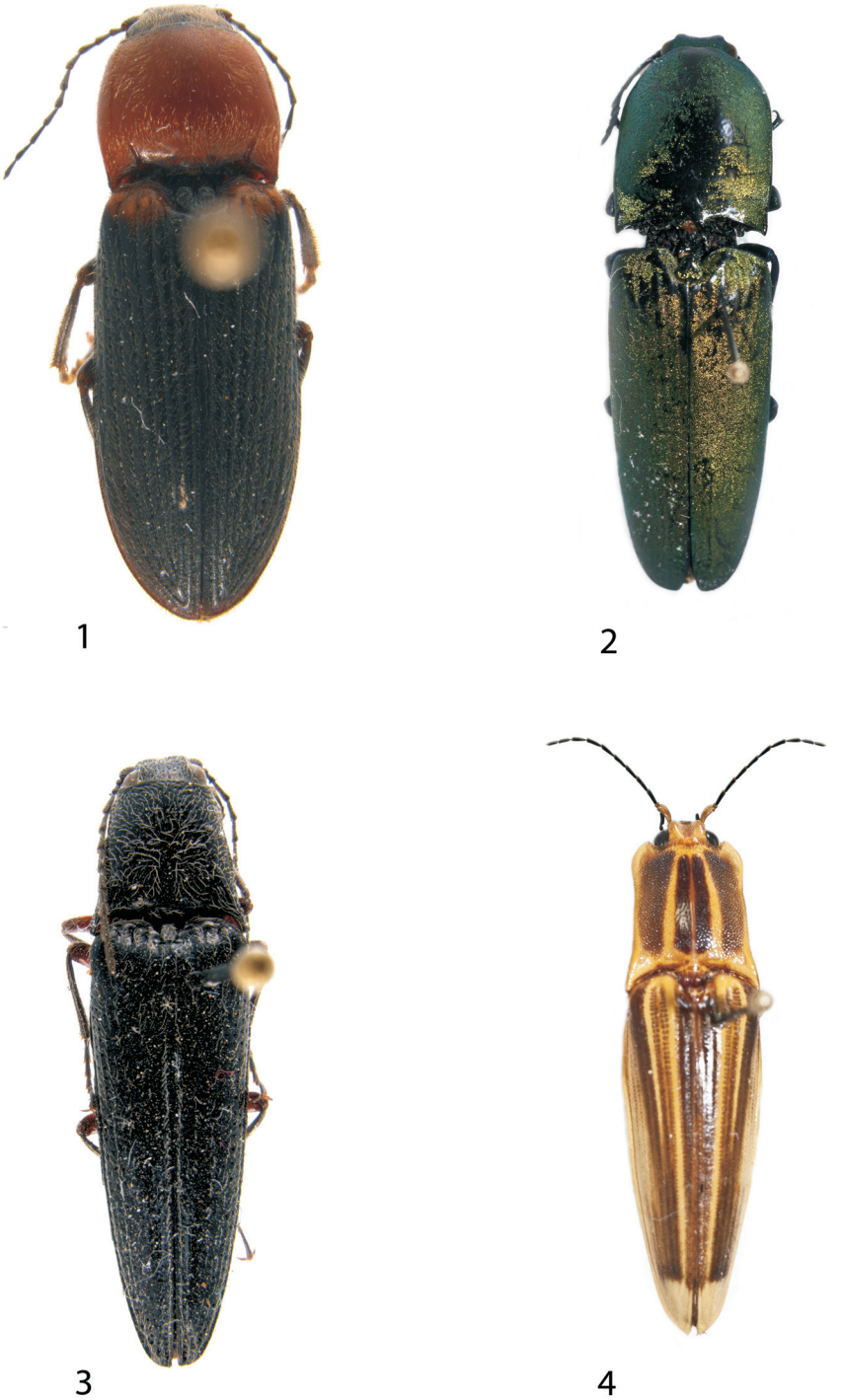
Abstract. The knowledge on the diversity of the subfamilies of Elateridae (Coleoptera): Agrypninae, Cardiophorinae, Cebrioninae, Denticollinae, Elaterinae, Lissominae, Negastrinae, Semiotinae and Thylacosterninae, occurring in Mexico is presented. Comments about their morphological and ecological characteristics, phylogenetic relationships, endemicity and taxonomic study are also given.

Key words: diversity, Insecta, Elateroidea, Mexico.

Introducción

La familia Elateridae se caracteriza por la libre articulación entre protórax y mesotórax y por poseer un prolongamiento de la región posterior del prosterno denominado proceso prosternal, el cual se incrusta en una cavidad del mesosterno, fenómeno que inicia un proceso físico que les da la propiedad de saltar aún cuando se encuentren en posición decúbito-dorsal sobre el suelo, de allí su nombre común "tronadores", "quiebrapalitos", "saltapericos" o "saltadores". Son coleópteros que en América se distribuyen desde Alaska hasta el sur de Argentina. Se reconocen por la siguiente combinación de caracteres. Talla de 0.9-75.0 mm de largo. Cuerpo de moderado a muy alargado; de coloración variable, algunos con colores brillantes que contrastan con el negro, asociado a fenómenos de mimetismo (Figs. 1-4). Cabeza generalmente prognata; región frontal muy variable, con o sin carena, ésta puede presentarse desde un arco completo de ojo a ojo hasta proyectarse sobre el labro. Ojos generalmente grandes y protuberantes, de ordinario más pequeños en las hembras; finamente facetados, omatidias de tipo exocono; sutura frontocripeal ausente; labro libre. Antenas generalmente con 11 antenómeros, generalmente serradas, filiformes, pectinadas o bipectinadas o flabeladas. Mandíbulas uni o bidentadas, mola ausente, base de la mandíbula con peine de sedas; maxila con galea y lacinia; labio sin lígula. Pronoto tan o más ancho que los élitros; de ordinario más corto, pero en *Lacais* Fleutiaux es proporcionalmente muy largo con relación a los élitros. Ángulos posteriores proyectados o no; proceso prosternal de corto a largo que se ajusta en una cavidad mesosternal. Sutura notosternal completa, lisa o surcada, con o sin una cavidad antenal profunda. Procoxa sin proyectarse abajo del prosterno, cavidades procoxales separadas; trocantin reducida, oculto o ausente; endopleura más o menos fusionada al noto en la base de la sutura notosternal. Élitros alargados, enteros, apicalmente redondeados, mucronados o romos; estrías usualmente presentes, punteadas; pliegue epipleural estrecho, ápice elitral redondeado, emarginado, agudo o con espinas. Alas membranosas funcionales en la mayoría, algunos braquípteros o micrópteros, raramente ápteros. Venación de las alas bien desarrollada y variable. La vena anal ramificada; con célula radial y vena cruzada r3; región apical de ordinario con 3 venas rp que representan una figura en forma de épsilon. Patas, con fórmula tarsal 5-5-5, tarsómeros generalmente simples, algunas veces con arolio o lamelas membranosas. Abdomen con 5 ventritos, los primeros 4 están fusionados. Edeago trilobulado,

Recibido: 03 mayo 2012; aceptado: 20 junio 2013



Figuras 1-4. 1, subfamilia Cardiophorinae: *Aptopus* (Eschscholtz, 1829); 2, subfamilia Agrypninae: *Chalcolepidius* (Eschscholtz, 1829); 3, subfamilia Elaterinae: *Melanotus* (Eschscholtz, 1829); 4, subfamilia Semiotinae: *Semiotus* (Eschscholtz, 1829).

parámeros con o sin espinas preapicales laterales. Hembras con el esternito VIII con un espículo ventral y un par de proyecciones antero-laterales cortas. Ovipositor generalmente con los paraproctos más grandes que los gonocoxitos; estili usualmente presentes y casi apicales. Los gonocoxitos de la hembra están dorsoventralmente

comprimidos; estilos reducidos, como báculos alargados, cortos a largos, de angostos a espatulados (Johnson, 2002).

Biología y ecología. Algunos son depredadores de insectos esternorincos de cuerpo suave (i.e. cóccidos, pulgones), pero muchos se alimentan de frutas maduras o caídas, néctar, polen, partes florales, cuerpos fructíferos de ascomicetos, nectarios extra-florales y secreciones radiculares. Las agregaciones de adultos son usualmente abundantes por sólo unas pocas semanas, y hay disminuciones temporales o fenológicas (Johnson, 2002). Cuando son molestados pueden emitir luz o simular estar muertos (i.e. Agrypninae: Pyrophorini). Los adultos suelen ser colectados mediante el golpeo al follaje o con trampas de atracción luminosa. Se desconoce el ciclo de vida de la mayoría de las especies a pesar de la importancia económica que algunas de ellas poseen (i.e. *Agriotes* Eschscholtz, *Melanotus* Eschscholtz). Las larvas se encuentran en suelos limo-arcillosos o arenosos, sotobosque, debajo de rocas, material vegetal en descomposición, troncos en vías de degradación, bromelias, nidos de insectos sociales como las termitas, algunas pueden ser caníbales (Costa et al., 1988, 2010). Las larvas que habitan en la madera son saprófagas de mixomicetos, algunas son depredadoras de invertebrados pequeños e inmaduros, mientras que las especies que viven en el suelo son generalmente depredadoras u omnívoras. Algunas especies de los géneros de la subfamilia Elaterinae *Agriotes* Eschscholtz, *Limonius* Eschscholtz y *Selatosomus* Stephens (Elaterinae) se alimentan de semillas recién germinadas, raíces y plántulas de gramíneas; ocasionalmente de raíces, algunas de importancia agrícola (maíz, papa, caña de azúcar); y tubérculos de ciertos vegetales. Las

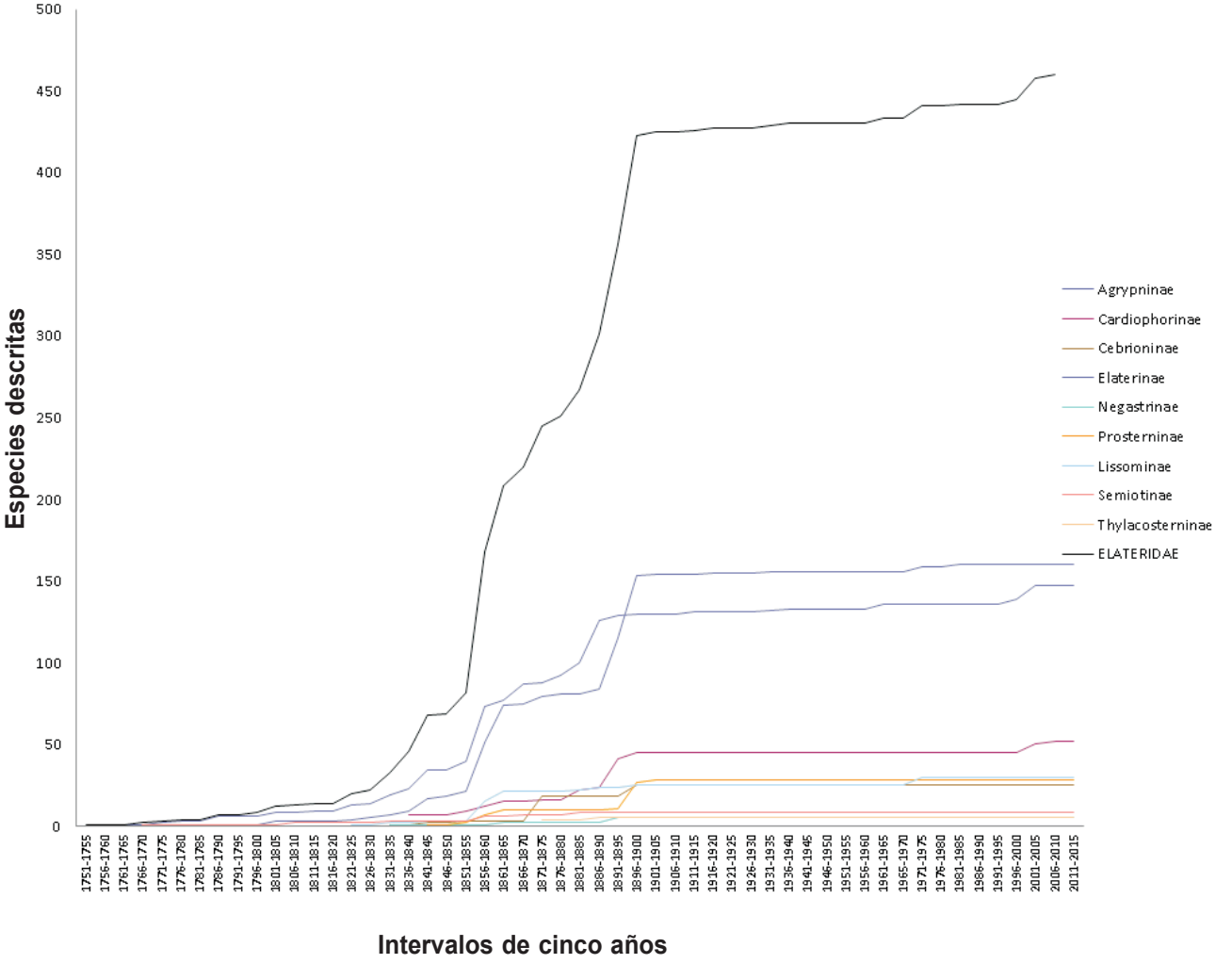


Figura 5. Curva de acumulación cronológica de las especies de elatéridos de México.

larvas se alimentan de líquidos y la digestión es extra-oral. Hay generalmente de 3 a 5 estadios larvales, que toman de 1 a 3 años de desarrollo, dependiendo de la calidad y la disponibilidad de la comida, por lo que algunas especies de pequeño tamaño pueden completar su ciclo de vida en 1 o 2 años. Si las condiciones no son las adecuadas, puede extenderse por más de 3 años. La mayoría de los miembros de la tribu Pyrophorini son bioluminiscentes. Los adultos poseen un par de órganos luminosos sobre el tórax, con una mancha mediana adicional que se localiza ventralmente en la base del primer segmento abdominal y se observan cuando el escarabajo está volando (Costa, 1975). Los patrones del flasheo pueden involucrar atracción por parte del macho (Johnson, 2002). Las membranas intersegmentales en embriones y larvas de esta tribu son luminosas (Johnson, 2002). Los estudios sobre las interrelaciones de los elatéridos con otros organismos son escasos: Thomas (1931, 1932) discutió los parásitos de las larvas, depredadores, enfermedades y biología general de los elatéridos; Balduf (1935) brevemente discutió la depredación por larvas (ej. *Pyrophorus* Illiger y *Alaus* Eschscholtz) y Zacharuk (1963) examinó las preferencias alimenticias de varias especies y resumió la literatura sobre el tema. Numerosos elatéridos con colores brillantes, aposemáticos, están asociados a complejos de imitación que involucran un mimetismo con mariposas (Lepidoptera), avispas (Hymenoptera) y escarabajos de las familias Cerambycidae, Lycidae, Lampyridae, Cantharidae y Cleridae. Los adultos de *Aeolus* y *Conoderus* (géneros con registros en México) imitan el color y movimiento de las hormigas (Hymenoptera) (Johnson, 2002).

Sistemática. La familia Elateridae fue considerada como una tribu de los Sternoxi de Latreille (1804, 1825) y considerada por primera vez como familia por Lacordaire (1857). La hipótesis de que es un grupo natural ha sido cuestionada y abordada en diferentes estudios (Lawrence, 1988; Beutel, 1995; Muona, 1995). Las diferentes subfamilias que la conforman fueron apoyadas originalmente por características morfológicas (Lacordaire, 1857; Candèze, 1857, 1859, 1860, 1863, 1874; Schwarz, 1906a, b, 1907a, b; Fleutiaux, 1947). Hyslop (1917) fue el primero en incluir caracteres de la larva para proponer subfamilias: Pyrophorinae, Elaterinae, Cardiophorinae (Cardiopherinae en el original) y Physodactylinae, consciente que era una propuesta parcial por la falta de información de las larvas de otros grupos. Otras clasificaciones con caracteres morfológicos y sin emplear un método explícito son los de Gur'yeva (1974), Dolin (1975, 1978), Stibick (1975), los 2 primeros propusieron 10 subfamilias: Agrypninae, Pityobiinae, Oxynopterinae, Diminae, Tetralobinae, Negastriinae, Denticollinae (en lugar de Athoinae), Oestodinae, Elaterinae y Cardiophorinae. Lawrence y Newton (1995) propusieron el esquema más aceptado hasta el momento, añadiendo a la clasificación anterior las subfamilias: Cebrioninae, Thylacosterninae, Lissominae, Semiotinae, Hemiopinae, Physodactylinae, Eudicronychinae, Anischiinae y Subprotelaterinae. Los estudios que proponen diferentes hipótesis filogenéticas sobre las subfamilias son los de Calder et al. (1993), Sagegami-Oba et al. (2007), Oba (2007) y Kundrata y Bocak (2011), los 3 últimos incorporando evidencia molecular. Estudios recientes con caracteres morfológicos y moleculares (Lawrence et al., 2007) revelan que las subfamilias Thylacosterninae + Lissominae deberían estar dentro de Elateridae y Anischinae con Eucnemidae. Estudios que ponen a prueba la monofilia de cada una de las subfamilias son pocos (Vaphtera et al., 2009; Douglas, 2011).

Cuadro 1. Géneros y especies de Elateridae del mundo y de México, y endémicas de México

Subfamilias	*Géneros en el mundo*	*Géneros en México*	*Especies en el mundo*	*Especies en México*	*Especies endémicas de México*
Agrypninae	120	24 (20%)	2676	147 (5%)	62
Cardiophorinae	28	6 (21%)	1223	52 (4%)	23
Cebrioninae	20	2 (10%)	281	25 (9%)	1
Prosterninae	197	7 (3%)	2147	28 (1%)	21
Elaterinae	207	26 (12%)	5340	160 (3%)	79
Lissominae	13	4 (31%)	191	30 (16%)	16
Negastrinae	28	4 (11%)	387	5 (1%)	2
Semiotinae	2	1 (50%)	122	8 (6%)	0
Thylacosterninae	1	1 (100%)	17	5 (29%)	0
TOTAL	616	75 (12%)	1 2367	460 (3.7%)	204 (44%)

Diversidad

Desde que Linneaus (1758) hizo la primera descripción de un elatérido de México, varios especialistas han contribuido al conocimiento de los elatéridos en nuestro país. Dos de ellos destacan sobre los demás: Candèze y Champion (1895-1896) con 137 y 144 especies respectivamente; en otras palabras, ambos describieron poco más de la mitad de las especies mexicanas de eláteridos. Las aportaciones de Costa (1971, 1975, 1983), Casari (1996, 2002) y Aranda (2001) entre otros, son relativamente recientes. El desarrollo del conocimiento de elatéridos mexicanos se muestra en el cuadro 3.

Mundialmente se han estimado unas 12 500 especies de la familia Elateridae, pertenecientes a 620 géneros (Johnson y Cate, 2010). Siguiendo los esquemas de Lawrence y Newton (1995) para subfamilias y Stibick (1975) para las tribus, la familia Elateridae en México está conformada por 9 subfamilias, 19 tribus y 10 subtribus, 75 géneros y 460 especies de las cuales un gran porcentaje se citaron en la magna obra Biologia Centrali-Americana en 1994-1996. El desglose de riqueza por géneros, especies

Cuadro 2. Riqueza específica estatal de las subfamilias de Elateridae en México

	Agr	*Car*	*Ceb*	*Ela*	*Lis*	*Neg*	*Pro*	*Sem*
Aguascalientes	0	0	0	0	0	0	0	0
Baja California	1	8	0	5	0	0	0	0
Campeche	0	0	0	0	0	0	0	0
Coahuila	2	0	1	1	0	0	0	0
Colima	5	0	0	0	0	0	0	1
Chiapas	17	4	0	9	2	0	2	4
Chihuahua	9	5	1	7	0	0	1	0
Durango	19	4	1	9	0	0	3	0
Guanajuato	6	2	1	5	0	0	0	0
Guerrero	21	14	2	19	1	0	2	1
Hidalgo	3	0	0	2	0	0	2	0
Jalisco	7	0	0	0	0	0	0	2
México	5	0	0	1	0	0	0	0
Michoacán	6	3	0	0	0	0	0	0
Morelos	9	4	0	5	1	0	0	1
Nayarit	6	0	0	2	0	0	0	0
Nuevo León	1	1?	0	0	0	0	0	0
Oaxaca	24	3	4	19	2	0	9	2
Puebla	6	0	1	4	0	0	1	1
Querétaro	0	0	0	0	0	0	0	0
Quintana Roo	2	0	0	0	0	0	0	0
San Luis Potosí	2	1	0	0	0	0	0	0
Sinaloa	9	0	0	2	1	0	0	1
Sonora	10	1	0	1	0	1	0	0
Tabasco	19	3	1	15	3	2	0	0
Tamaulipas	6	0	0	0	0	0	0	0
Tlaxcala	0	0	0	0	0	0	0	0
Veracruz	56	13	6	64	10	0	13	4
Yucatán	15	4	0	11	0	0	0	0
Zacatecas	0	0	0	0	0	0	0	0

Cuadro 3. Datos acumulados de especies por año de descripción de las especies de las subfamilias de Elateridae en México. Agr= Agrypninae, Car= Cardiophorinae, Ceb= Cebrioninae, Ela= Elaterinae, Neg= Negastrinae, Pro= Prosterninae, Liss= Lissominae, Sem= Semiotinae y Thy= Thylacosterninae

Int-Fec\Sub	*Agr*	*Car*	*Ceb*	*Ela*	*Neg*	*Pro*	*Liss*	*Sem*	*Thy*	*Ela*
1751-1755										1
1756-1760	1									1
1761-1765	1									1
1766-1770	1							1		2
1771-1775	2							1		3
1776-1780	3							1		4
1781-1785	3							1		4
1786-1790	6							1		7
1791-1795	6							1		7
1796-1800	6			1				1		8
1801-1805	8			3				1		12
1806-1810	8			3				2		13
1811-1815	9			3				2		14
1816-1820	9			3				2		14
1821-1825	13			4			1	2		20
1826-1830	14			5			1	2		22
1831-1835	19		1	7	1		2	3		33
1836-1840	23	7	1	9	1		2	3		46
1841-1845	34	7	2	17	1	1	3	3		68
1846-1850	34	7	2	18	1	1	3	3		69
1851-1855	40	9	3	21	1	2	3	3		82
1856-1860	73	12	3	51	1	7	15	6		168
1861-1865	77	15	3	74	2	10	21	6		208
1866-1870	87	15	3	75	2	10	21	7		220
1871-1875	88	16	18	79	2	10	21	7	4	245
1876-1880	92	16	18	81	2	10	21	7	4	251
1881-1885	100	22	18	81	2	10	22	8	4	267
1886-1890	126	24	18	84	2	10	24	8	5	301
1891-1895	129	41	18	115	5	11	24	8	5	356
1896-1900	130	45	25	153	5	27	25	8	5	423
1901-1905	130	45	25	154	5	28	25	8	5	425
1906-1910	130	45	25	154	5	28	25	8	5	425
1911-1915	131	45	25	154	5	28	25	8	5	426
1916-1920	131	45	25	155	5	28	25	8	5	427
1921-1925	131	45	25	155	5	28	25	8	5	427
1926-1930	131	45	25	155	5	28	25	8	5	427
1931-1935	132	45	25	156	5	28	25	8	5	429
1936-1940	133	45	25	156	5	28	25	8	5	430
1941-1945	133	45	25	156	5	28	25	8	5	430

Cuadro 3. Continúa

1946-1950	133	45	25	156	5	28	25	8	5	430
1951-1955	133	45	25	156	5	28	25	8	5	430
1956-1960	133	45	25	156	5	28	25	8	5	430
1961-1965	136	45	25	156	5	28	25	8	5	433
1965-1970	136	45	25	156	5	28	25	8	5	433
1971-1975	136	45	25	159	5	28	30	8	5	441
1976-1980	136	45	25	159	5	28	30	8	5	441
1981-1985	136	45	25	160	5	28	30	8	5	442
1986-1990	136	45	25	160	5	28	30	8	5	442
1991-1995	136	45	25	160	5	28	30	8	5	442
1996-2000	139	45	25	160	5	28	30	8	5	445
2001-2005	147	50	25	160	5	28	30	8	5	458
2006-2010	147	52	25	160	5	28	30	8	5	460
2011-2015	147	52	25	160	5	28	30	8	5	

y endemismos, así como los respectivos porcentajes para cada subfamilia, se concentra en el cuadro 1. Las subfamilias más representativas en México son Elaterinae y Agrypninae con 26 y 24 géneros y 160 y 147 especies, respectivamente (Cuadro 1). La subfamilia con más especies endémicas de México es Agrypninae con 62 especies y las que presentan menos son Negastrinae con 2 y Cebrioninae con 1 especie. La subfamilia Semiotinae no tiene ninguna especie endémica.

Riqueza. La riqueza estatal se concentra en pocos estados: Veracruz, Oaxaca, Tabasco, Chiapas y Durango con el 35.5%, 13.2%, 9.2%, 7.7% y 7.7%, respectivamente. Los estados sin registros son: Campeche, Tlaxcala, Querétaro y Zacatecas. Las subfamilias Agrypninae y Elaterinae tienen representantes en más de la mitad de los estados, lo que contrasta con la presencia en sólo 2 estados de especies de la subfamilia Negastrinae (Cuadro 2). Este patrón general de distribución no es muy diferente al de otras familias de escarabajos en México.

Perspectivas. Si bien es cierto que se ha avanzado en el conocimiento de los elatéridos a nivel mundial, falta mucho por conocer de su riqueza en nuestro país. En la mayoría de los estados mexicanos falta trabajo de campo. Es notorio particularmente en Aguascalientes, Zacatecas y Tlaxcala. Aparentemente estados que fueron rutas obligadas por el comercio de México con el mundo que implicó indirectamente la colecta local, son los más diversos. No se puede soslayar que en el sureste mexicano hay mayor presencia, porque este grupo tiene una distribución tropical, reflejándose en los registros que se tienen en Yucatán y Tabasco; no obstante, Campeche y Quintana Roo son pobres en registros. Zurita-García (2004) proporcionó registros de 32 y 22 géneros de los estados Jalisco y Morelos, respectivamente, elevando considerablemente su representatividad en México. Las recolectas en la última década en los estados de Oaxaca, Guerrero, Colima y Nayarit proporcionarán nuevos registros estatales.

Comparando la diversidad registrada con otros países de América, históricamente menos diversos que México, mediante un inventario taxonómico completo estimamos que podría duplicarse el número de especies de elatéridos mexicanos. Actualmente los estudios sobre elatéridos se desarrollan sobre la rareza relacionada a aspectos de conservación, plagas de importancia agrícola y bioluminiscencia. No obstante la diversidad de este grupo los estudios sobre su biología son escasos.

Agradecimientos

Al Dr. Fernando Álvarez por la invitación para participar en este número especial de la Revista Mexicana de Biodiversidad, al Conacyt por la beca 203807 concedida al primer autor, al programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, a la Unidad de Informática para la Biodiversidad (UNIBIO) y a Susana Guzmán por sus asistencia en lo toma de fotografías; también al Instituto de Biología y a la Colección Nacional de Insectos (CNIN) ambos de la UNAM.

Literatura citada

Balduf, W. V. 1935. Bionomics of entomophagous Coleoptera. John S. Swift Co. New York. 163 p.

Beutel, R. G. 1995. Phylogenetic analysis of Elateriformia

(Coleoptera: Polyphaga) based on larval characters. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 33:145-171.

Calder, A. A. 1998. Coleoptera: Elateroidea. *In* Zoological Catalogue of Australia. Volume 29.6, A. Wells (ed.). CSIRO Publishing, Melbourne. 248 p.

Calder, A. A., J. F. Lawrence y W. H. Trueman. J. 1993. *Austrelater*, gen. nov. (Coleoptera: Elateridae), with description of the larva and comments on elaterid relationships. Invertebrate Taxonomy 7:1349-1394.

Candèze, E. 1857. Monographie des Élaterides. Vol. 1. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège 12: 400 p.

Candèze, E. 1859. Monographie des Élaterides. Vol. 2. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège 14: 543 p.

Candèze, E. 1860. Monographie des Élaterides. Vol. 3. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège 15: 512 p.

Candèze, E. 1863. Monographie des Élaterides. Vol. 4. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège 17: 534 p.

Candèze, E. 1874. Revision de la monographie des Élaterides. Mémoires de la Société Royale des Sciences de Liège 4: 218 p.

Casari, S. A. 1996. Systematics and phylogenetic analysis of *Alaus* Eschscholtz, 1829 (Coleoptera, Elateridae). Revista Brasileira de Entomologia 40:249-298.

Casari, S. A. 2002. Review of the genus *Chalcolepidius* Eshscholtz, 1829 (Coleoptera, Elateridae, Agrypninae). Revista Brasileira de Entomologia 46:263-428.

Champion, G. C. 1894-1896. Elateridae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta: Coleoptera Vol. 3, part 1, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). p. 258-584.

Chassain, J. y J. Touroult. 2010. Les Élatérides de Guyane (Coleoptera, Elateridae). *In* Contribution à l'étude des coléoptères de Guyane, Tome II, J. Touroult, (Supplement au Bulletin de liaison d´Association des Coléoptéristes de la Région Parisienne "Le Coleopteriste", ACOREP- France, Paris. 30 p.

Costa, C. 1975. Systematics and evolution of the tribes Pyrophorini and Heligmini, with description of Campyloxeninae, new subfamily (Coleoptera, Elateridae). Arquivos de Zoologia, São Paulo 265:49-190.

Costa, C., S. A. Vanin y S. A. Casari-Chen. 1988. Larvas de Coleoptera do Brasil. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo. 282 p.

Costa, C., J. F. Lawrence y S. P. Rosa. 2010. Elateridae Leach, 1815. *In* Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda: Insecta, Coleoptera: evolution and systematics (Polyphaga Part), R. G. Beutel y R. A. B. Leschen (Org.). Jena, Friedrich-Schiller-Universität. Jena. p. 75-103.

Dolin, V. G. 1975. Wing venation of click beetles (Coleoptera, Elateridae) and its importance for taxonomy of the family. Zoologicheskii Zhurnal 54:1618-1633.

Dolin, V. G. 1978. Phylogeny of click beetles (Coleoptera, Elateridae). Vestinik Zoologii 3:3-11.

Douglas, H. 2011. Phylogenetic relationships of Elateridae inferred from adult morphology, with special reference to the position of Cardiophorinae. Zootaxa 2900:1-45.

Fleutiaux, E. 1947. Révision des Élatérides (Coléoptères) de L'Indo–Chine Française. Notes d'Entomologie Chinoise 11:233-420.

Girard, C. 1972. Contribution a l'étude des Elateridae de l'Afrique noire (Col.). Bulletin de la Société Entomologique de France 17:276-283.

Germar, E. F. 1840. Nachträge zu den Bemerkungen über Elateriden. Zeitschrift für die Entomologie 2:439-440.

Gur'yeva, Y. L. 1974. Thoracic structure of click beetles (Coleoptera, Elateridae) and the significance of the structural characters for the system of the family. Entomologicheskoye Obozreniye 53:96-113. (in Russian; translation in Entomological Review, Washington 53:67-79).

Hayek, C. M. F. von 1990. A reclassification of the *Melanotus* group of genera (Coleoptera: Elateridae). Bulletin of the British Museum of Natural History (Entomology) 59:37-115.

Hyslop, J. A. 1917. The phylogeny of the Elateridae based on larval characters. Annals of the Entomological Society of America 10:241-263.

Hyslop, J. A. 1923. The present status of the coleopterous family Plastoceridae. Proceedings of the Entomological Society of Washington 25:156-160.

Johnson, P. J. 2002. Elateridae Leach 1815. *In* American beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, volume 2, R. H. Arnett, Jr., M. C. Thomas, P. E. Skelley y J. H. Frank (eds.). CRC Press, Gainesville. p. 160-173.

Johnson, P. y P. C. Cate. 2010. Synopsis of the described Coleoptera of the world. Elateridae. Texas A&M University. insects.tamu.edu/research; última consulta: 07.III.2012.

Kundrata, R. y L. Bocak. 2011. The phylogeny and limits of Elateridae (Insecta, Coleoptera): is there a common tendency of click beetles to soft-bodiedness and neoteny? Zoologica Scripta 40:364-378.

Lacordaire, J. T. 1857. Histoire Naturelle des Insectes. Genera des Coléoptères ou exposé méthodique et critique de tous le genres proposés jusqu'ici dans cet ordre d'insectes. Vol. 4, Librairie Encyclopédique de Roret, Paris. 579 p.

Latreille, P. A. 1804. Histoire Naturelle, Génerale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Familles Naturelles des Genres. F. Dufart, Paris. 406 p.

Latreille, P. A. 1825. Familles Naturelles du Régne Animal, Exposées Succinctemente et dans un Ordre Analytique, avec L'Indication de leurs Genres. Baillière, Paris. 570 p.

Lawrence, J. F. 1988. Rhinorhipidae, a new beetle family from Australia, with comments on the phylogeny of the Elateriformia. Invertebrate Taxonomy 1987:1-53.

Lawrence, J. F. y A. F. Newton, Jr. 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family–group names). *In* Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson, Vol. 2, J. Pakaluk y S. A. Ślipiński (eds.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. p. 779-1006.

Lawrence, J. F., N. B. Nitisky y A. G. Kirejtshuk. 1995. Phylogenetic position of Decliniidae (Coleoptera: Scirtoidea)

and comments on the classification of Elateriformia (sensu lato). *In* Biology, phylogeny, and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson, Vol. 1, J. Pakaluk y S. A. Ślipiński (eds.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN, Warszawa. p. 375-410.

Lawrence, J. F., J. Muona, M. Teräväinen, G. Ståhls y V. Vahtera 2007. *Anischia*, *Perothops* and the phylogeny of Elateroidea (Coleoptera: Elateriformia). Insect Systematics and Evolution 38:205-239.

Muona, J. 1995. The phylogeny of Elateroidea (Coleoptera), or which tree is the best? Cladistics 9:413-426.

Oba, Y. 2007. Molecular phylogenetic analysis of click beetles (Coleoptera: Elateridae). Coleopterists' News 157:7-10.

Sagegami-Oba, R., Y. Oba y H. Ôhira. 2007: Phylogenetic relationships of click beetles (Coleoptera: Elateridae) inferred from 28S ribosomal DNA: insights into the evolution of bioluminescence in Elateridae. Molecular Phylogenetics and Evolution 42:410-421.

Schwarz, O. 1906a. Coleoptera. Fam. Elateridae. *In* Genera Insectorum Fasc. 46A, P. Wytsman (ed.). Brussels. p. 1-112.

Schwarz, O. 1906b. Coleoptera. Fam. Elateridae. *In* Genera Insectorum Fasc. 46B, P. Wytsman (ed.). Brussels. p. 113-224.

Schwarz, O. 1907a. Coleoptera. Fam. Elateridae. *In* Genera Insectorum Fasc. 46C, P. Wytsman (ed.). Brussels. p. 225-370.

Schwarz, O. 1907b. Coleoptera. Fam. Plastoceridae. *In* Genera Insectorum Fasc. 50, P. Wytsman (ed.). Brussels. p. 1-10.

Stibick, J. N. L. 1971. The generic classification of the Negastriinae (Coleoptera, Elateridae). Pacific Insects 13:371-390.

Stibick, J. N. L. 1979. Classification of the Elateridae (Coleoptera). Relationships and classification of the subfamilies and tribes. Pacific Insects 20:145-186.

Thomas, C. A. 1931. The predatory enemies of Elateridae (Coleoptera). Entomological News 42:137-140, 158-167.

Thomas, C. A. 1932. The diseases of Elateridae (Coleoptera). Entomological News 43:149-155.

Vahtera, V., M. Jyrki y J. F. Lawrence. 2009. Phylogeny of the Thylacosterninae (Coleoptera, Elateridae). Cladistics 25:147.

Zacharuk, R. Y. 1963. Comparative food preferences of soil, sand, and wood inhabiting wireworms (Coleoptera, Elateridae). Bulletin of Entomological Research 54:161-165.

Zurita-García, M. L. 2004. La familia Elateridae en la Reserva de la Biosfera, CEAMISH, Morelos, México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 110 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S312-S324, 2014
DOI: 10.7550/rmb.30038

Biodiversidad de Curculionoidea (Coleoptera) en México

Biodiversity of Curculionoidea (Coleoptera) in Mexico

Juan J. Morrone

Departamento de Biología Evolutiva, Museo de Zoología Alfonso L. Herrera, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México D. F., México.
✉ *juanmorrone2001@yahoo.com.mx*

Resumen. La superfamilia Curculionoidea incluye aproximadamente 62 000 especies y 5 800 géneros, asignados a 7 familias (Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Caridae, Brentidae y Curculionidae). En México, se han descrito 603 géneros y 3 594 especies, y cerca de un 40% de especies endémicas pertenecientes a 6 familias, la única ausente en el país es Caridae. Aproximadamente el 85% de las especies de gorgojos mexicanos pertenecen a la familia Curculionidae y se clasifican en las subfamilias Baridinae, Brachycerinae, Cossoninae, Curculioninae, Cyclominae, Dryophthorinae, Entiminae, Molytinae, Platypodinae y Scolytinae. Los estudios taxonómicos sobre Curculionoidea son relativamente escasos, no existen revisiones modernas ni análisis filogenéticos para la mayoría de los taxones. A pesar de que son componentes importantes de todos los ecosistemas terrestres, para muchas especies se carece de información sobre su ecología, historia natural y estadios inmaduros.

Palabras clave: Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae, Curculionidae, México.

Abstract. The superfamily Curculionoidea includes approximately 62 000 species and 5 800 genera, assigned to 7 families (Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Caridae, Brentidae, and Curculionidae). In Mexico, there have been described 603 genera and 3 594 species, with ca. 40% of endemic species, belonging to 6 families, the only one absent in the country is Caridae. Nearly 85% of the Mexican weevil species belong to the family Curculionidae, and are classified in the subfamilies Baridinae, Brachycerinae, Cossoninae, Curculioninae, Cyclominae, Dryophthorinae, Entiminae, Molytinae, Platypodinae, and Scolytinae. Taxonomic studies on Mexican Curculionoidea are relatively scarce, and neither modern revisionary studies nor phylogenetic analyses are available for the majority of the taxa. Although they are important components of all terrestrial natural ecosystems, information on their ecology, natural history, and immature stages is still not available for most species.

Key words: Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae, Curculionidae, Mexico.

Introducción

Los Curculionoidea (Fig. 1), conocidos como gorgojos o picudos, representan uno de los grupos con mayor número de especies del reino animal. Se han descrito aproximadamente 62 000 especies, pero se estima que pueden existir unas 220 000 (Oberprieler et al., 2007). El grupo se distribuye desde las zonas árticas hasta las subantárticas y sus representantes se encuentran en todos los continentes e islas. Si bien la mayor parte son terrestres, existen numerosas especies dulceacuícolas cuyas larvas se alimentan de vegetación acuática. Aunque en general no han colonizado el medio marino, en las líneas de costa es posible hallar algunas especies, como *Lichenobius littoralis* (Anthribidae) de Nueva Zelanda (Holloway, 1982) y *Palirhoeus eatoni* (Curculionidae) de las islas subantárticas del océano Índico (Kuschel y Chown, 1995). Al igual que otros taxones, es en las zonas tropicales donde han alcanzado más variedad de formas y donde se encuentra el mayor número de especies (Morrone y Posadas, 1998).

Descripción morfológica del grupo. La principal característica diagnóstica de las especies de Curculionoidea es la presencia de una proyección anterior de la cabeza, denominada rostro, en cuyo ápice se localiza el aparato bucal masticador. En algunos grupos el rostro es muy largo y delgado (la mayoría de las Curculionidae: Curculioninae), en otros es corto y ancho (Curculionidae: Entiminae) y en otros más, extremadamente corto o incluso ausente (Curculionidae: Scolytinae y Platypodinae).

Otra característica morfológica importante son las antenas, usualmente formadas por 11 antenitos, aunque en varios taxones existe tendencia a la reducción de este número. En las familias más primitivas (Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Brentidae y Caridae) las antenas son rectas, en tanto que la presencia de antenas geniculadas es propia de Curculionidae. Las antenas geni-

Recibido: 16 febrero, 2012 ; aceptado: 30 agosto, 2012

Figura 1. *Heilipus albopictus* (Champion, 1902) (Curculionidae: Molytinae), vista dorsal.

culadas presentan 3 secciones: la primera, denominada escapo, consiste en un único antenito que por lo general es elongado; la segunda, que articula en ángulo con la primera, recibe el nombre de funículo y usualmente está formada por 7 antenitos; y la tercera, denominada clava, por los 3 antenitos terminales, los cuales son más anchos que los precedentes. Los Curculionoidea presentan en ambos lados del rostro una zona excavada en forma de surco, la escroba, en la cual se acomoda el escapo en posición de reposo.

El protórax varía en su forma desde cuadrado a subtriangular, su margen posterior puede tener igual, menor o mayor ancho que la zona anterior de los élitros. Puede ser liso o esculturado y puede presentar proyecciones y tubérculos de distintas formas y ubicación. Los tarsos son pseudotetrámeros, con el cuarto tarsito muy reducido y escondido entre los lóbulos del tercero. La morfología de los élitros es muy variada; en general son de forma elongada y convexa. El pigidio puede estar cubierto o expuesto. Cada élitro presenta 10 estrías o filas longitudinales de puntuaciones, separadas por áreas denominadas interestrías. Los élitros pueden presentar tubérculos en número y posición variada. El ángulo externo del área basal de los élitros se denomina hombro; en las formas no voladoras los hombros son redondeados y las alas metatorácicas reducidas o ausentes (Morrone y Posadas, 1998).

Hábitats y ciclos de vida. Las Curculionoidea se encuentran en todos los hábitats terrestres y dulceacuícolas. Se alimentan fundamentalmente de tejidos de plantas angiospermas, cicadáceas y coníferas; también atacan helechos, líquenes, algas y musgos (Anderson, 1993, 1995; May, 1993, 1994), incluso algunas transportan y "cultivan" hongos para alimentar a sus larvas. Todas las partes de las plantas, desde la raíz a las semillas, pueden ser ingeridas por alguna especie del grupo, y es probable que todas las especies de angiospermas sean atacadas al menos por alguna especie de gorgojo (Zimmermann, 1994a). Muñiz (1968) analizó la relación con las plantas huéspedes y propuso una hipótesis filogenética basada en los hábitos de los distintos grupos. A su vez, varias especies de plantas dependen de gorgojos para su polinización. Muchas Curculionidae se alimentan de plantas muertas; otras, excepcionalmente, tienen hábitos alimenticios diferentes; por ejemplo, las depredadoras de otros insectos. Los adultos de *Ludovix fasciatus* (Curculionidae) depredan los huevos de langostas Acrididae (Zwölfer y Bennett, 1969; Vanin, 1986), y los adultos y larvas de *Apterocolus* spp. y *Pterocolus* spp. (Attelabidae) depredan los huevos de otras especies de Attelabidae, mientras que sus adultos son cleptoparásitos de las mismas (Vogt, 1992). Se han reconocido 2 especies mirmecófilas, *Liometophilus manni* y *Crematogasterobius* aff. *haywardi* (Anderson y O'Brien, 1996; Anderson, 1998).

Referencias de estudios generales más importantes. El estudio más importante de la fauna mexicana de Curculionoidea es la *Biologia Centrali-Americana* (Sharp, 1889-1911, 1895; Blandford, 1895-1905; Champion, 1902-1909; Jordan, 1906-1907; véase Selander y Vaurie [1962] para algunos datos históricos de esta monumental obra y un gacetero de localidades). O'Brien y Wibmer (1982) proporcionaron una lista anotada de las especies de América del Norte de Curculionidae *sensu lato*, excluyendo Anthribidae, Scolytinae y Platypodinae, con sinonimias y distribución geográfica, aunque para México desafortunadamente sólo en cuanto a país. Morrone (2000) presentó una clave para las familias y subfamilias del país, y Ordóñez-Reséndiz et al. (2008) proporcionan la lista más reciente con todas las especies conocidas de Curculionoidea de México.

Interés económico. Los Curculionoidea inciden en la economía del país, ya que muchas especies son plagas de cultivos industriales como el algodón, la caña de azúcar y gran variedad de frutos y granos. Las larvas de algunos gorgojos destruyen los nódulos fijadores de nitrógeno de las leguminosas y son pestes de las pasturas. Varias especies de plantas de México son atacadas por gorgojos (Muñiz, 1958, 1970; Vaurie, 1970, 1971; O'Brien, 1979; Burke y Woodruff, 1980; Muñiz y González, 1982; Ramírez-Choza, 1983; Garza-García y Muruaga-Martínez, 1993; Anderson y O'Brien, 1996; Maya et al., 2011). Entre ellas se encuentran: agaves (*Scyphophorus acupunctatus, S. yuccae, Rhinostomus frontalis, Cactophagus spinolae* y *Peltophorus polymitus*), aguacates (*Conotrachelus aguacatae, C. perseae, Macrococopturus aguacatae* y *M. constrictus*), alfalfa (*Maemactes pestis*), algodón (*Anthonomus grandis)*, arroz (*Lissorhoptrus oryzophilus, L. erratilis, L. mexicanus* y *Sphenophorus corona*), cactos (*Cactophagus spinolae* y *Scyphophorus acupunctatus*), caña de azúcar (*Metamasius hemipterus*), chiles (*Anthonomus eugenii*), crucíferas (*Ceutorhynchus assimilis* y *C. rapae*), frijoles (*Apion* spp. y *Chalcodermus aeneus*), granos almacenados (*Sitophilus granarius, S. oryzae, S. zeamais* y *Caulophilus oryzae*), guayaba (*Conotrachelus dimidiatus*), maíz (*Sphenophorus callosus*), plátanos (*Cosmopolites sordidus*, *Metamasius hemipterus* y *Polytus mellerborgii*), tamarindo (*Sitophilus linearis*), tomate y berenjena (*Phyrdenus muriceus* y *Trichobaris trinotata*) y zanahorias (*Listronotus oregonensis*).

Varias especies son beneficiosas porque atacan malezas y pueden utilizarse como control biológico (Morrone, 2004). Con ese fin, en Guadalajara fue introducida *Neochetina eichhorniae* que se desarrolla sobre jacintos de agua (*Eichhornia crassipes*); también *Microlarinus lareynii* y *M. lypriformis* se introdujeron en el sudoeste de los Estados Unidos de América (EUA) para controlar abrojos (*Tribulus terrestris*) y desde allá han extendido su distribución a México (Anderson y O'Brien, 1996).

Diversidad

Número de especies en México. Anderson y O'Brien (1996) estimaron la existencia de 449 géneros y 2 344 especies de Curculionidae *sensu lato* para México. Ordóñez-Reséndiz et al. (2008) listaron 603 géneros y 3 511 especies de Curculionoidea. Luego de agregar algunas especies descritas en los últimos 4 años, el número actual se eleva a 3 594.

Distribución en México. Las especies endémicas de Curculionoidea representan el 40% del total de especies de México; otro 40% se comparte con EUA y Canadá, y 20% se comparte con América Central y del Sur (Anderson y O'Brien, 1996). Para la biota mexicana se han reconocido al menos 4 cenocrones (Halffter, 1987; Anderson y O'Brien, 1996; Morrone, 2005, 2010) a los que es posible asignar algunos géneros de Curculionoidea: paleoamericano (*Curculio, Epicaerus, Eugnamptus, Myrmex, Pandeleteius* y *Sibinia),* Neártico (*Amphidees, Dendroctonus* y *Pissodes),* mesoamericano de montaña (*Anchonus, Eurhoptus, Pantomorus* y *Theognete)* y mesoamericano tropical (*Cydianerus y Naupactus*).

Nivel de endemismo. De acuerdo con Anderson y O'Brien (1996), el endemismo es moderado, con un 40% de las especies y un 6% de los géneros restringidos al país. Algunos de los géneros que poseen más del 50% de especies endémicas para el país son *Acalles, Anchonus, Baris, Curculio, Dioptrophorus, Eugnamptus, Epicareus, Eurhoptus, Geraeus, Gerstaeckeria, Myrmex, Pandeleteius* y *Pseudobaris* (Anderson y O'Brien, 1996). El endemismo se concentra de manera particular en las áreas montañosas de la Zona de Transición Mexicana, especialmente en bosques secos, húmedos y de encinos.

Porcentaje del total mundial en México. Oberprieler et al. (2007) estimaron el número de especies de Curculionoidea conocidas en 62 000. Las 3 594 especies aquí registradas para México constituyen entonces el 5.8% del total mundial. En cuanto a los géneros, para un total mundial de 5 604, los 603 géneros mexicanos representan el 1.7%.

Principales taxones del grupo y estimaciones de su riqueza. De acuerdo con Oberprieler et al. (2007), la superfamilia Curculionoidea comprende 7 familias: Nemonychidae, Anthribidae, Belidae, Attelabidae, Caridae, Brentidae y Curculionidae. En México sólo está ausente Caridae (Apéndice).

Por su distribución restringida y la dificultad para recolectar especímenes, la familia Nemonychidae es una de las menos conocidas (Morrone, 2002). De acuerdo con Kuschel (1995), representaría el grupo hermano de las restantes familias. Marvaldi y Morrone (2000) las consideran el grupo hermano de las Anthribidae y ambas son el grupo hermano de las restantes familias de Curculionoidea. Las Nemonychidae comprenden 3 subfamilias (Kuschel, 1989; Alonso-Zarazaga y Lyal, 1999; Bouchard et al., 2011): Nemonychinae (paleártica), Cimberidinae (holártica) y Rhinorhynchinae (básicamente austral, con un género neártico). En México hay 4 especies de Rhynorhynchinae (Kuschel, 1989; Kuschel y Leschen, 2010).

La familia Anthribidae se distribuye principalmente en áreas tropicales y subtropicales del planeta (Holloway, 1982). La mayoría de sus especies son micetófagas y los adultos y larvas se desarrollan preferentemente en hongos ascomicetos que crecen en madera muerta. Algunas especies comen semillas, como el grano de café. En general son crípticas, tanto en su aspecto como en su coloración y muchas en su estado adulto son miméticas respecto al sustrato sobre el que viven (Zimmerman, 1994a). Se clasifican en 3 subfamilias (Kuschel, 1995; Bouchard et al., 2011): Anthribinae, Choraginae y Urodontinae. En México hay 58 especies de Anthribinae (tribus Anthribini, Corrhecerini, Cratoparini, Discotenini, Gymnognathini, Piesocorynini, Platyrhinini, Platystominae, Ptychoderini, Stenocerini y Zygaenodini) y Choraginae (tribu Araecerini). Existen 2 contribuciones recientes sobre esta familia (Rheinheimer, 2004; Mermudes y Napp, 2006).

Las Belidae son una familia relictual, distribuida mayoritariamente en el hemisferio austral (Morrone, 1996). Posee 2 subfamilias (Marvaldi, 2005; Marvaldi et al., 2006; Bouchard et al., 2011): Belinae y Oxycoryninae. En México se encuentran 2 especies de Oxycoryninae (Oxycorynini) que polinizan *Zamia furfuracea* (Vovides, 1991; Schneider et al., 2002). Existen 2 contribuciones filogenéticas recientes acerca de esta subfamilia (Marvaldi, 2005; Marvaldi et al., 2006).

Attelabidae es una familia cosmopolita, cuyas especies se asocian mayoritariamente con angiospermas dicotiledóneas; sus larvas se desarrollan en tejidos vegetales decadentes, a menudo infectados por hongos. Posee 2 subfamilias (Kuschel, 1995; Marvaldi y Morrone, 2000): Attelabinae y Rhynchitinae. En México se encuentran 125 especies de Attelabinae (tribus Attelabini y Pilolabini) y Rhynchitinae (tribus Deporaini, Pterocolini y Rhynchitini). Existen algunas contribuciones recientes (Legalov, 2004, 2005; Hamilton, 2005).

Las Brentidae, el grupo hermano de Curculionidae, se asocian con dicotiledóneas; unas cuantas especies se alimentan sobre coníferas. A lo largo de las últimas décadas, diversos taxones antes considerados con estatus de familia han sido incluidos dentro de Brentidae (Morimoto, 1962; Kuschel, 1995; Morrone, 1998; Oberprieler, 2000; Sforzi y Bartolozzi, 2004). Las Brentinae viven sobre madera semidescompuesta, sus larvas en general son micetófagas, se alimentan de los hongos que crecen en las galerías excavadas en los troncos (Costa-Lima, 1956). Usualmente perforan la madera de los árboles que se están secando o ya están muertos, antes de

que ésta empiece a descomponerse. Algunas son mirmecófilas, viven como huéspedes de las hormigas; otras utilizan las galerías construidas por Scolytinae y Platypodinae (May, 1993). Las larvas de Apioninae se crían en semillas de Fabaceae, Euphorbiaceae y otras dicotiledóneas (Costa-Lima, 1956; Muñiz, 1968). Comprende 6 subfamilias (Oberprieler et al., 2007; Bouchard et al., 2011): Nanophyinae, Eurhynchinae, Microcerinae, Ithycerinae, Brentinae y Apioninae. En México se encuentran 176 especies de Brentinae (tribus Arrhenodini, Brentini, Cyladini, Cyphagogini, Taphroderini, Trachelizini y Ulocerini) y Apioninae (tribus Aplemonini, Aspidapiini, Ixapiini, Oxystomatini y Piexotrachelini). Existe 1 contribución reciente sobre las Apioninae de nuestro país (Alonso-Zarazaga, 2004).

Las Curculionidae constituyen la familia mayor de Curculionoidea, con unas 51 000 especies conocidas (Oberprieler et al., 2007), número que sólo es superado en el reino animal por la familia Staphylinidae con 55 440 (Grebennikov y Newton, 2009). Se encuentran en todo el planeta, asociadas principalmente con angiospermas, pero también hay especies que se alimentan sobre líquenes, briofitas, pteridofitas y gimnospermas. Se ha sugerido que su gran diversidad se debe a la radiación adaptativa promovida por la diversificación de las angiospermas (Farrell, 1998; Marvaldi et al., 2002). La clasificación de las Curculionidae en subfamilias y tribus ha motivado amplios debates (Thompson, 1992; Kuschel, 1995; Morrone, 1998). De acuerdo con la clasificación más reciente (Oberprieler et al., 2007), constan de 10 subfamilias, todas representadas en México.

La subfamilia Baridinae (en el sentido de Zherikhin y Gratshev [1995]) incluye varios taxones previamente tratados como subfamilias independientes. La mayor parte se alimenta de monocotiledóneas (Poaceae, Cyperaceae y Cannaceae), aunque también es posible hallarlos en dicotiledóneas como Piperaceae, Vitaceae, Annonaceae, Fabaceae y Malpighiaceae (Costa-Lima, 1956). En México se encuentran 585 especies de Ambatini, Anopsilini, Baridini, Conoderini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]), Madarini, Madopterini, Nertinini, Optatini, Pantotelini, Peridinetini y Ceutorhynchini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]). En 2 contribuciones recientes se incluyen especies mexicanas (Prena, 2001, 2008).

Tradicionalmente, la subfamilia Brachycerinae era más restringida. Kuschel (1995) la amplió para incluir todos los gorgojos de rostro corto, pero Marvaldi (1997), Morrone (1998) y Marvaldi y Morrone (2000) hallaron que era polifilética. Oberprieler et al. (2007) incluyeron recientemente dentro de Brachycerinae a Erirhinini, Ocladiini, Cryptolaryngini y Raymondionymini. En México se encuentran 21 especies de Erirhinini y Raymondionymini. Existen 2 contribuciones recientes (Morrone et al., 2001; Morrone, 2004).

Hay especies de la subfamilia Cossoninae que viven debajo de cortezas o desarrollan túneles y galerías perforando madera en estado de descomposición. Generalmente se alimentan de madera muerta (Costa-Lima, 1956). En México se encuentran 86 especies de Acamptini, Cossonini, Dryotribini, Onycholipini, Pentarthrini y Rhyncolini.

La subfamilia Curculioninae, cuyas especies se conocen como gorgojos de las flores, se desarrollan preferentemente en órganos reproductivos de dicotiledóneas (flores, frutos y semillas). Varios autores (Kuschel, 1995; Zimmermann, 1994a; Bouchard et al., 2011) expandieron el concepto de Curculioninae, al tratar a varias subfamilias como tribus de ésta. En México se encuentran 399 especies de Anthonomini, Camarotini, Ceratopodini, Curculionini, Derelomini, Ellescini, Erodiscini, Eugnomini, Hyperini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]), Mecinini, Otidocephalini, Piazorhinini, Prionobrachiini, Rhamphini, Smicronychini y Tychiini. En 2 contribuciones recientes se hace referencia de las tribus Curculionini (Pelsue y O'Brien, 2011) y Derelomini (Franz, 2006).

La subfamilia Cyclominae comprende varios taxones que se distribuyen de manera predominante en el hemisferio austral (Morrone, 1997; Oberprieler, 2010). En México se encuentran 24 especies de Listroderini (Morrone, 2011).

La subfamilia Dryophthorinae posee los gorgojos de mayor tamaño y muchas de sus especies se asocian con monocotiledóneas leñosas, en especial palmas. Posee 5 tribus: Dryophthorinini, Stromboscerini, Cryptodermatini, Orthognathini y Rhynchophorini (Morrone y Cuevas, 2009). En México se encuentran 129 especies de Dryophthorini, Orthognathini y Rhynchophorini. Existen varias contribuciones recientes (Morrone y Cuevas, 2002, 2004, 2009; Anderson, 2002, 2008).

La subfamilia Entiminae, cuyas especies son conocidas como gorgojos de rostro corto, es uno de los grupos más diversos de Curculionoidea, con más de 12 000 especies descritas (Oberprieler et al., 2007). En México se encuentran 373 especies de Anypotactini, Cneorhinini, Embrithini, Entimini, Eudiagogini, Eustylini, Geonemini, Lordopini, Naupactini, Ophryastini, Otiorhynchini, Peritelini, Phyllobiini, Polydrusini, Sciaphilini, Sitonini, Tanymecini, Thecesternini, Trachyphloeini y Tropiphorini. Contribuciones recientes se refieren a Entimini (Vanin y Gaiger, 2005; Romo y Morrone, 2011), Eustylini (Franz, 2010), Naupactini (Rosas et al., 2011a, b), Sitonini (De Castro et al., 2007) y Tropiphorini (Muñiz, 2008).

La subfamilia Molytinae, en su sentido moderno, resulta de la combinación de varias subfamilias tradicionales (Kuschel, 1987; Thompson, 1992; Morrone, 1998; Oberprieler et al., 2007). En México se encuentran 623 especies de Amalactini, Anchonini, Bagoini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]), Cholini, Cleogo-

nini, Conotrachelini, Cryptorhynchini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]), Cycloterini, Guioperini, Lithinini, Lixini (consideradas como una subfamilia por Bouchard et al. [2011]), Lymantini, Mesoptiliini, Molytini, Pissodini, Sternechini y Trypetidini. Una contribución reciente se refiere a la tribu Lymantini (Anderson, 2010).

La subfamilia Platypodinae (escarabajos ambrosiales) está considerada tradicionalmente como familia (Wood, 1993; Equihua y Atkinson, 1987; Thompson, 1992; Zimmerman, 1993, 1994a). Kuschel (1995) la trató como subfamilia de Curculionidae y Kuschel et al. (2000), como una tribu de Scolytinae. En fechas más recientes, hay autores que la consideran una subfamilia independiente (Oberprieler et al., 2007; Bouchard et al., 2011; Jordal et al., 2011). Sus especies son xilomicetófagas, se alimentan de los hongos que cultivan en las galerías que excavan en la madera (May, 1993). En México se encuentran 40 especies de Platypodini y Tesserocerini.

Tradicionalmente, la subfamilia Scolytinae (escarabajos descortezadores) se ha considerado como familia (Blackwelder, 1947; Wood, 1986; Wood y Bright, 1992; Bright y Skidmore, 1997, 2002), pero en el consenso de numerosos autores es una subfamilia de Curculionidae (Crowson, 1955; Thompson, 1992; Kuschel, 1995; Marvaldi, 1997; Morrone, 1998; Oberprieler et al., 2007; Bouchard et al., 2011). En México se encuentran 754 especies de Hylesinini y Scolytini. Hay varias contribuciones recientes (Equihua y Burgos, 2002; Anducho-Reyes et al., 2008; Ruiz et al., 2009; Salinas-Moreno et al., 2010; Mendoza et al., 2011).

A partir de la lista de Ordóñez-Reséndiz et al. (2008), se elaboró una curva de acumulación de especies por intervalos de 5 años. Esta curva (Fig. 2) indica que aún no se ha llegado a la asíntota, por lo que el número de especies por describir aún es muy grande. Extrapolando a partir de la estimación de 220 000 especies mundiales, según Oberprieler et al. (2007), el cálculo de especies mexicanas indicaría la existencia de unas 12 400 especies, es decir, por cada especie conocida en nuestro país, faltarían por describir entre 3 y 4 especies.

Los estudios taxonómicos sobre Curculionoidea de México son relativamente escasos, no existen revisiones modernos o análisis filogenéticos para la mayoría de los géneros. Pese a tener más de un siglo de publicada, la *Biologia Centrali-Americana* sigue siendo aún la obra que se emplea para la identificación taxonómica y como fuente de referencia básica. A pesar de que muchos taxones son componentes importantes de todos los ecosistemas naturales terrestres y dulceacuícolas, para muchas especies no se cuenta con información sobre su ecología, historia natural y estadios inmaduros. Aún es mucho el trabajo por realizar y se requeriría de varios taxónomos para estudiar los Curculionoidea de nuestro país de manera adecuada. Por otra parte, resulta alarmante la velocidad en que están fragmentándose los hábitats mexicanos, especialmente los bosques montanos, que seguramente albergan un número indeterminado de nuevas especies.

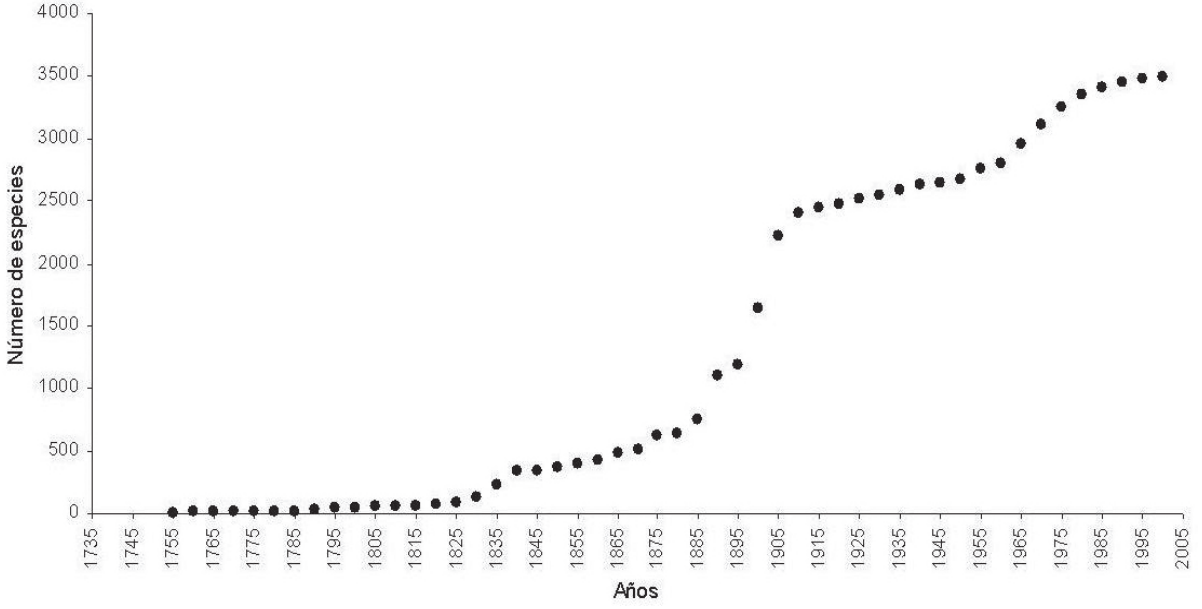


Figura 2. Curva de acumulación de especies descritas por intervalos de 5 años a partir de la lista de Ordóñez-Reséndiz et al. (2008).

Agradecimientos

A Pablo Gesundheit por la elaboración de la figura de *Heilipus albopictus*. A Analía Lanteri y Adriana Marvaldi por las sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

Alonso-Zarazaga, M. A. 2004. Apionidae (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, volumen IV, J. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 691-699.

Alonso-Zarazaga, M. A. y C. H. C. Lyal. 1999. A world catalogue of families and genera of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera) (excluding Scolytidae and Platypodidae). Entomopraxis, Barcelona. 315 p.

Anderson, R. S. 1993. Weevils and plants: Phylogenetic versus ecological mediation of evolution of host plant association in Curculioninae (Coleoptera: Curculionidae). Memoirs of the Entomological Society of Canada 165:197-232.

Anderson, R. S. 1995. An evolutionary perspective of diversity in Curculionoidea. Memoirs of the Entomological Society of Washington 14:103-114.

Anderson, R. S. 1998. Nomenclatural changes in New World Curculionidae (Curculioninae [Cryptorhynchini, Molytini], Cossoninae). Coleopterists Bulletin 52:285-290.

Anderson, R. 2002. The Dryophthoridae of Costa Rica and Panama: Checklist with keys, new synonymy and descriptions of new species of *Cactophagus, Mesocordylus*, *Metamasius*, and *Rhodobaenus* (Coleoptera: Curculionoidea). Zootaxa 80:1-94.

Anderson, R. S. 2008. A review of the Neotropical genus *Eucalandra* Faust, 1899 (Coleoptera; Curculionidae: Dryophthorinae). Zootaxa 1791:57-67.

Anderson, R. S. 2010. A taxonomic monograph of the Middle American leaf-litter inhabiting weevil genus *Theognete* Champion (Coleoptera: Curculionidae; Molytinae; Lymantini). Zootaxa 2458:1-127.

Anderson, R. S. y C. W. O'Brien. 1996. Curculionidae (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. N. García y E. González (eds.). CONABIO, México, D. F. p. 329-351.

Anducho-Reyes, M. A., A. I. Cognato, J. L. Hayes y G. Zúñiga. 2008. Phylogeography of the bark beetle *Dendroctonus mexicanus* Hopkins (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Molecular Phylogenetics and Evolution 49:930-940.

Blandford, W. H. 1895-1905. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Scolytidae. *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Porter, London. p. 1-396.

Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys 88:1-972.

Bright, D. E. y R. E. Skidmore. 1997. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera), Supplement 1 (1990-1994). NRC Research, Ottawa. 368 p.

Bright, D. E. y R. E. Skidmore. 2002. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Supplement 2 (1995-1999). NRC Research, Ottawa. 523 p.

Burke, H. R. y R. W. Woodruff. 1980. The pepper weevil (*Anthonomus eugenii* Cano) in Florida. Florida Department of Agriculture and Consumer Services, Entomology Circular 219:1-4.

Champion, G. C. 1902-1909. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Curculionidae. Curculioninae (part). *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 4, pt. 4 y 5, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Porter. Londres. p. 1-144 (1902); 145-312 (1903); 313-440 (1904); 441-600 (1905); 601-750 (1906); 1-136 (1906); 137-240 (1907); 241-400 (1908); 401-513 (1909).

Costa-Lima, A. da. 1956.Coleópteros. Insetos do Brasil. t.10, cap.29, pt. 4. Série didática 12. Escola Nacional de Agronomia, Universidade Federal Rural, Rio de Janeiro. 373 p.

De Castro, A. J. V., M. A. Alonso-Zarazaga y R. Outerelo. 2007. Systematics of Sitonini (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae), with a hypothesis on the evolution of feeding habits. Systematic Entomology 32:312-331.

Equihua, M. A. y T. H. Atkinson. 1987. Catálogo de Platypodidae (Coleoptera) de Norte y Centroamérica. Folia Entomológica Mexicana 72:5-31.

Equihua, M. A. y S. A. Burgos. 2002. Scolytidae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. III, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 539-557.

Farrell, B. D. 1998. "Inordinate fondness" explained: Why are there so many beetles? Science 281:555-559.

Franz, N. 2006. Towards a phylogenetic system of the derelomine flower weevils (Coleoptera: Curculionidae). Systematic Entomology 31:220-287.

Franz, N. 2010. Redescriptions of critical type species in the Eustylini Lacordaire (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). Journal of Natural History 44:41-80.

Garza-García, R. y J. S. Muruaga-Martínez. 1993. Resistencia al ataque del picudo del ejote *Apion* spp. en frijol *Phaseolus* spp. Agronomía Mesoamericana 4:77-80.

Grebennikov, V. V. y A. F. Newton. 2009. Good-bye Scydmaenidae, or why the ant-like stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). European Journal of Entomology 106:275-301.

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of

Mexico and Central America. Annual Review of Entomology 32:95-114.

Hamilton, R. W. 2005. *Omolabus* Jekel in North and Central America (Coleoptera: Attelabidae). Zootaxa 986:1-60.

Holloway, B. A. 1982. Anthribidae (Insecta: Coleoptera). Fauna of New Zealand 3:1-264.

Jordal, B. H., A. S. Sequeira y A. I. Cognato. 2011. The age and phylogeny of wood boring weevils and the origin of subsociality. Molecular Phylogenetics and Evolution 59:708-724.

Jordan, K. 1906-1907. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Anthribidae. *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 4, pt. 6, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Porter. Londres. p. 299-383.

Kuschel, G. 1987. The subfamily Molytinae (Coleoptera: Curculionidae): General notes and descriptions of new taxa from New Zealand and Chile. New Zealand Entomologist 9:11-29.

Kuschel, G. 1989. The Nearctic Nemonychidae (Coleoptera: Curculionoidea). Entomologica Scandinavica 20:121-171.

Kuschel, G. 1995. A phylogenetic classification of Curculionoidea to families and subfamilies. Memoirs of the Entomological Society of Washington 14:5-33.

Kuschel, G. y S. L. Chown. 1995. Phylogeny and systematics of the *Ectemnorhinus*-group of genera (Insecta: Coleoptera). Invertebrate Taxonomy 9:841-863.

Kuschel, G. y R. A. B. Leschen. 2010. Phylogeny and taxonomy of the Rhinorhynchinae (Coleoptera: Nemonychidae). Invertebrate Systematics 24:573-615.

Kuschel, G., R. A. B. Leschen y E. C. Zimmerman. 2000. Platypodidae under scrutiny. Invertebrate Taxonomy 14:771-905.

Legalov, A. A. 2004. Reconstruction of the phylogeny of the Rhynchitids and leaf-rolling weevils (Coleoptera, Rhynchitidae, Attelabidae) using the Synap method: Communication 1. Entomological Review 84:764-770.

Legalov, A. A. 2005. Reconstruction of the phylogeny of the Rhynchitids and leaf-rolling weevils (Coleoptera, Rhynchitidae, Attelabidae) using the Synap method: Communication 2. Entomological Review 85:131-136.

Marvaldi, A. E. 1997. Higher level phylogeny of Curculionidae (Coleoptera: Curculionoidea) based mainly on larval characters, with special reference to broad-nosed weevils. Cladistics 13:285-312.

Marvaldi, A. E. 2005. Larval morphology and biology of oxycorynine weevils and the higher phylogeny of the Belidae (Coleoptera, Curculionoidea). Zoologica Scripta 34:37-48.

Marvaldi, A. E. y J. J. Morrone. 2000. Phylogenetic systematics of weevils (Coleoptera: Curculionoidea): a reappraisal based on larval and adult morphology. Insect Systematics and Evolution 31:43-58.

Marvaldi, A. E., R. G. Oberprieler, C. H. C. Lyal, T. Bradbury y R. S. Anderson. 2006. Phylogeny of the Oxycoryninae *s.l.* (Coleoptera Phytophaga) and evolution of plant-weevil interactions. Invertebrate Systematics 20:447-476.

Marvaldi, A. E., A. S. Sequeira, C. W. O'Brien y B. D. Farrell. 2002. Molecular and morphological phylogenetics of weevils (Coleoptera, Curculionoidea): Do niche shifts accompany diversification? Systematic Biology 51:761-785.

May, B. M. 1993. Larvae of Curculionoidea (Insecta: Coleoptera): a systematic overview. Fauna of New Zealand 28:1-221.

May, B. M. 1994. An introduction to the immature stages of Australian Curculionoidea. *In* Australian weevils, vol. II, Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae and a chapter on immature stages, Brenda May, E. C. Zimmerman (eds.). CSIRO. Melbourne. p. 365-728.

Maya, Y., C. Palacios-Cardiel y M. L. Jiménez. 2011. El cardón *Pachycereus pringlei*, nuevo hospedero para *Scyphophorus acupunctatus* (Coleoptera: Curculionidae) en Baja California Sur, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 82:1041-1045.

Mendoza, M. G., Y. Salinas-Moreno, A. Olivos-Martínez y G. Zúñiga. 2011. Factors influencing the geographical distribution of *Dendroctonus rhizophagus* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) in the Sierra Madre Occidental, Mexico. Environmental Entomology 40:549-559.

Mermudes, J. R. M. y S. S. Napp. 2006. Revision and cladistic analysis of the genus *Ptychoderes* Schoenherr, 1823 (Coleoptera, Anthribidae, Anthribinae, Ptychoderini). Zootaxa 1182:1-130.

Morimoto, K. 1962. Comparative morphology and phylogeny of the superfamily Curculionoidea of Japan. III. Key to families, subfamilies, tribes and genera of the superfamily Curculionoidea of Japan excluding Scolytidae, Platypodidae and Cossoninae. Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University 12:21-66.

Morrone, J. J. 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). Journal of Comparative Biology 1:123-127.

Morrone, J. J. 1997. Nomenclatural notes on the subfamily Cyclominae (Coleoptera: Curculionidae). Acta Entomológica Chilena 21:101-102.

Morrone, J. J. 1998. The impact of cladistics on weevil classification, with a new scheme of families and subfamilies (Coleoptera: Curculionoidea). Trends in Entomology 1:129-136.

Morrone, J. J. 1999. The species of Entiminae (Coleoptera: Curculionidae) ranged in America south of the United States. Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 70:99-168.

Morrone, J. J. 2000. Mexican weevils (Coleoptera: Curculionoidea): a preliminary key to families and subfamilies. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 80:131-141.

Morrone, J. J. 2002. Nemonychidae. *In* Biodiversidad, taxonomía

y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. III, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 535-538.

Morrone, J. J. 2004. Erirhinidae (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 701-704.

Morrone, J. J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 76:207-252.

Morrone, J. J. 2010. Fundamental biogeographic patterns across the Mexican transition zone: an evolutionary approach. Ecography 33:355-361.

Morrone, J. J. 2011. Annotated checklist of the tribe Listroderini (Coleoptera: Curculionidae: Cyclominae). Zootaxa 3119:1-68.

Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2002. Cladistics of the pantropical genus *Rhinostomus* (Coleoptera: Curculionoidea: Dryophthoridae), with nomenclatural notes. Journal of the New York Entomological Society 110:376-388.

Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2004. Dryophthoridae (Coleoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM/ CONABIO, México, D. F. p. 705-712.

Morrone, J. J. y P. Cuevas. 2009. On the status of the tribes Orthognathini and Rhinostomini (Coleoptera: Curculionidae: Dryophthorinae). Zootaxa 2216:57-63.

Morrone, J. J., G. Osella y A. M. Zuppa. 2001. Distributional patterns of the relictual subfamily Raymondionyminae (Coleoptera: Erirhinidae): A track analysis. Folia Entomológica Mexicana 40:381-388.

Morrone, J. J. y P. Posadas. 1998. Curculionoidea. *In* Biodiversidad de artrópodos argentinos: una perspectiva biotaxonómica, J. J. Morrone y S. Coscarón (eds.). Sur, La Plata. p. 258-278.

Muñiz, R. 1958. Clave para los barrenadores de las ramas del aguacatero (*Persea gratissima* Gaertn) en la América tropical y subtropical (Coleoptera: Curculionidae: Zygopinae). Acta Zoológica Mexicana 2:1-4.

Muñiz, R. 1968. Relación entre taxonomía y tipos de vida en Curculionidae. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México 17:169-187.

Muñiz, R. 1970. Estudio morfológico de dos especies de *Conotrachelus,* que son plagas del aguacate (*Persea gratissima* Graetn) en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 31:289-337.

Muñiz, R. 2008. Sinopsis de las especies mexicanas de *Amphidees* (Curculionidae: Entiminae: Tropiphorini). Dugesiana 15:117-122.

Muñiz, R. y E. González. 1982. *Conotrachelus dimidiatus* Champ., "el picudo de la guayaba" en Morelos, México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, México 26:9-35.

Oberprieler, R. G. 2000. The larvae of the weevil tribe Eurhynchini and the phylogeny of the Brentidae (Coleoptera: Curculionoidea). Invertebrate Taxonomy 14:755-770.

Oberprieler, R. G. 2010. A reclassification of the weevil subfamily Cyclominae (Coleoptera: Curculionidae). Zootaxa 2515:1-35.

Oberprieler, R. G., A. E. Marvaldi y R. S. Anderson. 2007. Weevils, weevils, weevils everywhere. Zootaxa 1668:491-520.

O'Brien, C. 1979. A new *Maemactes* attacking alfalfa in Mexico (Coleoptera: Curculionidae). Entomological News 90:37-40.

O'Brien, C. W. y G. J. Wibmer. 1982. Annotated checklist of the weevils (Curculionidae sensu lato) of North America, Central America, and the West Indies (Coleoptera: Curculionoidea). Memoirs of the American Entomological Institute 34:1-382.

Ordóñez-Reséndiz, M. M., R. Muñiz-Vélez y F. Gama-Rojas. 2008. Curculiónidos (Coleópteros). *In* Catálogo taxonómico de especies de México. Capital natural de México, vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad, S. Ocegueda y J. Llorente-Bousquets (coords.). CONABIO, México, D. F. CD1.

Pelsue, F. W. y C. W. O'Brien. 2011. A redefinition of the Curculionini of the World, with a key to subtribes and genera, and two new genera: *Pseudoculio* and *Megaoculis* (Coleoptera: Curculionidae: Curculioninae). Zootaxa 3102:27-49.

Prena, J. 2001. A revision of the Neotropical weevil genus *Pantoteles* Schönherr (Coleoptera, Curculionidae, Baridinae). Transactions of the American Entomological Society 127:308-338.

Prena, J. 2008. Review of *Odontocorynus* Schönherr (Coleoptera: Curculionidae: Baridinae) with descriptions of new species. Coleopterists Bulletin 62:243-277.

Ramírez-Choza, J. L. 1983. Max del henequén *Scyphophorus interstitialis* Gylh: Bioecología y control. Centro de Investigación Regional del Sureste, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias, Mocochá, Yucatán. 20 p.

Rheinheimer, J. 2004. Illustrater Katalog und Bibliographie der Anthribidae der Welt (Insecta: Coleoptera). Mittelungen de Entomologischen Vereins Stuttgart 39:3-242.

Romo, A. y J. J. Morrone. 2011. Track analysis of the Neotropical Entimini (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). Revista Brasileira de Entomologia 55:313-316.

Rosas, M. V., M. G. del Río, A. A. Lanteri y J. J. Morrone. 2011a. Track analysis of the North and Central American species of the *Pantomorus-Naupactus* complex (Coleoptera: Curculionidae). Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research 49:309-314.

Rosas, M. V., J. J. Morrone, M. G. del Río y A. A. Lanteri. 2011b. Phylogenetic analysis of the *Pantomorus-Naupactus* complex (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae) from North and Central America. Zootaxa 2780:1-19.

Ruiz, E. A., J. Víctor, J. L. Hayes y G. Zúñiga. 2009. Molecular and morphological analysis of *Dendroctonus pseudotsugae* (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): an assessment of the taxonomic status of subspecies. Annals of the Entomological Society of America 102:982-997.

Salinas-Moreno, Y., A. Ager y C. F. Vargas. 2010. Determining the vulnerability of Mexican pine forests to bark beetles of the genus *Dendroctonus* Erichson (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae). Forest Ecology and Management 260:52-61.

Schneider, D., M. Wink, F. Sporer y P. Lounibos. 2002. Cycads: Their evolution, toxins, herbivores and insect pollinators. Naturwissenschaften 89:281-294.

Selander, R. B. y P. Vaurie. 1962. A gazetteer to accompany the "Insecta" volumes of the "Biologia Centrali-Americana". American Museum Novitates 2099:1-70.

Sforzi, A. y L. Bartolozzi (eds.). 2004. Brentidae of the world (Coleoptera: Curculionoidea). Monographie 39, Museo Regionale di Science Naturali, Torino, Piamonte. 976 p.

Sharp, D. 1889-1911. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Curculionidae. Attelabinae, Pterocolinae, Allocoryninae, Apioninae, Thecesterninae, Otiorhynchinae (part "Apterae"). *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 4, pt. 3, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Porter. London. p. 1-on (1889), 41-80 (1890), 81-168 (1891), 169-178 (1911).

Sharp, D. 1895. Insecta. Coleoptera. Rhynchophora. Brenthidae. *In* Biologia Centrali-Americana, vol. 4 pt. 6, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Porter, London. p. 1-396.

Thompson, R. T. 1992. Observations on the morphology and classification of weevils (Coleoptera, Curculionoidea) with a key to major groups. Journal of Natural History 26:835-891.

Wood, S. L. y D. E. Bright. 1992. A catalog of Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). Part 2: Taxonomic index, vols. A and B. Great Basin Naturalist Memoir 13. 1553 p.

Vanin, S. A. 1986. Systematics, cladistic analysis, and geographical distribution of the tribe Erodiscini (Coleoptera, Curculionidae, Otidocephalinae). Revista Brasileira de Entomologia 30:427-670.

Vanin, S. A. y F. Gaiger. 2005. A cladistic analysis of the genera of the tribe Entimini (Coleoptera: Curculionidae), with description of a new genus from the Amazonian region. Zootaxa 1053:1-21.

Vaurie, P. 1970. Weevils of the tribe Sipalini (Coleoptera, Curculionidae, Rhynchophorinae) Part 1. The genera *Rhinostomus* and Yuccaborus. American Museum Novitates 2419:1-57.

Vaurie, P. 1971. Review of *Scyphophorus* (Curculionidae: Rhynchophorinae). Coleopterists Bulletin 25:1-8.

Vogt, G. B. 1992. Leaf-rolling weevils (Coleoptera: Attelabidae), their host plants, and associated Rhynchitid weevils in North America (Canada through the Republic of Panama): summary of a long-term field study. *In* Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies, D. Quintero y A. Aiello (eds.). Oxford University Press, New York. p. 392-420.

Vovides, A. P. 1991. Insect symbionts of some Mexican cycads in their natural habitat. Biotropica 23:102-104.

Wood, S. L. 1986. A reclassification of the genera of Scolytidae (Coleoptera). Great Basin Naturalist Memoirs 10:1-126.

Wood, S. L. 1993. Revision of the genera of Platypodidae (Coleoptera). Great Basin Naturalist 53:259-281.

Zherikhin, V. V. y V. G. Gratshev. 1995. A comparative study of the hind wing venation of the superfamily Curculionoidea, with phylogenetic implications. *In* Biology, phylogeny and classification of Coleoptera: papers celebrating the 80th birthday of Roy A. Crowson, J. Pakaluk y S. A. Ślipiński (eds.). Muzeum i Instytut Zoologii, Varsovia. p. 633-777.

Zimmerman, E. C. 1993. Australian weevils, vol. III. Nanophyidae, Rhynchophoridae, Erirhinidae, Curculionidae: Amycterinae, literature consulted. CSIRO, Melbourne.

Zimmerman, E. C. 1994a. Australian weevils, vol. I. Anthribidae to Attelabidae. CSIRO, Melbourne.

Zimmerman, E. C. 1994b. Australian weevils. Volume II. Brentidae, Eurhynchidae, Apionidae and a chapter on immature stages by Brenda May. CSIRO, Melbourne.

Zwölfer, H. y F. D. Bennett. 1969. *Ludovix fasciatus* Gyll. (Col., Curculionidae), an entomophagous weevil. Entomology Monthly Magazine 105:122-123.

Apéndice. Principales taxones de Curculionoidea mexicanos (según Oberprieler et al. [2007]) y número de géneros y especies (según Ordóñez-Reséndiz et al. [2008]; se agregaron algunas especies descritas en los últimos años y se excluyeron las especies *incertae sedis*).

Familias	*Subfamilias*	*Tribus*	*Núm. géneros*	*Núm. especies*
Nemonychidae	Rhinorhynchinae	Rhinorhyinchini	1	4
Anthribidae	Anthribinae	Anthribini	2	3
		Corrhecerini	3	11
		Cratoparini	1	6
		Discotenini	3	8
		Gymnognathini	1	2
		Piesocorynini	1	1
		Platyrhinini	4	14
		Platystomini	1	2
		Ptychoderini	1	3
		Stenocerini	1	2
		Zygaenodini	1	5
	Choraginae	Araecerini	1	1
Belidae	Oxycoryninae	Ocycorynini	2	2
Attelabidae	Attelabinae	Attelabini	6	34
		Pilolabini	1	15
	Rhynchitinae	Deporaini	9	48
		Pterocolini	2	18
		Rhynchitini	2	10
Brentidae	Apioninae	Aplemonini	2	2
		Aspidapiini	1	2
		Ixapiini	1	5
		Oxystomatini	5	90
		Piezotrachelini	2	6
	Brentinae	Arrhenodini	11	33
		Brentini	1	10
		Cyladini	1	1
		Cyphagogini	3	6
		Taphroderini	1	2
		Trachelizini	5	17
		Ulocerini	1	2
Curculionidae	Baridinae	Ambatini	1	11
		Anopsilini	1	1
		Baridini	27	132
		Ceutorhynchini	29	116
		Conoderini	15	56
		Madarini	15	43
		Madopterini	46	199
		Nertinini	2	2
		Optatini	3	4
		Pantotelini	2	17
		Peridinetini	1	4
	Brachycerinae	Erirhinini	12	20
		Raymondionymini	1	1

Apéndice. Continúa.

Familias	*Subfamilias*	*Tribus*	*Núm. géneros*	*Núm. especies*
Curculionidae	Cossoninae	Acamptini	1	2
		Cossonini	2	48
		Dryotribini	4	11
		Onycholipini	5	13
		Pentarthrini	2	2
		Rhyncholini	9	10
	Curculioninae	Anthonomini	17	142
		Camarotini	3	8
		Ceratopodini	1	3
		Curculionini	1	24
		Derelomini	4	9
		Ellescini	2	5
		Erodiscini	1	1
		Eugnomini	1	1
		Hyperini	4	9
		Mecinini	1	1
		Otidocephalini	3	72
		Piazorhinini	1	5
		Prionobrachiini	2	2
		Rhamphini	2	12
		Smicronychini	1	22
		Tychiini	4	83
	Cyclominae	Listroderini	2	24
	Dryophthorinae	Dryophthorini	1	1
		Orthognathini	3	8
		Rhynchophorini	9	120
	Entiminae	Anypotactini	3	4
		Cneorhinini	1	3
		Embrithini	1	1
		Entimini	1	1
		Eudiagogini	4	17
		Eustylini	5	24
		Geonemini	14	87
		Lordopini	4	6
		Naupactini	8	54
		Ophryastini	1	33
		Otiorhynchini	1	2
		Peritelini	6	9
		Phyllobiini	1	2
		Polydrusini	6	14
		Sciaphilini	4	10
		Sitonini	1	7
		Tanymecini	10	71
		Thecesternini	1	4
		Trachyphloeini	1	8

Apéndice. Continúa.

Familias	*Subfamilias*	*Tribus*	*Núm. géneros*	*Núm. especies*
	Entiminae	Tropiphorini	6	16
	Molytinae	Amalactini	1	1
		Anchonini	6	17
		Bagoini	1	2
		Cholini	4	13
		Cleogonini	2	31
		Conotrachelini	8	109
		Cryptorhynchini	64	238
		Cycloterini	1	1
		Guioperini	1	2
		Lithinini	1	1
		Lixini	5	42
		Lymantini	4	88
		Mesoptiliini	1	11
		Molytini	8	44
		Pissodini	2	6
		Sternechini	3	16
		Trypetidini	1	1
	Platypodinae	Platypodini	4	36
		Tesserocerini	1	4
	Scolytinae	Hylesinini	25	164
		Scolytini	63	690

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S325-S331, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31690

Biodiversidad de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en México

Biodiversity of Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) in Mexico

Paulina Cifuentes-Ruiz✉ y Santiago Zaragoza-Caballero

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *paulina.cifuentes@ibunam2.ibiologia.unam.mx*

Resumen. A partir de la consulta de la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM, de bases de datos y bibliografía, se actualiza la información sobre la diversidad de Tenebrionidae en México y su estudio. Asimismo, se aporta información sobre la distribución estatal de las especies. Con base en estos datos, se detecta que el trabajo taxonómico y el trabajo de campo son aún insuficientes y se ubican los estados que deberían muestrearse en un futuro, así como algunos taxones que deberían revisarse.

Palabras clave: escarabajos, riqueza, endemismo, distribución estatal.

Abstract. After consulting the National Insect Collection holdings of the Instituto de Biología, UNAM, databases and literature, information about Mexican Tenebrionidae diversity and its study in Mexico is updated. Information about the species state distribution is presented as well. Based on these data, we detected that taxonomic and exploratory field work is still insufficient, so states where future sampling should be done are proposed as well as several taxa that should be revised.

Key words: beetles, richness, endemism, state distribution.

Introducción

Tenebrionidae Latreille, 1802 es la sexta familia más grande de Coleoptera y la más diversa de Tenebrionoidea, con cerca de 20 000 especies descritas, distribuidas en zonas tropicales y subtropicales del planeta (Matthews et al., 2010). La clasificación más reciente los divide en 10 subfamilias, 96 tribus y 61 subtribus (Bouchard et al., 2005). A pesar de la heterogeneidad en formas y tamaños (Figs. 1-4), se reconocen las siguientes características morfológicas en el grupo (Aalbu et al., 2002b): talla desde poco más de 1 mm hasta 80 mm, alados o ápteros, ojos frecuentemente separados en 2 porciones por un canto epistomal. Antenas insertadas bajo expansiones laterales de la frente, generalmente con 11 segmentos, rara vez 10 ó 9 antenómeros. Antenómeros apicales frecuentemente con sensilas compuestas o algunas veces placoides. Epistoma con membrana clipeolabral expuesta o no. Labro subcuadrado, algunas veces elongado o transverso. Pronoto típicamente carenado o explanado lateralmente. Cavidades procoxales cerradas detrás externamente, con raras excepciones; en Pimeliinae abiertas o cerradas internamente. Cavidades mesocoxales con o sin trocantín expuesto; cerradas lateralmente por el meso y metasternito o por el mesepimeron o rara vez por el trocantín (Phrenapatinae). Patas con el penúltimo tarsómero algunas veces lobulado (algunos Alleculinae y Lagriinae); trocánteres anteriores sobrelapados lateralmente por los fémures, con excepción de Scaphidemini; uñas tarsales a veces pectinadas (Alleculinae). Fórmula tarsal 5-5-4, rara vez 4-4-4 o 3-3-3. Élitros, si están estriados, con estriola escutelar; típicamente con 9 estrías. Abdomen con membrana interesternal expuesta, excepto en la mayoría de Pimeliinae y algunos Lagriinae y Bolitophagini. Glándulas defensivas abdominales presentes o ausentes en Zolodinae, Pimeliinae y algunos Lagriinae. Edéago típicamente no invertido, con tegmen dorsal, excepto en Zolodinae y Pimeliinae y algunos otros géneros.

Las larvas y los adultos de Tenebrionidae se asocian principalmente a 2 tipos de hábitat: el suelo y los árboles (Allsopp, 1980; Aalbu et al., 2002b). Los tenebriónidos asociados al suelo o geófilos han podido colonizar diversos ambientes, algunos de ellos muy particulares, tales como: nidos de hormigas, termitas y dunas (Chatzimanolis et al., 2010; Matthews et al., 2010; Lamb y Bond, en prensa). En las zonas áridas desempeñan un papel ecológico importante como detritívoros y como fuente de alimento para diversos vertebrados (Crawford, 1981; Parmenter y MacMahon, 1988; Pizarro-Araya y Flores, 2004). La sobrevivencia en

Recibido: 30 abril 2012; aceptado: 20 marzo 2013

Figura 1. *Edrotes ventricosus* LeConte (subfamila Pimeliinae).

Figura 2. *Adelina bifurcata* Champion (subfamilia Diaperinae).

Figura 3. *Eleodes curvidens* Triplehorn y Cifuentes-Ruiz (subfamilia Tenebrioninae).

Figura 4. *Strongylium cribripes* Mäklin (subfamilia Stenochiinae).

estos ambientes es posible debido a ciertas características morfológicas, fisiológicas y conductuales que les permiten reducir la pérdida de agua y evitar las temperaturas letales. Algunas de las adaptaciones más notables en este sentido son: la omnivoría, los hábitos fosoriales, los patrones de actividad en las horas de menor radiación solar y la cavidad subelitral (Cloudsley-Thompson, 2001). Las funciones que se le han adjudicado a la estructura mencionada son, por un lado, cubrir los espiráculos y minimizar la pérdida de agua durante la respiración (Cloudsley-Thompson, 2001) y por otro, permitir la expansión del abdomen por el almacenamiento de agua, alimento y huevos (Fiori, 1977).

En lo que respecta a los tenebriónidos asociados a los árboles o xilófilos, la fase larval de muchos grupos es xilomicetófaga, es decir, aprovechan la madera en descomposición y las hifas mezcladas en ella (Watt, 1974; Mathews et al., 2010). De hecho, 4 linajes de la familia son exclusivamente micófagos: los Diaperini, Bolitophagini, Toxicini y Rhipidandrini (Leschen, 1990). Otras especies pacen sobre la superficie de las rocas y las cortezas, raspando líquenes, musgos y algas (Lawrence y Spilman, 1991) y algunas más, aprovechan el *cambium* en la zona subcortical (Allsopp, 1980).

El conocimiento de la tenebriofauna mexicana ha sido fruto del trabajo de autores extranjeros casi en su totalidad. Las expediciones norteamericanas de finales del siglo XIX y de la primera mitad del siglo XX documentaron la riqueza del norte del país, particularmente de Baja California y las islas del Golfo de California. Horn (1884) describió especies de casi todas las subfamilias en su obra "The Coleoptera of Baja California" (Aalbu et al., 2002a). Blaisdell (1923) enlistó 230 especies y por lo menos 22 endémicas en la península y las islas mencionadas. En 1947, la expedición David Rockefeller al norte de México comprendió 4 estados: Chihuahua, Durango, Zacatecas y Coahuila. Pallister (1954) incluyó 75 especies, 41 registradas sólo para México y considerando el componente norteamericano de especies de Tenebrionidae y las que podrían ser endémicas, el autor estimó 400 especies para el altiplano norte del país. Sin embargo, como en muchos otros grupos de artrópodos en México y Centroamérica, la fuente de información más importante sigue siendo Biologia Centrali-Americana (Llorente et al., 1996). Para México y los países de Centroamérica, Champion (1884-1893), listó 870 especies pertenecientes a 145 géneros, de éstos, 594 especies y 49 géneros se describieron como nuevos.

Una aproximación más reciente a la diversidad de Tenebrionidae de México que integra y desarrolla aspectos como la historia de su conocimiento, diversidad, endemismo, biogeografía y ecología es el trabajo de Aalbu et al. (2002a). El registro cronológico de los estudios sistemáticos de la familia que ahí se documenta, más 2 registros recientes, indican que durante los últimos 60 años, 62 de 237 géneros han recibido algún tratamiento de esta índole. Para la subfamilia Phrenapatinae, por ejemplo, ningún taxón se ha revisado recientemente. Asimismo hay géneros con numerosas especies que tendrían que abordarse en este sentido: *Allecula*, *Phedius*, *Pseudocistela* (subfamilia Alleculinae), *Phayllus*, *Platydema* (subfamilia Diaperinae), *Colparthrum*, *Anaedus*, *Paratenetus* (subfamilia Lagriinae), *Hylocrinus*, *Steriphanus*, *Melanastus*, *Telabis* (subfamilia Pimeliinae), *Strongylium* (subfamilia Stenochiinae) y *Blapstinus*, *Eleodes*, *Tarpela*, *Zophobas*, *Uloma* y *Acropteron* (subfamilia Tenebrioninae).

Los estudios ecológicos del grupo en el país son pocos. Existe un trabajo sobre fases de microsucesión en troncos con especies xilófagas de Tenebrionidae y Zopheridae en un bosque mesófilo de montaña (Cervantes, 1984). En otro trabajo biogeográfico-ecológico se aborda la familia en las islas del golfo de California (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002) y en otro más, la fenología en una localidad de bosque tropical caducifolio (Cifuentes-Ruiz, 2009). Finalmente, varios estudios se han enfocado en el ciclo de vida y en ciertos aspectos ecofisiológicos de especies o géneros introducidos (*Alphitobius*, *Tenebrio*, *Tribolium*, *Zophobas*) que tienen importancia económica como plagas secundarias o como alimento potencial para animales (i.e. aves de corral y reptiles de criadero) o como vectores de enfermedades de animales de cría (Zendejas, 1983; Gamboa, 1997).

Diversidad

Aalbu et al. (2002a) documentaron para México 11 subfamilias, 43 tribus, 237 géneros y 1 227 especies. En el presente trabajo se actualiza la lista mencionada y, siguiendo la clasificación de Bouchard et al. (2005), se registran 8 subfamilias, 44 tribus, 236 géneros y 1 248 especies descritas. México alberga, por lo tanto, el 6.24% de la riqueza mundial conocida de Tenebrionidae. Las subfamilias con mayor riqueza son Pimeliinae (412 especies) y Tenebrioninae (349 especies) (Cuadro 1).

Endemismo. Debido al muestreo diferencial, la riqueza y el endemismo en México están mejor documentados en el norte del país, particularmente en la península de Baja California. Sánchez-Piñero y Aalbu (2002) registraron una riqueza alta en esta región con respecto a países con mayor área: 45% de las 382 especies que contabilizaron resultaron endémicas. Asimismo, registraron 103 especies en las islas del mar de Cortés, con un endemismo del 23%.

Para todo el país y a partir de la lista de Aalbu et al. (2002) actualizada, 706 especies de 1 248 serían endémicas, es decir, el 56.6% (Cuadro 1). El 3.53% de la tenebriofauna

Cuadro 1. Riqueza conocida para cada subfamilia de Tenebrionidae en México basada en la lista actualizada de Aalbu et al. (2002a)

Subfamilia	*Tribus*	*Géneros*	*Especies*	*Especies endémicas*
Alleculinae	1	22	140	94
Diaperinae	5	24	123	49
Lagriinae	3	14	102	45
Nilioninae	1	1	1	0
Phrenapatinae	3	5	5	3
Pimeliinae	11	92	412	275
Stenochiinae	3	28	116	52
Tenebrioninae	17	50	349	188
Total	44	236	1 248	706

mundial es endémica de México. La subfamilia Pimeliinae exhibe, comparativamente, el mayor endemismo (Cuadro 1).

Distribución en México. A partir de los registros de la Colección Nacional de Insectos (CNIN) del Instituto de Biología, UNAM, de la base de datos de la colección entomológica de la Academia de Ciencias de California, de la base de datos en línea TenebrioniDBase (Smith, 2012) y de la bibliografía disponible (Champion, 1884-1893; Freude 1967, 1968; Doyen, 1984; Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002; entre otros) se recabaron 2 026 registros de 974 especies. Los estados con menos registros son Campeche (2) y Tlaxcala (2) (Cuadro 2). Los estados con más de 100 registros son: Veracruz (283), Baja California Sur (180), Baja California (170), Oaxaca (116), Sonora (115), Durango (110), Jalisco (106) y Puebla (102) (Cuadro 2).

Perspectivas. Son notables las diferencias en el esfuerzo de recolecta en el territorio del país. Los estados con mayor número de registros son los que históricamente han sido visitados en expediciones importantes. Las expediciones norteamericanas en el norte del país explicarían por qué estados como Baja California, Baja California Sur, Sonora y Durango tienen una riqueza alta. En el mismo tenor, el gran número de registros en Biologia Centrali-Americana, explicaría por qué Veracruz, Oaxaca y Puebla, también tienen un número elevado de especies. Estos estados, junto con Jalisco, Guerrero e Hidalgo, han sido recurrentemente visitados hasta la actualidad, como lo demuestran los registros de la CNIN.

Debido a que la información sobre la distribución no se ha recabado completamente, sería necesario realizar trabajo de campo y tener acceso a otras colecciones nacionales y extranjeras. De momento sólo se puede inferir la necesidad de muestrear estados pobremente explorados como Campeche, Querétaro, Quintana Roo y Tlaxcala. Con excepción de éste último, los estados mencionados poseen una diversidad importante en otros grupos (Flores-Villela y Gerez, 1994). Adicionalmente, hay estados en el norte como Nuevo León o Zacatecas que tienen pocos registros, pero por la condición árida o semiárida de su territorio, podrían albergar muchas especies más de Pimeliinae, que en su mayoría están altamente adaptadas a estas características físicas (Sánchez-Piñero y Aalbu, 2002).

Finalmente, se puede inferir que aún tenemos un panorama incompleto de la tenebrionafuna mexicana pues la mayor parte de las especies conocidas se describieron en el siglo XIX (Fig. 5). Así, aunque la intensidad del trabajo taxonómico ha disminuido, las aportaciones de varios especialistas durante la segunda mitad del siglo XX y principios del siglo XXI han sido fundamentales, entre ellos cabe mencionar a Charles S. Papp, Theodore J. Spilman, John T. Doyen, Charles A. Triplehorn, Rolf L. Aalbu, Gustavo E. Flores y Aaron D. Smith.

Agradecimientos

Al Dr. Fernando Álvarez por la invitación para participar en el número especial de la Revista Mexicana de Biodiversidad. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Programa de Apoyo a Estudios del Posgrado de la UNAM por financiar la estancia de la primera autora en la Academia de Ciencias de California en junio de 2007. A la Biól. Susana Guzmán Gómez del Instituto de Biología, UNAM por su asesoría en el uso del equipo Leica (modelo Z16 APO-A y programa Leica Application Suite) para fotografiar los ejemplares. Al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México. A dos revisores por sus valiosas observaciones.

Cuadro 2. Registros estatales de especies por subfamilia: Alleculinae, Diaperinae, Lagriinae, Nilioninae, Phrenapatinae, Pimeliinae, Stenochiinae, Tenebrioninae *Incluye los registros de las islas aledañas del golfo de California

	Allec.	*Diap.*	*Lagr.*	*Nil.*	*Phren.*	*Pim.*	*Sten.*	*Teneb.*	*Total*
Aguascalientes	4	0	0	0	0	3	0	5	12
Baja California	4	16	6	0	0	81	4	59	170
Baja California Sur*	7	16	5	0	0	84	2	66	180
Campeche	0	0	0	0	0	1	1	0	2
Coahuila	1	0	0	0	0	22	0	19	42
Colima	3	12	1	0	0	5	0	6	27
Chiapas	8	9	12	0	0	8	23	13	73
Chihuahua	1	3	1	0	0	33	3	29	70
Distrito Federal	2	1	0	0	0	13	0	11	27
Durango	10	3	7	0	0	45	1	44	110
México	1	2	2	0	0	11	0	19	35
Guanajuato	8	1	3	0	0	18	0	16	46
Guerrero	19	8	9	0	0	26	3	19	84
Hidalgo	3	4	0	0	0	11	0	22	40
Jalisco	12	21	8	0	1	25	11	28	106
Michoacán	0	1	1	0	0	8	0	11	21
Morelos	7	14	7	0	0	17	1	22	68
Nayarit	0	15	2	0	0	13	1	18	49
Nuevo León	1	2	0	0	0	9	2	7	21
Oaxaca	10	9	12	0	1	39	11	34	116
Puebla	6	12	3	0	1	37	6	37	102
Querétaro	0	2	0	0	0	5	0	2	9
Quintana Roo	0	4	0	0	0	1	0	3	8
San Luis Potosí	1	9	1	0	0	11	2	13	37
Sinaloa	1	10	3	0	0	18	5	29	66
Sonora	6	11	4	0	0	52	2	40	115
Tabasco	2	3	5	0	0	1	3	5	19
Tamaulipas	1	5	0	0	0	7	3	12	28
Tlaxcala	0	1	0	0	0	0	0	1	2
Veracruz	36	50	39	1	2	26	67	62	283
Yucatán	9	8	2	0	0	3	10	11	43
Zacatecas	0	0	0	0	0	7	0	8	15
Total	163	252	133	1	5	640	161	671	2 026

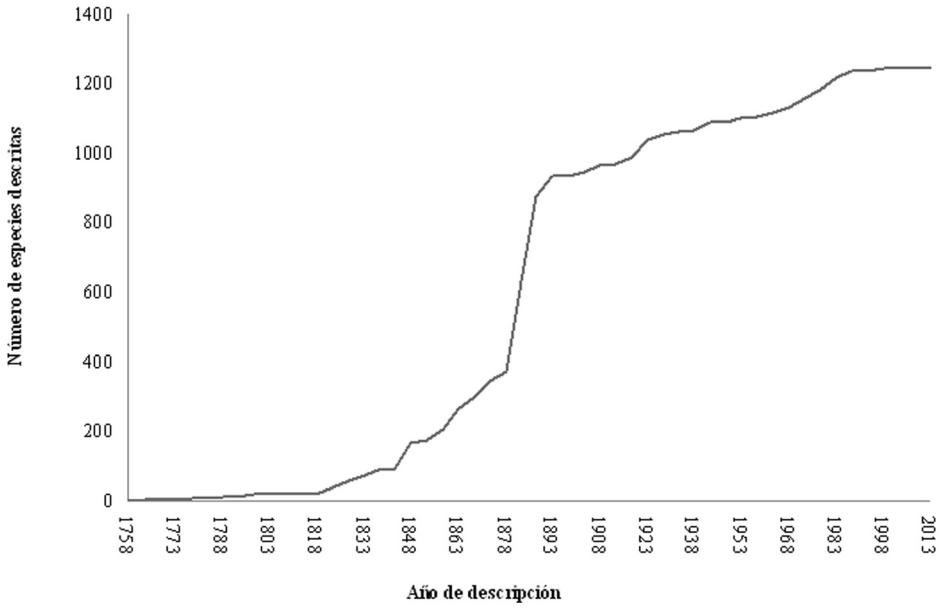


Figura 5. Curva de acumulación cronológica de especies de Tenebrionidae de México.

Literatura citada

Aalbu, R. L., G. E. Flores y C. A. Triplehorn. 2002a. Tenebrionidae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. E. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Vol. 3. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México. p. 501-512.

Aalbu, R. L., C. A.Triplehorn, J. M. Campbell, K. W. Brown, R. E. Somerby y D. B. Thomas. 2002b. Family 106. Tenebrionidae. *In* American beetles: Polyphaga: Scarabeoidea through Curculionoidea, R. H. Arnett Jr. y M. C. Thomas (eds.). Vol. 2. CRC Press. Boca Raton. p. 463-509.

Allsopp, P. G. 1980. The biology of false wireworms and their adults (soil-inhabiting Tenebrionidae) (Coleoptera): a review. Bulletin of the Entomological Research 70:343-379.

Blaisdell, F. E. 1923. Expedition of the California Academy of Sciences to the Gulf of California in 1921. The Tenebrionidae. Proceedings of the California Academy of Sciences, ser. 4, 12:201-288.

Bouchard, P., J. F. Lawrence, A. E. Davies y A. F. Newton. 2005. Synoptic classification of the world Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) with a review of family-group names. Annales Zoologici 55:499-530.

Cervantes, J. F. 1984. Estudio de la coleopterofauna xilófila de Zacualtipan, Hidalgo, con especial énfasis en la familia Tenebrionidae (*sensu lato*). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 103 p.

Champion, G. C. 1884-1887. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Tenebrionidae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1: p. 1-88 (1884); p. 89-136 (1885); p. 137-264 (1886); p. 265-353 (1887).

Champion, G. C. 1888. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Tenebrionidae, Cistelidae, Othniidae, Nilionidae, Monnomidae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1:354-476.

Champion, G. C. 1889. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Lagriidae, Melandryidae, Pythidae, Oedemeridae). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 2:1-120.

Champion, G. C. 1893. *In* Biologia Centrali-Americana, Insecta, Coleoptera (Supplement to Heteromera). Vol. 4, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). R. H. Porter, Londres. pt. 1:477-572, pt. 2:451-494.

Chatzimanolis, S., A. Trichas, S. Giokas y M. Mylonas. 2003. Phylogenetic analysis and biogeography of Aegean taxa of the genus *Dendarus* (Coleoptera: Tenebrionidae). Insect Systematics and Evolution 34:295-312.

Cifuentes-Ruiz, P. 2009. Distribución temporal de Tenebrionidae (Insecta: Coleoptera) en una localidad de bosque tropical caducifolio en la reserva de la biosfera Sierra de Huautla, Morelos. Tesis maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 101 p.

Crawford, S. C. 1981. Biology of Desert Invertebrates. Springer-Verlag, Nueva York. p. 121-133.

Doyen, J. T. 1984. Systematics of *Eusattus* and *Conisattus* (Coleoptera: Tenebrionidae: Coniontini: Eusatti). Occasional Papers of the California Academy of Sciences 141:1-104.

Doyen, J. T. 1988. Tenebrionidae and Zopheridae of the Chamela Biological Station and vicinity, Jalisco, Mexico (Coleoptera). Folia Entomologica Mexicana 77:211-276.

Fiori, G. 1977. La cavita sottoeliterale dei tenebrionidi apomorfi. Redia 60:1-152.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. p. 439.

Freude, H. 1967. Revision der Epitragini (Coleoptera, Tenebrionidae). Pt. 1 Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey 18:137-307.

Freude, H. 1968. Revision der Epitragini (Coleoptera, Tenebrionidae). Pt. 1 Entomologische Arbeiten aus dem Museum George Frey 19:32-143.

Gamboa, B. P. 1997. Efecto de la adición de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) a una dieta de iniciación sobre el crecimiento de lechones. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 62 p.

Horn, G. H. 1894. The Coleoptera of Baja California. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, ser. 2, 4:302-449.

Lamb, T. y J. E. Bond. En prensa. A multilocus perspective on phylogenetic relationships in the Namib darkling beetle genus *Onymacris* (Tenebrionidae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 2012. http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2012.10.026.

Leschen, R. A. B. 1990. Tenebrionoid-basidiomycete relationships with comments on feeding ecology and the evolution of fungal monophagy (Coleoptera/Hymenomycetes). The University of Kansas Science Bulletin 54:165-177.

Llorente, J., E. González, A. García y C. Cordero. 1996. Breve panorama de la taxonomía de artrópodos en México. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. García y E. González (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 3-14.

Matthews, E. G., J. F. Lawrence, P. Bouchard, W. E. Steiner y A. Ślipiński. 2010. Tenebrionidae Latreille, 1802. *In* Handbook of Zoology. Arthropoda: Insecta. Volume 2: Coleoptera, Beetles. Morphology and Systematics (Elateroidea, Bosthichiformia, Cucujiformia partim), N. P. Kristensen y R. G. Beutel (eds.). DeGruyter, Berlin. 786 p.

Pallister, J. C. 1954. The tenebrionid beetles of north central Mexico collected on the David Rockefeller Mexican expedition of 1947 (Coleoptera: Tenebrionidae). American Museum Novitates 1697:1-55.

Parmenter, R. R. y J. A. MacMahon. 1988. Rodent predation on darkling beetles. Environmental Entomology 17:280-286.

Pizarro-Araya, J. y G. E. Flores. 2004. Two new species of *Gyriosomus* Guérin-Méneville from Chilean coastal desert (Coleoptera: Tenebrionidae: Nycteliini). Journal of the New York Entomological Society 112:121-126.

Sánchez-Piñero, F. y R. L. Aalbu. 2002. Tenebrionid Beetles. *In* The new island biogeography of the Sea of Cortés, T. Casey, M. L. Cody y E. Ezcurra (eds.). Oxford University Press, Oxford. p. 512-515.

Smith, A. D. tenebrionidbase.http://tenebrionidbase.org; última consulta: 27.IV.2012.

Triplehorn, C. A. y P. Cifuentes-Ruiz. 2011. A new species of *Eleodes* (*Eleodes*) from Mexico, with ecological and phenological notes (Coleoptera: Tenebrionidae). Zootaxa 2937:66-68.

Watt, J. C. 1974. A revised sufamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). New Zealand Journal of Zoology 1:381-452.

Zendejas, Y. L. 1983. Efecto de la luz proveniente de un láser de argón en *Tribolium castaneum h.* (Coleoptera, Tenebrionidae). Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 39 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S332-S338, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33488

Biodiversidad de Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) en México

Biodiversity of Staphylinidae (Insecta: Coleoptera) in Mexico

José Luis Navarrete-Heredia[1]✉ y Alfred F. Newton[2]

[1]*Entomología, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara. Apartado postal 134, 45100 Zapopan, Jalisco, México.*
[2]*Zoology Department, Field Museum of Natural History, 1400 S Lake Shore Drive, Chicago, IL 60605, USA.*
✉ *glenusmx@gmail.com*

Resumen. Se presenta información sobre la riqueza específica de los Staphylinidae en México. Se incluyen comentarios breves sobre la biología de la familia, además del número de especies por subfamilia, por estados y número de especies endémicas. En este trabajo se reconoce la presencia de 1 656 especies, siendo Staphylininae la que presenta la mayor riqueza específica con 386 especies. Veracruz, Oaxaca y Chiapas permanecen como los estados con mayor número de especies, además de ser también los más importantes por el número de especies endémicas. Las obras "Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae" y la "Biologia Centrali-Americana" son consideradas trabajos clave para el desarrollo del conocimiento de los Staphylinidae de México. Este trabajo es una actualización de la diversidad de Staphylinidae en México, tomando como punto de partida la "Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México".

Palabras clave: Coleoptera, distribución, riqueza específica, riqueza estatal.

Abstract. We provide information on the specific richness of Mexican Staphylinidae. Brief comments on the biology are included, as well as the number of species by subfamily and by Mexican state, and the number of endemic species. We recognize 1 656 species recorded from Mexico with Staphylininae as the subfamily with highest specific richness: 386 species. Veracruz, Oaxaca and Chiapas remain as the richest Mexican states that contain also the highest numbers of endemic species. "Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae" and the "Biologia Centrali-Americana" are recognized as key works for the development of our knowledge of Mexican staphylinids. This paper is an update of the Mexican Staphylinidae diversity based primarily on the "Illustrated guide to the genera of Staphylinidae (Coleoptera) of Mexico".

Key words: Coleoptera, distribution, specific richness and richness by state.

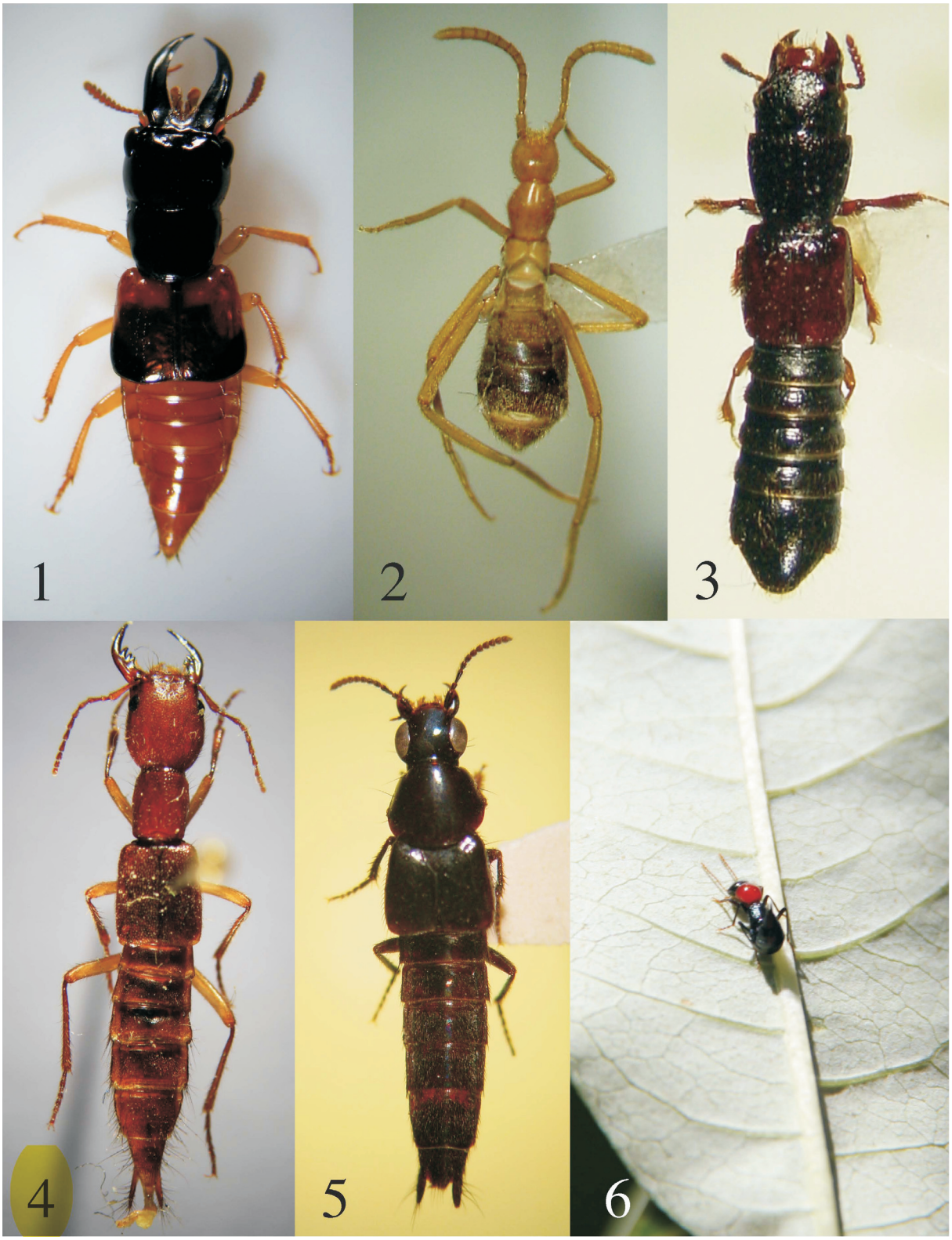
Introducción

Durante los últimos años, el conocimiento de la familia Staphylinidae en México, se ha incrementado de manera importante. A 10 años de la publicación de la "Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México" (Navarrete-Heredia et al., 2002), el número de contribuciones por especialistas nacionales ha tenido un crecimiento notorio. Se han publicado trabajos de inventario, de sinopsis o revisión, análisis de distribución o primeros registros, o información sobre aspectos biológicos o etnobiológicos. En este contexto, este trabajo es una actualización de la diversidad de Staphylinidae en México, tomando como punto de partida la "Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México" (de aquí en adelante referido únicamente como Guía) (Navarrete-Heredia et al., 2002).

La actualización de la lista de especies conocidas para México se obtuvo a través de la consulta de Zoological Record (hasta febrero de 2012) y la revisión de literatura publicada entre 2002-2012. Para una recapitulación del conocimiento taxonómico y diversidad de los estafilínidos en México se recomienda consultar: Navarrete-Heredia y Newton (1996), Navarrete-Heredia et al. (2002), Márquez (2006), Márquez y Asiain (2006) y Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero (2006). En la sección de literatura se incluyen sólo aquellas citas de trabajos no incluidos en la Guía. Para consultas específicas previo a 2002 debe consultarse ese trabajo.

Biología. Los adultos y larvas de Staphylinidae se pueden encontrar en una gran variedad de ambientes, desde el nivel del mar hasta sitios de alta montaña ubicados por arriba de los 4 000 m de altitud; las figuras 1-6 corresponden

Recibido: 20 septiembre 2012; aceptado: 05 julio 2013



Figuras 1-6. 1, *Oxyporus lawrencei* Campbell, 1974 (Oxyporinae). 2, *Sceptobius schmitti* (Wasmann, 1901) (Aleocharinae). 3, *Osorius* sp. (Osoriinae). 4, *Homaeotarsus* sp. (Paederinae). 5, *Quedius* sp. (Staphylininae). 6, *Paederus* sp. (Paederinae).

a algunos representantes importantes de este grupo. En México, por ejemplo, se han recolectado especies de *Phloeonomus* (Omaliinae), *Tachinus* (Tachyporinae) y *Quedius* (Staphylininae) por arriba de los 4 000 m de altitud. En ambientes marinos ocupan las zonas de rompiente de olas, en las playas, debajo de algas depositadas en las playas; en ambientes silvícolas, pueden recolectarse asociados a frutos, hongos, madera en descomposición, hojarasca, debajo de rocas, en el borde de arroyos, ríos, lagos, lagunas, en cadáveres de fauna silvestre o cadáveres humanos, en nidos de aves o de insectos, en madrigueras de mamíferos, como ectocomensales de mamíferos o parasitoides. Con frecuencia, además del número de especies, sus poblaciones pueden ser abundantes llegándose a encontrar en algunas especies cifras superiores de 1 500 individuos en muestreos mensuales (*Apocellus, Carpelimus*: Oxytelinae) (Jiménez-Sánchez et al., 2009). Para algunos detalles específicos sobre aspectos de la biología de Staphylinidae pueden consultarse, por ejemplo: asociación con termitas y hormigas (O´Keefe, 2001; Navarrete-Heredia, 2001); interacción con hongos (Newton, 1984) y malformaciones en adultos (Asiain y Márquez, 2009). En la Guía (Navarrete-Heredia et al., 2002) se presenta información a detalle sobre la caracterización de la familia Staphylinidae, además de información general sobre su biología.

Cambios taxonómicos. El sistema de clasificación utilizado en la Guía se basó fundamentalmente en la propuesta de Newton y Thayer (1992). Sin embargo, en los últimos años se han presentado cambios taxonómicos supragenéricos, algunos de ellos sintetizados en Bouchard et al. (2011), además de datos relevantes de distribución. Actualmente la familia Staphylinidae está constituida por 32 subfamilias y 157 tribus (Bouchard et al., 2011). Entre los cambios taxonómicos recientes que involucran a la fauna mexicana, se encuentran: a) Scydmaenidae, se propone ser parte de la familia Staphylinidae (Grebennikov y Newton, 2009), convirtiéndose así, en la familia de coleópteros con el mayor número de especies conocidas a nivel mundial. El valor más reciente refiere la existencia de 56 000 especies (Ślipiński et al., 2011). Además de ocupar el primer lugar por su riqueza específica durante la última década, año por año, ha ocupado también el primer lugar en el número de especies descritas (IISE, 2011). b) *Misantlius* Sharp, considerado como un género mesoamericano (Asiain y Márquez, 2003), fue registrado por primera vez para un país asiático por Schillhammer (2004). c) *Tympanophorus* Nordmann, incluido previamente en la subtribu Xanthopygina (Staphylininae), fue transferido por Schillhammer (2004) a la subtribu Anisolinina. d) *Heterothops*, incluido como parte de la subtribu Quediina, fue transferido por Chatzimanolis et al. (2010) a la subtribu Amblyopinina.

Diversidad

El número de especies de Staphylinidae de México ha crecido de manera importante en los últimos años. Navarrete-Heredia et al. (2002) registraron 1 456 especies de las cuales el 48% correspondió a especies endémicas. Posteriormente, Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero (2006) señalan la existencia de 1 521especies para el país. En ambos casos, la cifra excluyó a las especies de Scydmaeninae. Para la presente contribución, el valor conocido de especies de Staphylinidae, incluyendo Scydmaeninae, es de 1 656 especies, que representan a 19 subfamilias, siendo Staphylininae la que tiene el mayor número de especies, seguida de Pselaphinae y Aleocharinae (Cuadro 1). Es importante resaltar que en México se han recolectado especímenes pertenecientes a las subfamilias Leptothyphlinae y Trichophyinae, pero éstos no han sido descritos formalmente (Navarrete-Heredia et al., 2002) y por lo tanto no adicionan un número de especies particular a la cifra conocida para el país. Las 1 656 especies que aquí se reconocen, excluyen aquellos registros que han sido reconocidos como sinónimos,

Cuadro 1. Número de especies recientes de Staphylinidae confirmadas para México por subfamilia. Se excluye el número de especies fósiles. Hasta ahora, 839 corresponden a especies endémicas

Subfamilia	*Núm. de especies*
Aleocharinae	234
Euaesthetinae	15
Megalopsidiinae	20
Micropeplinae	6
Omaliinae	16
Osoriinae	114
Oxyporinae	9
Oxytelinae	78
Paederinae	172
Phloeocharinae	1
Piestinae	11
Proteininae	1
Pselaphinae	235
Pseudopsinae	12
Scaphidiinae	48
Scydmaeninae	103
Staphylininae	386
Steninae	118
Tachyporinae	77

registros erróneos, especies registradas para México cuya distribución sugiere una posible determinación incorrecta, especies que probablemente sean válidas pero cuyo estatus no ha sido evaluado recientemente y finalmente, especies descritas formalmente para México que son consideradas como *nomen nudum* por incumplimento con las normas del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica. Con base en lo anterior, por su número de especies, México se ubica en el segundo lugar en Latinoamérica sólo después de Brasil, cuya síntesis reciente registra 2 668 especies (Asenjo et al., 2013). Para otros países latinoamericanos el número de especies es variable: en Colombia se han registrado 796 especies (Newton et al., 2005), para Perú 394 (Asenjo, 2004), para Argentina 1 017 (Chani-Posse y Thayer, 2008), para Chile 916 (Newton y Thayer, 2005) (todos sin Scydmaeninae), sólo superado, en América, por la diversidad conocida (incluyendo Scydmaeninae) para Estados Unidos y Canadá (4 100 y 1 628, respectivamente; Brunke et al., 2012; así como datos no publicados de la base Staphyliniformia, actualizada por A. Newton y depositada en el Field Museum of Natural History, Chicago).

*Historia taxonómica.*La historia taxonómica de los Staphylinidae de México se remonta a la obra de Linnaeus (1758) Systema Naturae. En ese trabajo, se dieron a conocer para la ciencia las 2 primeras especies presentes actualmente en el país: *Creophilus maxillosus* (L.) y *Philonthus politus* (L.). A partir de esta fecha y hasta 2012, autores americanos, europeos y recientemente mexicanos han descrito a las especies conocidas para el país: Say, Melsheimer, LeConte, Park, Seevers, Moore y Legner, Campbell, Ashe, Herman, Müller, Fabricius, Herbst, Gmelin, Gravenhorst, Marsham, Gyllenhal, Dalman, Germar, Curtis, Mannerheim, Perty, Gary, Latreille, Stephens, Dejean, Klug, Laporte, Guérin-Méneville, Kirby, Nordmann, Chevrolat, Blanchard, Sahlberg, Solier, Motschulsky, Kraatz, Solsky, Raffray, Fauvel, Smetana, y más recientemente, Puthz, Irmler, Thayer, Hanley, Gusarov, Chatzimanolis, Kistner, Chandler, Jałoszyński, por mencionar algunos. Entre los mexicanos de la última década se encuentran, J. Asiain, L. Delgado, Q. Santiago-Jiménez, J.L. Navarrete-Heredia; destacando J. Márquez y H.E. Fierros-López por el número de especies descritas. Sin embargo, el mayor incremento en el número de especies conocidas para México está asociado directamente a la publicación de 2 grandes obras: "Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae" (Erichson, 1839, 1840) y la "Biologia Centrali-Americana" (Sharp, 1883, 1884, 1885, 1886,1887a, b, c; Matthews, 1888) (Fig. 7).

Distribución estatal y endemismo. A nivel estatal, el conocimiento de los Staphylinidae en México es variable y está fuertemente relacionado con el trabajo de campo que se ha realizado en algunas entidades. Destacan en este sentido, Veracruz, Oaxaca y Chiapas, estados que históricamente han sido explorados desde mediados del siglo XIX y que fueron parte de las regiones mejor exploradas durante la elaboración de la "Biologia Centrali-Americana". Bajo esta perspectiva, el Estado de México, Morelos, Jalisco e Hidalgo, han tenido un crecimiento importante en los últimos años por el incremento de trabajo de campo en

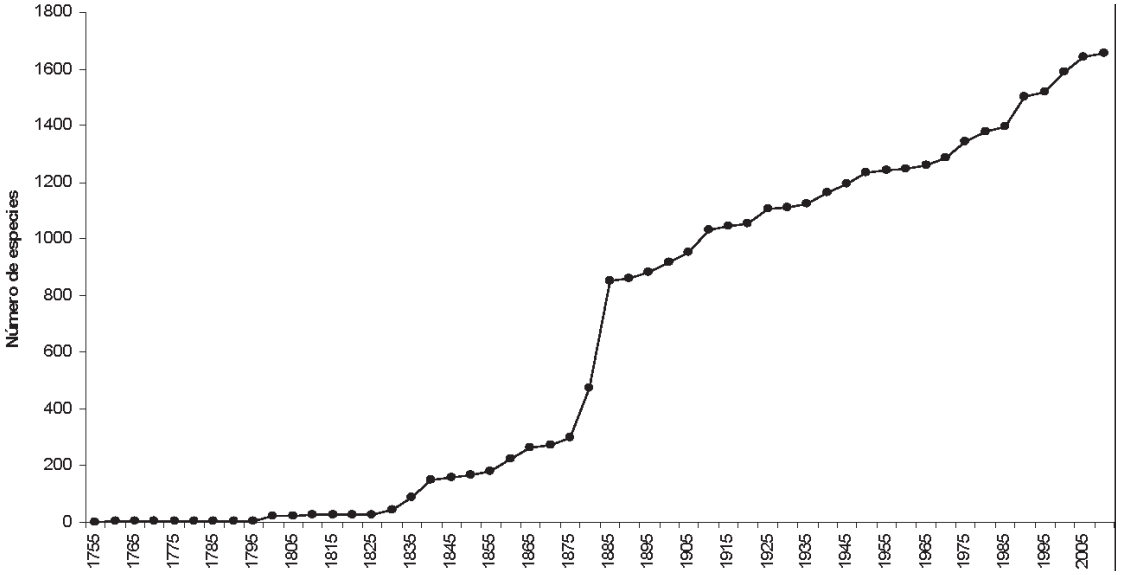


Figura 7. Curva acumulativa de descripción de especies de Staphylinidae de México a lo largo del tiempo.

esas entidades por alguno o varios de los especialistas mexicanos mencionados arriba. Navarrete-Heredia y Zaragoza-Caballero (2006) citan en orden de importancia a Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Morelos y Jalisco como los estados con mayor número de especies. Por el contrario, Aguascalientes y Zacatecas son los estados con el menor número de especies. Con los datos obtenidos para este trabajo, el patrón no se modifica, aunque sí se incrementa el número de especies para cada uno de los estados con mayor número de especies (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de especies conocidas por estado. **México**, indica la carencia de una localidad específica conocida para esas especies. Las especies con distribución exclusiva en el estado no necesariamente indica endémicas. Algunas se han registrado en otro país (cifra que se obtiene al restar la columna de en medio con el número de especies incluidas en la columna de endémicas estatales)

Estado	*Número de especies*	*Distribución exclusiva en el estado*	*Endémicas estatales*
Aguascalientes	8	0	0
Baja California	81	47	4
Baja California Sur	54	23	13
Campeche	32	4	4
Chiapas	316	106	59
Chihuahua	40	10	5
Coahuila	13	1	1
Colima	31	2	1
Distrito Federal	89	21	20
Durango	104	21	14
Estado de México	140	16	12
Guanajuato	78	19	11
Guerrero	127	42	36
Hidalgo	135	11	11
Jalisco	150	20	20
México	**138**		
Michoacán	70	11	8
Morelos	162	17	13
Nayarit	47	3	0
Nuevo León	68	12	9
Oaxaca	342	72	56
Puebla	131	17	14
Querétaro	43	1	1
Quintana Roo	10	1	0
San Luis Potosí	102	14	10
Sinaloa	44	7	5
Sonora	62	18	8
Tabasco	123	42	23
Tamaulipas	62	7	2
Tlaxcala	13	0	0
Veracruz	685	303	169
Yucatán	37	21	15
Zacatecas	7	0	0

Un aspecto relevante de la diversidad de Staphylinidae de México es el porcentaje de especies endémicas conocidas para el país. De las 1 656 especies registradas, 840 son endémicas, correspondiendo al 50.72%. A nivel de endemismos, destacan Veracruz con 169 especies, Chiapas (59), Oaxaca (56) y Guerrero (36). Muchas de las especies endémicas se encuentran restringidas a un sólo estado y en muchas ocasiones son conocidas exclusivamente de la localidad tipo. Por ahora no existen argumentos sólidos que sustenten que el grado de endemismo tenga causas biológicas, por ejemplo, escasa vagilidad, aislamiento geográfico o requerimientos específicos de microhábitat. Sin embargo, una explicación alternativa es que el endemismo conocido en la actualidad sea producto de la variación de los esfuerzos de colecta centrados en pocos estados del país. Trabajo de campo reciente en los estados de Morelos, Hidalgo y Jalisco han permitido incrementar el número de especies registradas para esas entidades y ampliar la distribución de otras conocidas de regiones aledañas (Navarrete-Heredia et al., 2002; Asiain et al., 2011) y que en un tiempo se consideraron como especies endémicas.

A nivel estatal, la distribución de muchas especies se restringe a un estado (Cuadro 2). Sin embargo, con frecuencia varias de ellas se han registrado en otro país. Esta aparente distribución restringida refuerza el argumento de que este patrón de distribución se debe en gran parte a las pocas actividades de exploración extensiva en el país, más que a cuestiones biológicas. Un caso concreto: para Veracruz, se han registrado 685 especies, de las cuales 303 se conocen en México sólo para estado; sin embargo, sólo 169 corresponden a especies exclusivas de México, el resto se ha registrado también fuera de México (Cuadro 2).

Comentarios finales. El conocimiento de los Staphylinidae en México muestra un crecimiento importante debido en gran parte a la consolidación de especialistas adscritos a algunas instituciones nacionales, Instituto de Ecología, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Universidad de Guadalajara y Universidad Nacional Autónoma de México. El establecimiento de colecciones especializadas ha significado también un crecimiento importante. Las colecciones de las instituciones mencionadas anteriormente, resguardan un acervo importante de material biológico, producto en gran parte de trabajos de inventarios realizados en diferentes localidades, aunque con una marcada influencia al centro del país. Aunque existen muchos grupos por estudiar, merecen particular atención, aquellos poco conocidos, particularmente de las subfamilias Aleocharinae, Pselaphinae, Paederinae y Scydmaeninae, paradójicamente, las 3 primeras con el mayor número de especies a nivel mundial y que en México, hasta ahora, el valor conocido está subestimado y fuertemente influenciado por una selección hacia grupos con tallas relativamente grandes (por ejemplo representantes de Staphylininae).

Agradecimientos

Al Dr. Fernando Alvárez por la invitación para participar en la actualización de la diversidad mexicana. A la Dra. Georgina A. Quiroz-Rocha por la revisión y comentarios al manuscrito. A 2 revisores anónimos por sus comentarios que permitieron realizar una reflexión sobre el contenido del trabajo.

Literatura citada

Asenjo, A. 2004. Lista preliminar de las especies de Staphylinidae (Coleoptera) registradas para Perú. Revista Peruana de Entomología 44:55-64.

Asenjo, A., U. Irmler, J. Klimaszewski, L. H. Herman y D. S. Chandler. 2013. A complete checklist with new records and geographical distribution of the rove beetles (Coleoptera, Staphylinidae) of Brazil. Insecta Mundi 277:1-419.

Asiain, J. y J. Márquez. 2003. Systematic revision and phylogenetic analysis of the genus *Misantlius* Sharp, 1885 (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylinini). Folia Entomologica Mexicana 42:37-64.

Asiain, J. y J. Márquez. 2009. New teratological examples in Neotropical Staphylinidae (Insecta: Coleoptera), with a compilation of previous teratological records. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:129-139.

Bernhauer, M. 1907. Neue Aleocharini aus Nordamerika (Col.) (3. Stück). Deutsche Entomologische Zeitschrift 1907:381-405.

Bouchard, P., Y. Bousquet, A. E. Davies, M. A. Alonso-Zarazaga, J. F. Lawrence, C. H. C. Lyal, A. F. Newton, C. A. M. Reid, M. Schmitt, S. A. Ślipiński y A. B. T. Smith. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). ZooKeys 88:1-972.

Brunke, A., J. Klimaszewski y R. S. Anderson. 2012. Present taxonomic work on Staphylinidae (Coleoptera) in Canada: progress against all odds. ZooKeys 186:1-5.

Chani-Posse, M. R. y M. K. Thayer. 2008. Staphylinidae. *In* Biodiversidad de artrópodos argentinos, volumen 2, L. E. Claps, G. Debandi y S. Roig-Juñent (eds.). Sociedad Entomológica Argentina ediciones, Mendoza, Argentina. p. 471-494.

Chatzimanolis, S., I. Cohen, A. Schomann y A. Solodovnikov. 2010. Molecular phylogeny of the mega-diverse rove beetle tribe Staphylinini (Insecta, Coleoptera, Staphylinidae). Zoologica Scripta 39:436-449.

Erichson, W. F. 1839. Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae, F. H. Morin, Berlin. 400 p.

Erichson, W. F. 1840. Genera et species staphylinorum insectorum coleopterorum familiae. F. H. Morin, Berlin. p. 401-954.

Grebennikov, V. V. y A. F. Newton. 2009. Good-bye Scydmaenidae,

or why the ant-like Stone beetles should become megadiverse Staphylinidae sensu latissimo (Coleoptera). European Journal of Entomology 106:275-301.

IISE. 2011. Retro SOS 2000 - 2009: A Decade of Species Discovery in Review. Tempe, AZ. International Institute for Species Exploration. http://species.asu.edu/SOS; última consulta: 23.III.2012.

Jiménez-Sanchez, E., S. Zaragoza-Caballero y F. A. Noguera. 2009. Variación temporal de la diversidad de estafilínidos (Coleoptera: Staphylinidae) nocturnos en un bosque tropical caducifolio de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:157-168.

Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synoymis, locis. Editio decima, reformata. Vol. 1. L. Salvii, Holmiae. 824 p.

Márquez, J. 2006. Primeros registros estatales y datos de distribución geográfica de especies mexicanas de Staphylinidae (Coleoptera). Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa 38:181-198.

Márquez, J. y J. Asiain. 2006. Patrones de distribución de la familia Staphylinidae (Coleoptera). *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, volumen I, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 153-236.

Matthews, A. 1888. Fam. Scaphidiidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera, volume 2, Taylor y Francis, London. p. 158-181.

Navarrete-Heredia, J. L. 2001. Beetles associated with *Atta* and *Acromyrmex* ants (Hymenoptera: Formicidae: Attini). Transactions of the American Entomological Society 127:381-429.

Navarrete-Heredia, J. L. y A. F. Newton, Jr. 1996. Staphylinidae (Coleoptera*). In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. E. Llorente, A. N. García y E. González (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 369-380.

Navarrete-Heredia, J. L. y S. Zaragoza-Caballero. 2006. Diversidad de los Staphylinoidea de México: análisis de grupos selectos (Hydraenidae, Agyrtidae, Silphidae y Staphylinidae). Dugesiana 13:53-65.

Navarrete-Heredia, J. L., A. F. Newton, M. K. Thayer, J. S. Ashe y D. S. Chandler. 2002. Guía ilustrada para los géneros de Staphylinidae (Coleoptera) de México/Illustrated guide to the genera of Staphylinidae (Coleoptera) of Mexico. Universidad de Guadalajara y Conabio, México, D. F. 401 p.

Newton, A. F., C. Gutiérrez Chacón y D. S. Chandler. 2005. Checklist of the Staphylinidae (Coleoptera) of Colombia. Listado de los Staphylinidae (Coleoptera) de Colombia. Biota Colombiana 6:1-72.

Newton, A. F., Jr. 1984. Mycophagy in Staphylinoidea (Coleoptera). *In* Fungus insect relationships: perspectives in ecology and evolution, Q. Wheeler y M. Blackwell (eds.). Columbia University Press, New York. p. 302-353.

Newton, A. F., Jr. y M. K. Thayer. 1992. Current classification and family-group names in Staphyliniformia (Coleoptera). Fieldiana: Zoology (n.s.) 67:1-92.

Newton, A. F., Jr. y M. K. Thayer. 2005. Catalog of austral species of Staphylinidae and other Staphylinoidea [online]. Chicago: Field Museum of Natural; http://www.fieldmuseum.org/peet_staph/db_1b.html; última consulta: 04.IV.2011.

O'Keefe, S. T. 2001. Ant-like stone beetles, ants, and their associations (Coleoptera: Scydmaenidae; Hymenoptera: Formicidae; Isoptera). Journal of the New York Entomological Society 108:273-303.

Schillhammer, H. 2004. Critical notes on the subtribe Anisolinina with descriptions of nine new species (Coleoptera: Staphylinidae: Staphylininae). Koleopterologische Rundschau 74:251-277.

Sharp, D. 1883. Fam. Staphylinidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 1, Taylor y Francis, London. p. 145-312.

Sharp, D. 1884. Fam. Staphylinidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 1, Taylor y Francis, London. p. 313-392.

Sharp, D. 1885. Fam. Staphylinidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 1, Taylor y Francis, London. p. 393-536.

Sharp, D. 1886. Fam. Staphylinidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 1, Taylor y Francis, London. p. 537-672.

Sharp, D. 1887a. Fam. Staphylinidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 1, Taylor y Francis, London. p. 673-824.

Sharp, D. 1887b. Fam. Pselaphidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta, Coleoptera, volume 2, Taylor y Francis, London. p. 1-46.

Sharp, D. 1887c. Fam. Scydmaenidae. *In* Biologia Centrali-Americana. Insecta. Coleoptera, volume 2, Taylor y Francis, London. p. 46-71.

Ślipiński, S. A., R. A. B. Leschen y J. F. Lawrence. 2011. Order Coleoptera Linnaeus, 1758. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhiang (ed.). Zootaxa 3148:203-208.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S339-S344, 2014
DOI: 10.7550/rmb.35747

Biodiversidad de Mecoptera en México

Biodiversity of Mecoptera in Mexico

Atilano Contreras-Ramos[1]✉, Mariza A. Sarmiento-Cordero[1] y Norman D. Penny[2]

[1]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, 04510 México, D. F., Mexico.*
[2]*Department of Entomology, California Academy of Sciences, 55 Music Concourse Drive, San Francisco, CA 94118, USA.*
✉ *acontreras@ib.unam.mx*

Resumen. Los Mecoptera son insectos holometábolos pequeños, de cuerpos alargados y delgados, semejantes superficialmente a moscas verdaderas primitivas. Poseen una estructura cefálica y bucal característica pronunciada para formar un rostro. Son usualmente llamados "mosca escorpión", debido a que en Panorpidae machos la parte terminal del abdomen presenta las estructuras genitales en forma similar a un gancho o aguijón de escorpión. Su período de actividad es muy corto a través del año. Presentan distribución mundial, especialmente en climas templado húmedo y subtropical, con una representación moderada a escasa en colecciones científicas. El orden cuenta con cerca de 600 especies en 9 familias a nivel mundial. Para México se han resgistrado 47 especies comprendidas mayoritariamente en *Panorpa* (32 especies) y *Bittacus* (9 especies), ambos de amplia distribución, con el resto de las especies en *Kalobittacus*, *Eremobittacus* e *Hylobittacus*. Se incluye una breve descripción de su ciclo biológico y su distribución en México.

Palabras clave: moscas escorpión, moscas colgantes, biodiversidad, biogeografía, endemismo.

Abstract. Mecoptera are small holometabolous insects with elongate and slender bodies, superficially resembling primitive true flies. They posses a characteristic head and mouthparts structure pronounced to form a rostrum. They are commonly called scorpionflies, because in Panorpidae males the terminal part of the abdomen bears genital structures resembling a hook or scorpion sting. Their active season is brief through the year. Although distributed worldwide, especially in humid temperate and subtropical climates, they are only moderately to scarcely represented in scientific collections. The order comprises about 600 species in 9 families worldwide. In Mexico, 47 species have been recorded. They are comprised mainly in the genera *Panorpa* (32 species) and *Bittacus* (9 species) with a widespread distribution, with the rest of species in *Kalobittacus*, *Eremobittacus* and *Hylobittacus*. A brief account of their life cycle and distribution in Mexico are included.

Key words: scorpion flies, hanging flies, biodiversity, biogeography, endemism.

Introducción

Mecoptera es un grupo parafilético dado que excluye a Siphonaptera (pulgas), con quienes forma el grupo Mecopterida, que a su vez es el grupo hermano de Diptera y todos en conjunto (Mecoptera + Siphonaptera + Diptera) forman Antliophora (Grimaldi y Engel, 2005). Los mecópteros son un grupo primariamente terrestre de pequeño a mediano tamaño (9-25 mm de largo), de cuerpos alargados y delgados, que usualmente viven en hábitats húmedos (Triplehorn y Johnson, 2005). Sólo algunas especies de Nannochoristidae, de distribución gondwánica, se sabe que poseen larvas acuáticas (Shepard y Contreras-Ramos, 2009; Ferrington, 2008; Machado et al., 2009). Son usualmente llamados "moscas escorpión", debido a la distintiva apariencia de las estructuras reproductivas del macho en la familia Panorpidae, parecidas al aguijón de un escorpión (Esben-Petersen, 1921) (Fig. 1), pero que son completamente inofensivas. Poseen ojos compuestos grandes, separados, además de 3 ocelos. Las antenas son largas y multisegmentadas. Es distintiva una estructura cefálica y bucal pronunciada, en donde la mandíbula y la maxila son delgadas, alargadas y aserradas; el labio es también alargado y los palpos son carnosos, formándose en conjunto un rostro hipognato. Ambos pares de alas son del mismo tamaño y forma, con numerosas venas transversales (Esben-Petersen, 1921; Potter, 1938), ocasionalmente con manchas o parches de color. En algunos géneros las alas se han reducido o incluso perdido. Las especies se distinguen por sus características morfológicas, especialmente de genitalia del macho, así como de venación y patrón de color alar (Byers y Thornhill, 1983; Byers, 2002).

Recibido: 07 febrero 2013; aceptado: 23 julio 2013

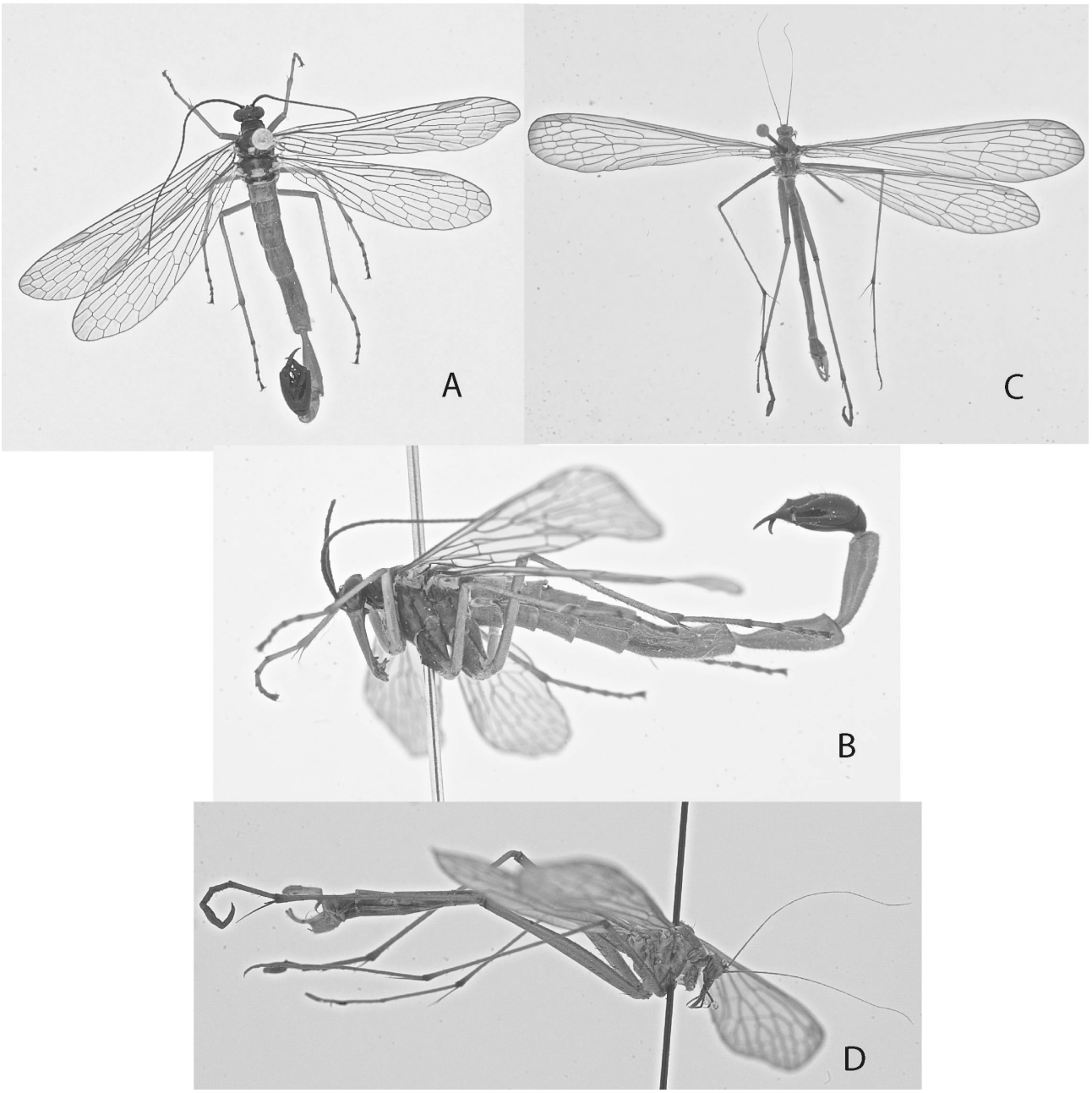


Figura 1. Hábito de Mecoptera. A), *Panorpa* sp. (macho), dorsal; B), *Panorpa* sp., macho, lateral; C), *Bittacus* sp. (macho), dorsal; D), *Bittacus* sp. (macho), lateral.

Los panórpidos se alimentan primariamente de cadáveres de artrópodos de cuerpo suave, principalmente insectos (Byers y Thornhill, 1983). De manera secundaria, algunas especies se alimentan de polen de hierbas, jugo de frutos, néctar, pétalos, musgo y plantas vivas (Carpenter, 1931; Webb, 1975). Las especies de la familia Bittacidae son depredadores de pequeños insectos voladores. Los adultos se mantienen colgados ("hanging flies") entre la vegetación, debajo de las hojas, con ayuda de sus patas delanteras y, con el resto de sus patas, atrapan insectos voladores para después inyectarles saliva, amasarlos y succionar los fluidos, hasta dejar limpio el exoesqueleto y desecharlo. Algunos mecópteros roban las presas recién atrapadas en telarañas, y son los únicos insectos

depredadores que se cuelgan y capturan a sus presas con las patas traseras (Carpenter, 1931; Potter, 1938).

Los rituales de apareamiento varían entre las familias. Algunas hembras aceptan a los pretendientes machos, sólo si traen una presa de regalo. En la familia Bittacidae es conocido su elaborado ritual, en el cual las hembras seleccionan a su pareja por la calidad de la presa ofrecida durante la cópula (Esben-Petersen, 1921; Thornhill, 1976; Byers y Thornhill, 1983). Los machos ocasionalmente mimetizan a las hembras para obtener comida gratis. Las hembras son atraídas por la feromona emitida por vesículas abdominales terminales de los machos (Potter, 1938). Ellas examinan el ofrecimiento, mientras el macho busca la abertura genital de la hembra y copula. Si el regalo es rechazado la hembra escapa, pero si es aceptado el macho se acopla con la hembra, que es sujetada en sentido contrario, mientras come el ofrecimiento. La duración de la cópula es de acuerdo al tamaño de la presa. Al durar la cópula un tiempo largo, incrementa la oviposición, y por consiguiente, una máxima transferencia de esperma (Carpenter, 1931; Thornhill, 1976; Byers y Thornhill, 1983; Engqvist y Sauer, 2001).

Las hembras depositan sus huevos en lugares húmedos, lo que permite que los huevos absorban el agua e incrementen notablemente su tamaño. En especies que viven en climas calientes los huevos depositados tardan en eclosionar varios meses; la larva emerge cuando la estación seca ha finalizado. En sitios de clima húmedo los huevos eclosionan en un período corto de tiempo. Es característico de los huevos de Mecoptera que se expandan con el desarrollo del embrión, que puede tomar de 5 a 10 días (algunos Panorpidae) o hasta varios meses (algunos Bittacidae) (Carpenter, 1931; Byers y Thornhill, 1983; Arnett, 2000).

La larva exhibe una variedad de formas dependiendo de la familia. Son generalmente eruciformes y miden de 3 a 30 mm (Byers y Thornhill, 1983; Arnett, 2000); la cabeza es esclerotizada, con unos cuantos a varios ojos simples y, en algunos casos (*Panorpa*, *Chorista*), con 30 o más omatidios que forman verdaderos ojos compuestos (Byers y Thornhill, 1983). Generalmente se alimentan de vegetación o de insectos muertos; de algunas se conoce que son depredadores de otras larvas (Carpenter, 1931; Byers y Thornhill, 1983). Después de 4 estadios, la larva cava un hoyo en la tierra, en el cual pupa (Carpenter, 1931; Arnett, 2000). La pupa posee las extremidades del cuerpo libres (exarada) y no presenta mandíbulas articuladas (adéctica). La duración del estado pupal es de aproximadamente 32 días, no obstante en ambientes secos puede pasar varios meses en diapausa, después emerge como adulto una vez que las condiciones son adecuadas (Carpenter, 1931; Byers y Thornhill, 1983; Gullan y Cranston, 2010). Los mecópteros adultos pueden ser capturados en vuelo o utilizando trampas Malaise, ya que muchas especies son activas tanto de día como de noche (Webb, 1975).

Los fósiles de Mecoptera incluyen cerca de 400 especies (Byers, 2000), fueron muy abundantes y diversos durante el Pérmico tardío, Triásico y Jurásico, pero en el Cretácico su número disminuyó considerablemente (Grimaldi y Engel, 2005). La familia Panorpidae fue la primera en aparecer en el registro fósil, con 2 especies de *Panorpa* en el ámbar Báltico proveniente del Oligoceno, hace 35 millones de años (Byers, 2002).

Diversidad

Durante 120 años de exploración entomológica en México (1838-1958), sólo 9 especies de Mecoptera fueron descritas (Fig. 2). El primer mecóptero mexicano descrito fue *Bittacus mexicanus* Klug, 1838. Después de 75 años, se describió *Panorpa mexicana* Banks, 1913; 40 años después, fue descrita *Panorpa azteca* Byers, 1958. El trabajo de campo en las últimas décadas ha resultado en un incremento en el conocimiento de la fauna mexicana, principalmente con los trabajos de Byers (1994, 1996, 1999, 2000, 2001, 2011) y Bicha (2006). No existen trabajos de biogeografía de mecópteros mexicanos, salvo descripciones generales (Byers, 1996; Bicha, 2006). La página web "World checklist of extant Mecoptera species" (Penny, 2011) es una excelente guía para profundizar en el estudio de la fauna mexicana.

Se han registrado 9 familias a nivel mundial, 32 géneros y alrededor de 600 especies, con 4 de las familias restringidas al Neotrópico y Australasia (Riek, 1954; Byers, 1996; Grimaldi y Engel, 2005; Penny, 2011). El orden está representado en México por 47 especies descritas de las familias Panorpidae y Bittacidae (Penny, 2011), distribuidas en 5 géneros: *Panorpa* (32), *Bittacus* (9), *Kalobittacus* (3), *Eremobittacus* (2) e *Hylobittacus* (1), lo cual constituye casi el 7.6% de la fauna mundial.

La familia Panorpidae es principalmente circumboreal, presente en Europa, Asia y Norteamérica. Las especies de *Panorpa* conocidas del suroeste y centro sur de México se encuentran en lugares húmedos, en áreas montañosas arriba de los 1 200 m (Bicha, 2006). Así, el patrón de distribución de *Panorpa* parece apegarse a las principales cadenas montañosas del país, como el Eje Volcánico Transversal, la sierra Madre Oriental, la sierra Madre Occidental y la sierra Madre del Sur (Cuadro 1), con una marcada afinidad neártica. La familia Bittacidae, en contraste, tiene una distribución principalmente meridional (gondwánica), con numerosas especies en África, Sudamérica y Australia, pero relativamente pocas en los continentes del norte; sin embargo, en los últimos años se han reportado varias

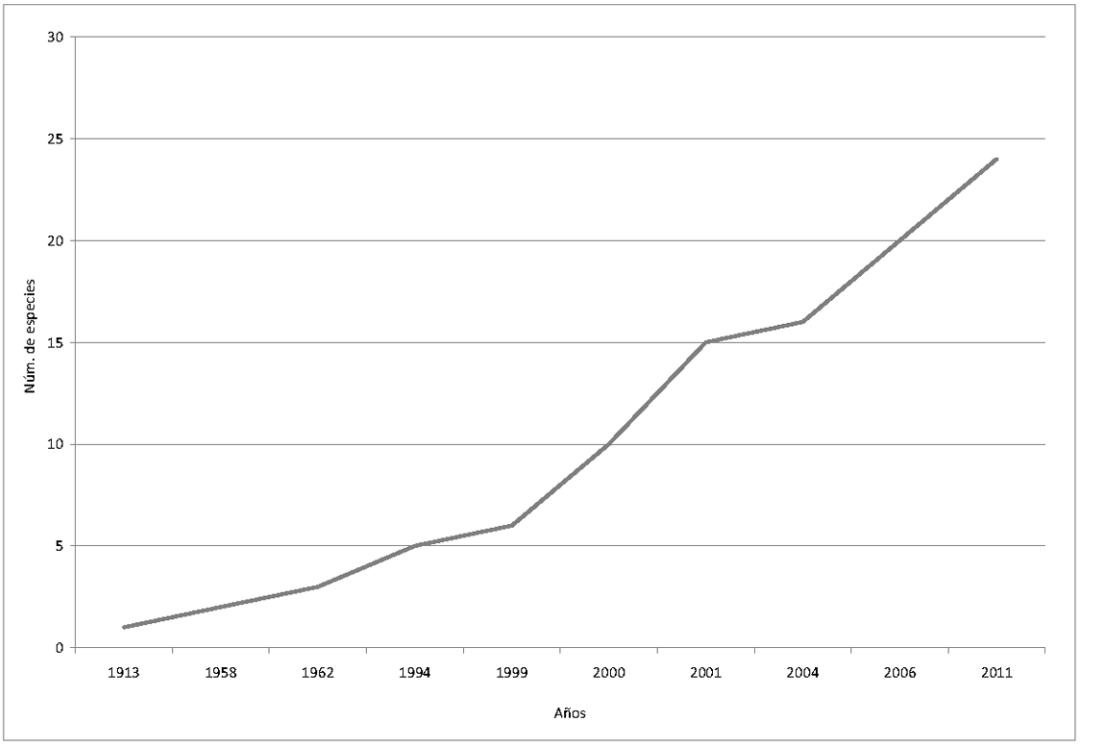


Figura 2. Curva acumulativa de especies descritas de Mecoptera (especies con holotipo de México).

Cuadro 1. Especies de Mecoptera de México y su distribución por estado y provincia biogeográfica (clasificación biogeográfica de acuerdo con Morrone, 2001). *= identificación dudosa; ?= localidad no especificada

Especie	*Distribución*	*Provincia biogeográfica*
Panorpidae, Panorpinae		
Panorpa accola Byers, 2011	Guerrero	Sierra Madre del Sur
Panorpa acicularis Byers, 2001	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
Panorpa aculeata Byers, 2001	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
Panorpa apiculata Byers, 2000	Michoacán	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa attenuata Byers, 1996	San Luis Potosí	Sierra Madre Oriental
Panorpa azteca Byers, 1958	Distrito Federal, Estado de México	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa bimacula Byers, 1996	Oaxaca, Puebla	Sierra Madre del Sur
Panorpa contorta Byers, 1996	Hidalgo, San Luis Potosí, Tamaulipas	Sierra Madre Oriental
Panorpa conversa Byers, 2001	Puebla	Sierra Madre del Sur
Panorpa dividilacinia Bicha, 2006	Michoacán	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa fusca Byers, 2001	Puebla	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa gladiata Byers, 2000	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
Panorpa immaculata Esben-Petersen, 1915	Guerrero, Estado de México	Eje Volcánico Transmexicano, Sierra Madre del Sur
Panorpa insigna Bicha, 2006	Jalisco	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa involuta Byers, 1996	Veracruz	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa luteola Byers, 2001	Jalisco	Eje Volcánico Transmexicano

Cuadro 1. Continúa

Panorpa mexicana Banks, 1913	Puebla, Veracruz	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa michoacana Byers, 2011	Michoacán	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa mixteca Bicha, 2006	Oaxaca	Sierra Madre del Sur
Panorpa mucronata Byers, 1996	Hidalgo	Sierra Madre Oriental
Panorpa nuptialis Gerstaecker, 1863	México	?
Panorpa penicillata Byers , 1962	Durango, Sinaloa	Sierra Madre Occidental
Panorpa punctata Klug, 1836	México (país)	?
Panorpa ramosa Byers, 1996	Hidalgo	Sierra Madre Oriental
Panorpa reclusa Byers, 1996	Hidalgo	Sierra Madre Oriental
Panorpa sentosa Byers, 1997	San Luis Potosí, Tamaulipas	Sierra Madre Oriental
Panorpa serta Byers, 1996	Michoacán	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa terminata Klug, 1838	Michoacán, Morelos, Nayarit*	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa teziutlana Byers, 2011	Puebla	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa tribulosa Byers, 2000	Puebla	Sierra Madre Oriental
Panorpa truncata Byers, 1997	Jalisco	Eje Volcánico Transmexicano
Panorpa umbricola Byers, 2006	Jalisco	Eje Volcánico Transmexicano
Bittacidae		
Bittacus alexanderi Byers, 1999	Puebla	Depresión del Balsas
Bittacus banksi Esben-Petersen, 1915	Guerrero, Jalisco, Morelos, Yucatán	Eje Volcánico Transmexicano, Depresión del Balsas, Costa Pacífica Mexicana, Península de Yucatán
Bittacus hansoni Byers, 2004	Sinaloa	Costa Pacífica Mexicana
Bittacus mexicanus Klug, 1838	Jalisco, Morelos, Nayarit, Oaxaca, San Luis Potosí, Sinaloa	Sierra Madre Oriental, Eje Volcánico Transmexicano, Costa Pacífica Mexicana
Bittacus occidentis Walker, 1853	Querétaro, Quintana Roo	Altiplano Mexicano
Bittacus peninsularis Byers, 1996	Baja California Sur	Baja California
Bittacus sylvaticus Byers, 1996	Veracruz	Eje Volcánico Transmexicano
Bittacus texanus Banks, 1908	Coahuila, Nuevo León	Sierra Madre Oriental
Bittacus whartoni Byers, 2000	Oaxaca	Costa Pacífica Mexicana
Hylobittacus apicalis (Hagen, 1861)	Hidalgo	Sierra Madre Oriental
Kalobittacus bimaculatus Esben-Petersen, 1914	Tabasco, Veracruz	Golfo de México
Kalobittacus masoni Byers, 1994	Veracruz	Golfo de México
Kalobittacus similis Byers, 1994	Veracruz	Golfo de México
Eremobittacus sodalium Byers, 2011	Sinaloa	Costa Pacífica Mexicana
Eremobittacus spinulatus Byers, 1997	Puebla	Depresión del Balsas

especies e incluso un par de géneros endémicos del sur de China. En México los bittácidos se encuentran invariablemente en ambientes cálidos, debajo de los 1 500 m (Cuadro 1). De acuerdo con Byers (1996), la fauna mexicana de Mecoptera es esencialmente endémica y en la mayoría de los casos, cada especie sólo se conoce de 1 o 2 localidades. De 47 especies registradas en México, 42 se distribuyen sólo en el interior del país, lo cual indica un 91% de endemismo.

Byers (1996) estima que el número de especies de mecópteros de México sea comparable con el número conocido de Norteamérica, de cerca de 70 especies descritas (Arnett, 2000); incluso sugiere que algunas familias neárticas puedan descubrirse en el país, como

Boreidae y Meropeidae. Por tanto, se requiere mucho trabajo taxonómico exploratorio a lo largo del territorio mexicano. En particular, el género *Nannobittacus*, registrado del norte de Sudamérica (Colombia, Brasil) y Panamá, fue encontrado en Chiapas, sólo que al tratarse de un ejemplar hembra no fue posible identificar la especie y podría tratarse de una especie nueva para la ciencia (Byers, 1996).

Las muestras de mecópteros de México son usualmente pequeñas, porque han sido resultado incidental de estudios de otros grupos de insectos, a pesar de ello se continúa descubriendo nuevas especies (Byers, 2000). Posiblemente la colección más amplia de ejemplares de México sea la mantenida por el Dr. George W. Byers de la Universidad de Kansas, quien menciona que aún hay especies nuevas por describir en ese material (Byers, 1996).

Agradecimientos

Gracias al Dr. George W. Byers por haber mandado varios sobretiros de sus publicaciones sobre el grupo. Al Dr. Martín Zurita por tomar las fotografías. MASC es estudiante del Posgrado en Ciencias Biológicas (Sistemática), Instituto de Biología, UNAM.

Literatura citada

Arnett, R. H., Jr. 2000. American insects, 2da ed. CRC Press, Boca Raton, Florida. 1003 p.

Bicha, W. 2006. New scorpionflies (Mecoptera: Panorpidae) from Jalisco, Michoacán, and Oaxaca, Mexico. Proceedings of the Entomological Society of Washington 108:24-34.

Byers, G. W. y R. Thornhill. 1983. Biology of the Mecoptera. Annual Review of Entomology 28:203-228.

Byers, G. W. 1994. Mexican species of *Kalobittacus* Esben-Petersen (Mecoptera: Bittacidae). The Canadian Entomologist 126:1093-1099.

Byers, G. W. 1996. Mecoptera. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, volumen I, J. Llorente- Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. p. 549-552.

Byers, G. W. 1999. A new *Bittacus* from southern Mexico (Mecoptera). University of Kansas Natural History Museum Special Publications 24:121-123.

Byers, G. W. 2000. Four new Mecoptera from Mexico. Journal of the Kansas Entomological Society 73:77-83.

Byers, G. W. 2001. New Mexican Mecoptera. Journal of the Kansas Entomological Society 74:92-100.

Byers, G. W. 2002. Scorpionflies, hangingflies, and other Mecoptera. The Kansas School Naturalist 48:1-16.

Byers, G. W. 2011. Additions to the Mecoptera of Mexico. Journal of the Kansas Entomological Society 84:1-11.

Carpenter, F. M. 1931. The biology of the Mecoptera. Psyche 38:41-55.

Engqvist, L. y K. P. Sauer. 2001. A life-history perspective on strategic mating effort in male scorpionflies. Behavioral Ecology 13:632-636.

Esben-Petersen, P. 1921. Mecoptera. *In* Collections Zoologiques du Baron Edm. de Selys Longchamps, Fasc. V (Deuxième partie). Hayez, Bruxelles. 172 p.

Ferrington, L. C., Jr. 2008. Global biodiversity of scorpionflies and hanginflies (Mecoptera) in freshwater. Hidrobiologia 595:443-445.

Grimaldi, D. y M. S. Engel. 2005. Evolution of the insects. Cambridge University Press, New York. 755 p.

Gullan, P. J. y P. S. Cranston. 2010. The insects: an outline of entomology, 4a ed. Wiley-Blackwell, Oxford. 584 p.

Machado, R. J. P., F. S. P. Godoi y J. A. Rafael. 2009. Neotropical Mecoptera (Insecta): new generic synonymies, new combinations, key to families and genera, and checklist of species. Zootaxa 2148:27-38.

Morrone, J. J. 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. M&T-Manuales y Tesis SEA, vol. 3, Zaragoza. 148 p.

Penny, N. D. 2011. World checklist of extant Mecoptera species. California Academy of Sciences, San Francisco.http://research.calacademy.org/ent/resources/mecoptera; última consulta: 05.II.2013.

Potter, E. 1938. The internal anatomy of the order Mecoptera. Transactions of the Royal Entomological Society of London 87:467-501.

Riek, E. F. 1954. The Australian Mecoptera or scorpion-flies. Australian Journal of Zoology 2:143-168.

Shepard, W. D. y A. Contreras-Ramos. 2009. Neuroptera y Mecoptera. *In* Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos, E. Domínguez y H. R. Fernández (eds.). Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina. p. 247-254.

Thornhill, R. 1976. Sexual selection and nuptial feeding behavior in *Bittacus apicalis* (Insecta: Mecoptera). The American Naturalist 110:529-548.

Triplehorn, C. A. y N. F. Johnson. 2005. Borror and DeLong's introduction to the study of insects, 7th ed. Thomson Brooks/Cole, Belmont, California. 864 p.

Webb, D. W. 1975. New species of *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae). Entomological News 85:171-173.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S345-S352, 2014
DOI: 10.7550/rmb.35267

Biodiversidad de Siphonaptera en México

Biodiversity of Siphonaptera in Mexico

Roxana Acosta-Gutiérrez✉

Departamento de Biología Evolutiva, Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.
✉ *roxana_a2003@yahoo.com.mx*

Resumen. Los Siphonaptera son insectos parásitos de vertebrados endotermos, aves y mamíferos, parasitando en mayor medida al orden Rodentia; se encuentran distribuidos ampliamente en todas las zonas del mundo, excepto en la Antártida por lo que se le considera un grupo cosmopolita. Es considerado un grupo diverso, se han reportado para todo el mundo alrededor de 2 575 especies de pulgas. En México existen 172 especies, que pertenecen a 8 familias, ésto correspondería al 6.8% del total de las pulgas en todo el mundo. Las familias Ceratophyllidae (74 especies) y Ctenophthalmidae (45 especies) son las más abundantes en el país. Éste es un grupo de importancia sanitaria ya que son capaces de transmitir enfermedades como la peste, tifus y helmintiasis, entre otras.

Palabras clave: Siphonaptera, parásitos, pulgas, México.

Abstract. Siphonaptera are insect parasites of endotherm vertebrates, birds and mammals, occurring more abundantly in the Order Rodentia. Fleas are distributed widely in the world, except in Antartica, and are considered cosmopolites. This group of insects is diverse, with 2 575 species reported worldwide. Mexico has 172 species that belong to 8 families; representing 6.8% of the world's flea fauna. Ceratophyllidae (74 species) and Ctenophthalmidae (45 species) are the most abundant families in Mexico. Fleas have sanitary importance because they are vectors of diseases like plague, typhus and helminthiasis.

Key words: Siphonaptera, parasites, fleas, Mexico.

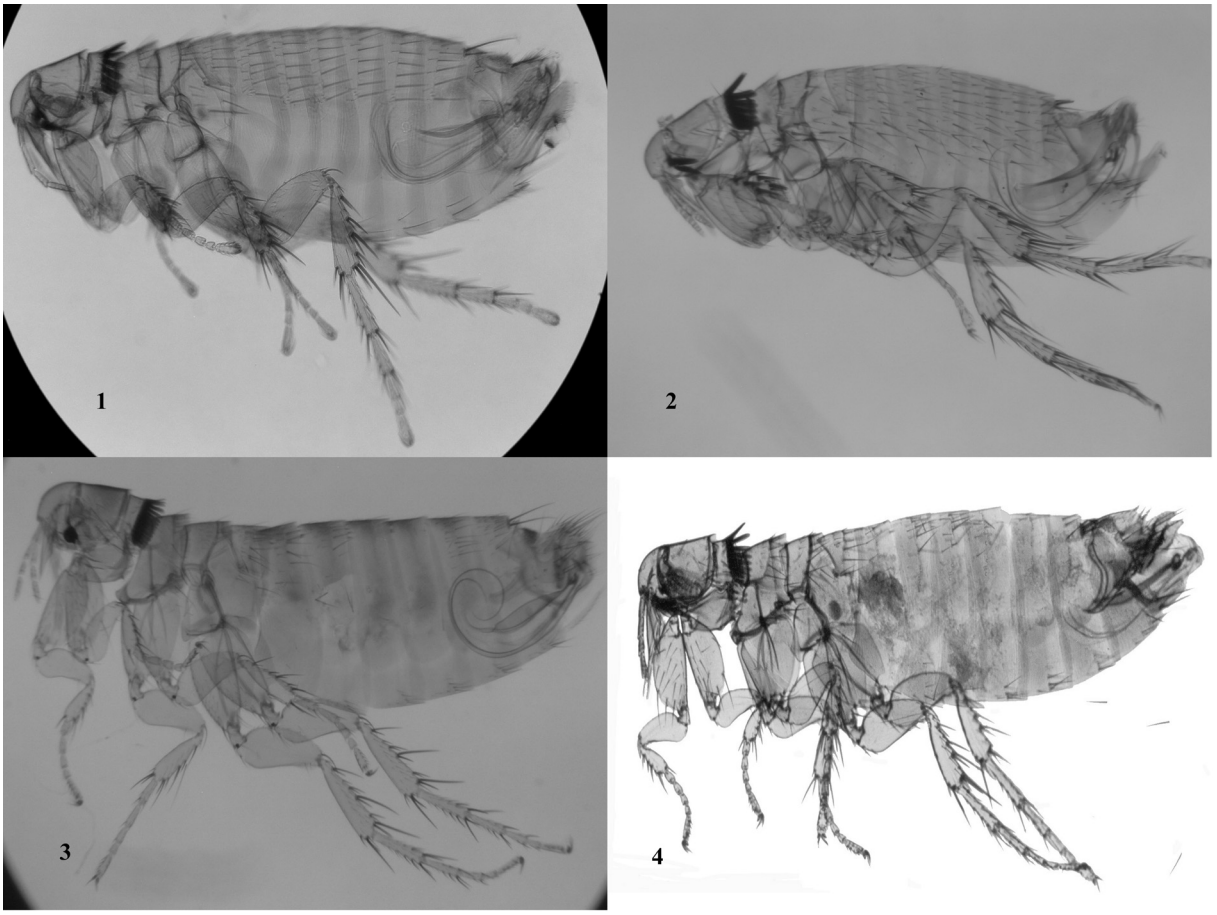
Introducción

Las pulgas (Siphonaptera) son un grupo especializado de insectos, que son parásitos obligados de aves y mamíferos, en particular de roedores, los cuales constituyen casi el 74% de sus huéspedes conocidos (Marshall, 1981; Traub, 1985). Se calcula que a nivel mundial existen alrededor de 3 000 especies y subespecies de pulgas; sin embargo, actualmente cerca de 2 575 han sido descritas (Lewis y Lewis, 1985; Lewis, 1993, 1998; Linardi y Guimarães, 2000; Whiting et al., 2008). Las pulgas ocupan una amplia variedad de hábitats y son casi cosmopolitas, ya que se encuentran desde los desiertos y bosques tropicales hasta las zonas de tundra, exceptuando la Antártida (Whiting et al., 2008).

Descripción morfológica y ciclo de vida. Las pulgas (Figs. 1-4) son pequeños insectos parásitos, que miden de 1-8 mm. No presentan alas y son los únicos insectos que tienen el cuerpo comprimido lateralmente, el tórax está muy reducido, tienen patas modificadas para el salto, el cuerpo y patas están cubiertos con sedas y espinas pequeñas, los adultos están fuertemente esclerotizados. La cabeza es de forma triangular, usualmente con ojos evidentes. Los adultos se alimentan de sangre utilizando un aparato bucal que está modificado para picar y succionar, por lo cual se dice que son hematófagos: al alimentarse inyectan saliva la cual contiene anticoagulantes que permiten que la sangre se mantenga líquida y se puedan alimentar rápidamente (Rothschild, 1975; Ford et al., 2004). Su ciclo de vida consiste de 4 etapas de desarrollo: huevo, larva, pupa y adulto. Los huevos son depositados entre el pelo del huésped y posteriormente caen al nido, donde se convierten en larvas (3 estadios), que se alimentan de materia orgánica y detritus, incluyendo las heces de los adultos. Cuando alcanzan su mayor tamaño, construyen un saco con secreciones de sus glándulas salivales, pasando por pupa en un periodo de tiempo que puede ser desde semanas, meses o incluso un año, hasta que son estimuladas por el CO2 del huésped potencial y emergen como adultos (Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Forma de vida y hábitat. Por la forma de su cuerpo son capaces de moverse entre el pelo de sus huéspedes de manera rápida. Son buenas saltadoras, debido a que la coxa

Recibido: 21 enero 2013; aceptado: 13 agosto 2013



Figuras 1-4. 1, *Strepsylla mina* Traub, 1950, macho; 2, *Meringis dipodomys* Kohls, 1938, macho; 3, *Plusaetis equatoris* (Jordan, 1933), macho; 4, *Ctenophthalmus tecpin* Morrone, Acosta y Gutiérrez, 2000, macho.

del último par de patas está muy desarrollada y contiene una almohadilla de una proteína altamente elástica llamada resilina, la cual genera la energía necesaria para que la pulga salte, lo que les permite llegar a su huésped o escapar de sus depredadores. Algunas pulgas presentan ctenidios ubicados comúnmente en la cabeza y algunas veces en el abdomen, que las ayudan a permanecer en el pelo de sus huéspedes y pasar la mayor parte del tiempo sobre él; sin embargo, algunas de las especies pasan mayor tiempo en los nidos o sitios de descanso, lo que les permite estar cerca de su huésped (Johnson, 1957). Son ectoparásitos que se alimentan de animales, aves y mamíferos, de sangre caliente; cerca del 94% de las especies de pulgas conocidas parasita mamíferos, roedores en su mayoría, y el 6% aves (Barrera, 1953; Stark, 1958).

Referencias de los estudios generales más importantes. Se ha reconocido que debido a que el estudio de estos organismos no ha sido constante, los trabajos no son abundantes para el grupo. Sin embargo, han existido periodos de gran producción, como lo fue a mediados del siglo XX y los últimos 20 años, por los que se puede reconocer el estudio sistemático de las pulgas mexicanas. El trabajo de Morales-Muciño y Llorente-Bousquets (1986), que recopiló información sobre la sifonapterofauna de México haciendo un recuento de los registros e investigaciones realizados sobre estos insectos, desde la época prehispánica hasta mediados de la década de los ochenta del siglo XX, abarca a aquellos autores que realizaron importantes aportaciones sobre los sifonápteros de México, entre los que están: G. E. Haas, G. P. Holland, I. Fox, G. M. Kohls, R. Traub, W. L. Jellison, K. Jordan y C. A. Hubbard. Destaca la actividad de Alfredo Barrera, quien fuera uno de los principales investigadores del grupo en el país y que realizó trabajos sobre taxonomía, evolución, ecología y biogeografía, generando a partir de ésto una de las colecciones de Siphonaptera más importantes en Latinoamérica. Posteriormente, Ponce y Llorente (1996) hicieron una revisión de la información histórica existente

sobre los sifonápteros de México y analizaron aspectos biogeográficos de las pulgas, recopilando nuevamente los trabajos que se habían hecho hasta ese momento. A partir de entonces se han continuado los estudios de la fauna de pulgas para el país, se han publicado principalmente listados y/o revisiones, nuevos registros y descripción de especies nuevas, lo que resulta en un incremento en el número de especies mexicanas y un mayor conocimiento acerca de su distribución. También se han realizado estudios que tratan de analizar las causas de su distribución. Entre estos trabajos están los de Morrone et al. (2000), Acosta (2003, 2010, 2011), Gutiérrez-Velázquez (2004), Gutiérrez-Velázquez y Acosta (2004), Hastriter (2004), Morrone y Gutiérrez-Velázquez (2005), Whitaker y Morales (2005), Acosta y Fernández (2006, 2007, 2009), Morrone y Acosta (2006), Salceda-Sánchez y Hastriter (2006), Gutiérrez-Velázquez et al. (2006), Acosta et al. (2008, 2009) y Falcón-Ordáz et al. (2012).

Importancia. La mayor relevancia de estos insectos es desde el punto de vista sanitario, médico y veterinario, debido a sus hábitos alimenticios y a que pueden alimentarse de diferentes especies de aves y/o mamíferos. Ésto aumenta su capacidad para la transmisión de patógenos, como por ejemplo algunas bacterias causantes de enfermedades como la peste bubónica (*Yersinia pestis*), que se transmite por las pulgas *Xenopsylla cheopis* y *Leptopsylla segnis* (Salceda-Sánchez, 2004). Otras enfermedades producidas por algunas rickettsias, son el tifo murino, que es transmitida al hombre por *X. cheopis,* mientras que la pulga *Pulex irritans* puede actuar como reservorio y mantener la enfermedad en la población. Otras pulgas comunes como *Ctenocephalides canis* y *C. felis* pueden actuar como huéspedes intermediarios del céstodo *Dipylidium caninum*, que parasita perros, gatos y al hombre (Harwood y James, 1987; Ford et al., 2004).

Diversidad

Número de especies y distribución. En México se distribuyen 4 de las 5 superfamilias de pulgas reconocidas y cuenta con 8 familias (Cuadro 1), que es el 50% de las registradas para el mundo: con este mismo porcentaje están representadas las 14 subfamilias, que incluyen 52 géneros de los 238 que hay en el mundo (Lewis, 1998; Adams y Lewis, 1995). Salceda-Sánchez y Hastriter (2006) mencionan que en México se conocían 163 especies de pulgas; las aportaciones de Acosta et al. (2006, 2009), Acosta y Fernández (2009) y Acosta (2010) elevaron el número a 172, lo que representa el 6.8% de la fauna de pulgas del mundo. El número de especies existentes en el territorio nacional seguramente es mayor, pues aún faltan por estudiar varios estados (Ponce-Bousquets, 1996; Gutiérrez-Velázquez, 2004; Gutiérrez-Velázquez et al., 2006; Salceda-Sánchez y Hastriter, 2006). Como se puede observar en la figura 5, pocos son los estados que presentan un número alto de especies, entre ellos están: Querétaro del cual no se conocía ninguna especie al momento de la publicación de Ponce y Llorente (1996) y ahora tiene

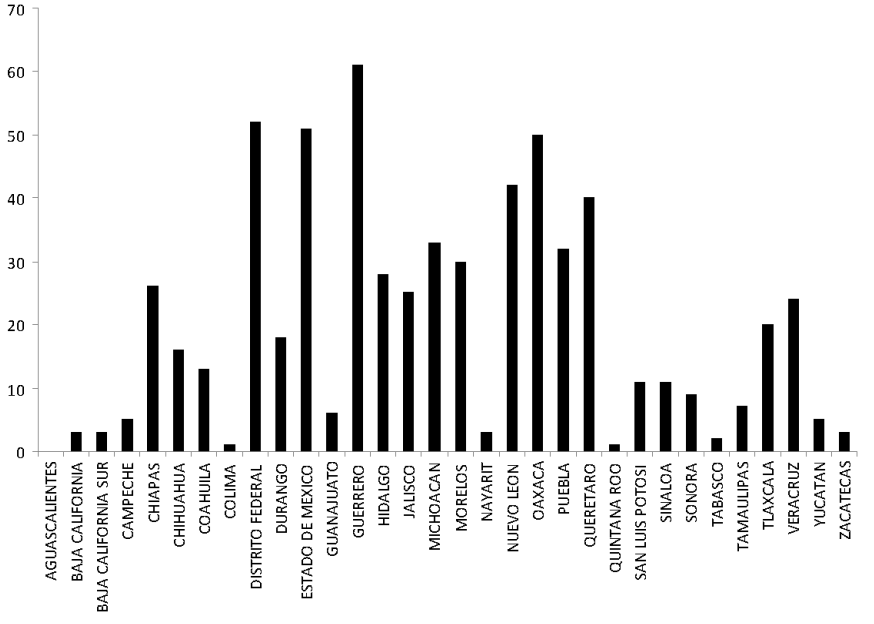


Figura 5. Gráfica de riqueza de especies de Siphonaptera por estados en México.

Cuadro 1. Riqueza de especies por familias de Siphonaptera en México

Familia	*Subfamilia*	*Tribu*	*Género*	*Núm. de especies*
Ceratophyllidae	Ceratophyllinae		*Amaradrix*	1
			Baculomeris	2
			Ceratophyllus	4
			Dasypsyllus	2
			Eumolpianus	2
			Jellisonia	12
			Kohlsia	11
			Malaraeus	1
			Nosopsyllus	1
			Opisodasys	4
			Orchopeas	7
			Oropsylla	2
			Pleochaetis	2
			Plusaetis	11
			Psittopsylla	1
			Thrassis	6
	Dactylopsyllinae		*Dactylopsylla*	1
			Foxella	6
Ctenophthalmidae	Anomiopsyllinae	Anomiopsyllini	*Anomiopsyllus*	10
			Stenistomera	1
	Ctenophthalminae	Ctenophthalmini	*Ctenophthalmus*	8
	Doratopsyllinae	Doratopsyllini	*Corrodopsylla*	2
		Tritopsyllini	*Adoratopsylla*	1
	Neopsyllinae	Phalacropsyllini	*Catallagia*	
			Epitedia	1
			Meringis	4
			Phalacropsylla	2
			Strepsylla	12
	Rhadinopsyllinae	Rhadinopsyllini	*Rhadinopsylla*	2
	Stenoponiinae		*Stenoponia*	2
Hystrichopsyllidae	Hystrichopsyllinae	Hystrichopsyllini	*Atyploceras*	3
			Hystrichopsylla	5
Rhopalopsyllidae	Rhopalopsyllinae		*Polygenis*	6
			Rhopalopsyllus	2
Leptopsyllidae	Leptopsyllinae	Leptopsyllini	*Leptopsylla*	1
			Peromyscopsylla	2
Ischnopsyllidae	Ischnopsyllinae	Ischnopsyllini	*Myodopsylla*	5
		Sternopsyllini	*Hormopsylla*	2
			Ptilopsylla	1
			Rothschildopsylla	1
			Sternopsylla	1

Cuadro 1. Continúa

Pulicidae	Pulicinae	Archaeopsyllini	*Ctenocephalides*	2
		Pulicini	*Echidnophaga*	1
			Pulex	6
		Spilopsyllini	*Actenopsylla*	1
			Cediopsylla	4
			Euhoplopsyllus	3
			Hoplopsyllus	2
		Xenopsyllini	*Xenopsylla*	1
	Tunginae	Hectopsyllini	*Hectopsylla*	2
		Tungini	*Tunga*	2

registradas 40 especies; Oaxaca, que aumentó a 51 especies, duplicando el número registrado anteriormente; el Distrito Federal, que cuenta con 52 especies; Guerrero, que es una de las entidades con el mayor número de especies de pulgas (62); Tlaxcala, que tenía registradas solamente 11 especies y ahora cuenta con 21. A pesar de estos avances, el conocimiento de las pulgas no se ha incrementado para algunos otros estados y 13 de ellos tienen menos de 10 especies de pulgas reportadas, como Aguascalientes, Colima y Nayarit por mencionar algunos. De igual manera se advierte que la mayoría de los estados con pocas especies documentadas se encuentran al norte del país. Esto hace evidente que aún falta trabajo de campo y recolectas sobre todo en las zonas áridas al norte del país, por ejemplo, Chihuahua, Coahuila, Sonora, Sinaloa y Tamaulipas.

Nivel de endemismo. Como lo hacen notar Ponce y Llorente (1996), poco se sabe respecto al endemismo de las pulgas mexicanas debido a que el conocimiento del grupo se encuentra disperso y/o es escaso. Ello hace difícil determinar el endemismo a nivel local, por lo que estos insectos no se encuentran considerados en las listas de endemismo o conservación en la Nom-059-Semarnat-2010. A pesar de esto, podemos darnos cuenta que un alto porcentaje de las pulgas registradas son endémicas de Mesoamérica y son parásitas de roedores. Un claro ejemplo son los géneros de Ceratophyllidae: *Kohlsia*, *Plusaetis* y *Jellisonia* (Barrera, 1955; Traub, 1950, 1985), mientras que *Strepsylla* (Ctenophthalmidae) es considerada endémica de la región del Caribe según la clasificación de Medvedev (2006). Se ha mencionado que la mayoría de los ceratofílidos mexicanos son endémicos de zonas bien determinadas, como es el caso de *Kohlsia martini*, a la que sólo se le ha registrado en la sierra de Juaréz, lo mismo pasa para *K. pelaezi*, *Plusaetis ponsi* y *P. soberoni* en la sierra Madre del Sur (Ponce y Llorente, 1996). *Anomiopsyllus perotensis* sólo ha sido registrada para *Neotoma nelsoni* en Perote, Veracruz (Acosta y Fernández, 2009).

Estimación de la riqueza. En cuanto a la riqueza de especies por familia en el país se observa que de las 8 familias presentes, Ceratophyllidae tiene la mayor cantidad de especies con 74, seguida por Ctenophthalmidae con 45 (Cuadro 1), mientras que Leptopsyllidae y Tungidae tienen solamente 3 y 4 especies, respectivamente. Derivado de lo anterior el grupo con mayor presencia en los estados son los ceratofílidos, los cuales son de afinidad holártica, sin embargo, algunos representantes alcanzan su distribución hasta el sur del continente. Las especies de Ctenophthalmidae e Hystrichopsyllidae van disminuyendo en riqueza específica conforme se acercan al sur del país, para los ropalopsílidos que registran pocas especies en México, va aumentando su número en dirección norte-sur en el continente, donde presentan una gran diversidad y son consideradas de afinidad neotropical.

Muchas de las especies de pulgas pueden ser encontradas en varias familias de mamíferos, sin embargo, existe una familia de pulgas, Ischnopsyllidae, que está exclusivamente relacionada al orden Chiroptera (murciélagos) (Cuadro 2), mientras que algunas de las especies de Ceratophyllidae parasitan aves. En México los Siphonaptera parasitan cerca de 253 especies de mamíferos, de los cuales el mayor porcentaje pertenece a los roedores (Whitaker y Morales-Malacara, 2005). Para las aves, hay muy pocos registros y la información es escasa, por lo que no se han podido contabilizar el número de especies parasitadas (Cuadro 2).

Pocos son los estudios que se han realizado como tal para las regiones biogeográficas del país en cuanto a este grupo de insectos parásitos, y ésto se debe a que en la mayoría de los casos los trabajos realizados tenían como objetivo principal el conocimiento de la fauna de mamíferos o aves de algunas regiones en particular, sin prestar mayor importancia a la colecta de sus ectoparásitos. De tal manera que el conocimiento de la fauna de pulgas para cada una de las regiones biogeográficas del país es escaso y/o se encuentra disperso. En este sentido, uno

Cuadro 2. Órdenes de mamíferos y aves parasitados por sifonápteros de México

	Ceratophyllidae	Ctenophthalmidae	Hystrichopsyllidae	Rhopalopsyllidae	Leptopsyllidae	Ischnopsyllidae	Pulicidae	Tungidae
Mamíferos								
Rodentia	X	X	X	X	X		X	X
Insectivora		X	X					
Chiroptera						X		
Carnivora				X			X	
Artiodactyla	X						X	
Perissodactyla							X	
Lagomorpha							X	
Aves								
Apodiformes	X							
Galliformes	X							

de los primeros trabajos es el de Barrera (1953) con su estudio de los Siphonaptera de la cuenca de México, donde registró 39 especies de pulgas: continuado por Barrera (1968), que presenta las pulgas parásitas de mamíferos del volcán Popocatépetl, llevando a cabo un análisis de tipo altitudinal. Pérez-Ortiz (1976) estudió la fauna de pulgas del derrame del Chichinautzin, encontrando un patrón altitudinal similar al reportado por Barrera (1968). Ponce y Llorente (1993) efectuaron un estudio acerca de la distribución altitudinal de los sifonápteros de la sierra de Atoyac de Álvarez. Ponce y Rodríguez (1993) publicaron un análisis de la pulicofauna del parque estatal de Omiltemi en Guerrero. Gutiérrez-Velázquez y Acosta (2004) realizaron un estudio para la sierra Madre Oriental, con el fin de caracterizarla en función de la fauna de pulgas. Acosta y Fernández (2006) realizaron un inventario de las pulgas de roedores y lagomorfos del Parque Nacional Malinche, Tlaxcala. Morrone y Gutiérrez-Velázquez (2005) trataron de identificar si la diversificación de los parásitos corresponde a la que sufrieron sus hospederos mamíferos en función del número de especies de pulgas y mamíferos en la Faja Volcánica Transversal (FTV). Acosta y Fernández (2007) recopilaron información sobre las pulgas de esta provincia con el fin de reconocer qué estados de esta región están mejor conocidos en cuanto a su pulicofauna y analizar las relaciones que existen entre las pulgas y sus huéspedes en la provincia FTV.

Se construyó una curva de acumulación de especies a partir de la lista de publicada por Salceda-Sánchez y Hastriter (2006), donde se observa que iniciando el siglo XX se presenta un aumento en la descripción de especies de pulgas. Esto se debió en gran parte al descubrimiento de un brote de peste bubónica en San Francisco, California, por lo que se incrementó el interés en el estudio de estos insectos tanto en los Estados Unidos como en Canadá. Carl. F. Baker es considerado como el iniciador del estudio de las pulgas en Norteamérica y fue quien describió una las primeras pulgas para México (*Typhlopsylla mexicana= Leptopsylla sengis*) (Morales-Muciño y Llorente-Bousquets, 1986). Para México, de manera un tanto esporádica, se fueron describiendo especies, incrementando así su número lentamente. Con el trabajo que realizó Traub (1950) y que representa un gran aporte a la sifonapterología del país, se incrementa considerablemente el conocimiento de los Siphonaptera mexicanos, aunado a los aportes destacados de Alfredo Barrera, Luis Vargas y de otros extranjeros. Esto se puede observar claramente en la figura 6, que se mantuvo así por varios años y es claro que aún no se ha alcanzado la asíntota de la curva. En los últimos 10 años se han descrito 10 especies y obtenido nuevos registros para el país, lo que hace pensar que aún falta mucho por encontrar (Barrera, 1968; Ponce y Llorente, 1996; Gutiérrez-Velázquez et al., 2006). Se cree que aún falta por conocerse cerca del 50% de la fauna de pulgas del país, sobre todo en aquellas zonas donde no se han realizado esfuerzos de recolecta como el norte del país, que puede albergar una gran cantidad de especies nuevas.

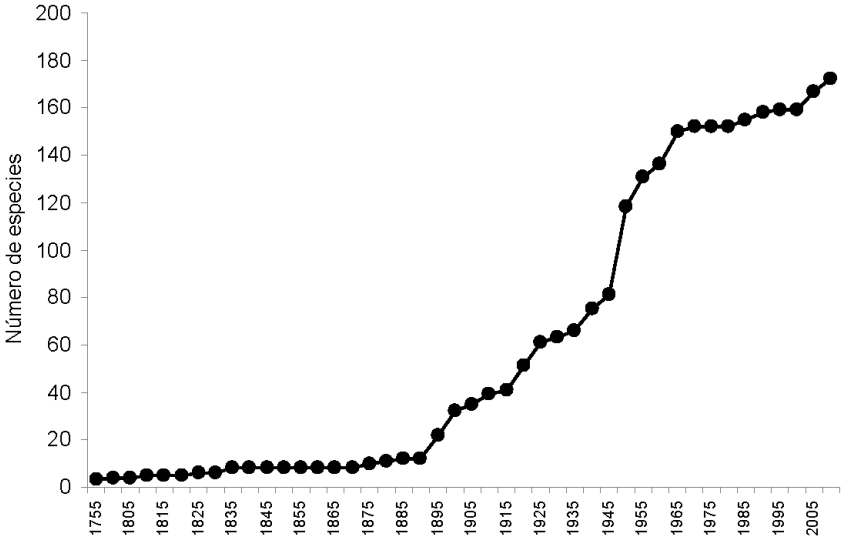


Figura 6. Curva acumulativa de especies descritas por intervalos de 5 años (a partir de la lista de Salceda-Sánchez y Hastriter, 2006).

Agradecimientos

A Juan J. Morrone y Jesús A. Fernández por los comentarios y sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

Acosta, R. 2003. New records of rodent fleas from Queretaro, México (Siphonaptera). Zootaxa 369:1-15.

Acosta, R. 2010. Five new Mexican species of the flea genus *Strepsylla* Traub, 1950 (Siphonaptera: Ctenophthalmidae: Neopsyllinae: Phalacropsyllini) with a phylogenetic analysis. Journal of Parasitology 96:285-298.

Acosta, R. 2011. Distributional data and taxonomic notes on the flea *Strepsylla* (Siphonaptera: Ctenophthalmida: Neopsylla: Phallacropsyllini). Revista Mexicana de Biodiversidad 82:1154-1162.

Acosta, R. y J. A. Fernández. 2006. Pulgas (Insecta: Siphonaptera): Fauna de pulgas asociadas a mamíferos. *In* Recursos naturales del Parque Nacional Malinche, J. A. Fernández y J. C. López (eds.). Coordinación General de Ecología, Gobierno del Estado de Tlaxcala, Tlaxcala. p. 157-174.

Acosta, R. y J. A. Fernández. 2007. Fauna de pulgas y sus huéspedes. *In* Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). UNAM. México, D. F. p. 357-370.

Acosta, R. y J. A. Fernández. 2009. A new species of *Anomyopsyllus* (Insecta: Siphonaptera), and noteworthy records of fleas from Nelson's woodrat, *Neotoma nelsoni* (Rodentia: Cricetidae) in the Oriental Basin, Mexico. Journal of Parasitology 95:532-535.

Acosta, R., J. A. Fernández y J. Falcón-Ordaz. 2006. New records of mammal fleas (Siphonaptera) in northern and central Mexico. Entomological News 117:69-72.

Acosta, R., J. A. Fernández, J. Llorente y M. C. Jimenéz. 2008. Catálogo de pulgas (Insecta: Siphonaptera). Serie de Catálogos del Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera" UNAM. Las Prensas de Ciencias, México, D. F. 111 p.

Acosta R., B. Salceda-Sánchez y H. E. Ponce-Ulloa. 2009. Two new species of the fleas *Kohlsia* Traub, 1950 (Siphonaptera: Ceratophyllidae) from Mexico. Zootaxa 2224:60-68.

Adams, N. E. y R. Lewis. 1995. An annotated catalog of primary types of Siphonatera in the National Museum of Natural History, Smithsonian Institution. Smithsonian Contributions to Zoology 560:1-86.

Barrera, A. 1953. Sinopsis de los sifonápteros de la Cuenca de México (Ins:Siph.) Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 8:219-236.

Barrera, A. 1955. Una nueva especie de sifonáptero mexicano: *Pleochaetis ponsi* nov. sp. (Ceratophyllidae). Acta Zoológica Mexicana 1:1-7.

Barrera, A. 1968. Distribución cliserial de los Siphonaptera del volcán Popocatépetl, su interpretación biogeográfica. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 39:35-100.

Falcón-Ordaz J., R. Acosta, J. A. Fernández y G. Lira-Guerrero. 2012. Helmintos y sifonápteros parásitos de cinco especies de roedores en localidades de la Cuenca Oriental, en el centro de México. Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 28:287-304.

Ford, P. L., R. A. Fagerlund, D. W. Duszynski y P. J. Polechla. 2004. Fleas and lice of mammals in New Mexico. Gen. Tech. Rep. RMRS-GTR-123. Fort Collins, CO: U.S. Department of Agriculture. Rocky Mountain Research Station. 57 p.

Gutiérrez-Velázquez, A. L. 2004. Análisis biogeográfico

preliminar del orden Siphonaptera (Arthropoda: Insecta) en México. Tesis maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma México. 101 p.

Gutiérrez-Velázquez, A. L. y R. Acosta. 2004. Relaciones biogeográficas basadas en la distribución de Siphonaptera (Insecta). *In* Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa (eds.). Las Prensas de Ciencias, México, D. F. p. 393-416.

Gutiérrez-Velázquez, A. L., R. Acosta y L. Ortiz. 2006. Distribución del orden Siphonaptera. *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, México, D. F. p. 591-628.

Hastriter, M. W. 2004. Revision of the flea genus *Jellisonia* Traub, 1944 (Siphonaptera: Ceratohpyllidae). Annals of the Carnegie Museum 73:213-238.

Johnson, P. T. 1957. A classification of the Siphonaptera of South America with descriptions of new species. Memoirs of Entomological Society of Washington 5:1-298.

Lewis, R. E. 1993. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Part 8. New taxa described between 1984 and 1990, with a current classification on the order. Entomological Society of America 30:239-256.

Lewis, R. E. 1998. Resumé of Siphonaptera (Insecta) of the world. Journal of Medical Entomology 35:377-389.

Lewis, R. E. y J. H. Lewis. 1985. Notes on the geographical distribution and host preferences in the order Siphonaptera. Journal of Medical Entomology 22:134-152.

Linardi M. P. y L. R. Guimarães. 2000. Sifonápteros do Brasil. Museu de Zoologia, São Paulo. 291 p.

Marshall, A. 1981. The ecology of ectoparasitic insects. Academic Press, Londres. 459 p.

Medvedev, S. G. 2006. Classification of flea families (Siphonaptera): I. Family Hystrichopsyllidae (First Part). Entomological Review 86:460-477.

Morales-Muciño, J. C. y J. Llorente-Bousquets. 1986. Estado actual del conocimiento de los Siphonaptera de México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 2:497-554.

Morrone, J. J. y R. Acosta. 2006. A synopsis of the fleas (Insecta: Siphonaptera) parasitizing New World species of Soricidae (Mammalia: Insectivora). Zootaxa 1354:1-30.

Morrone, J. J., R. Acosta y A. L. Gutiérrez-Velázquez. 2000. Cladistics, biogeography, and host relationships of the flea subgenus *Ctenophthalmus (Alloctenus),* with the description of a new Mexican species (Siphonaptera: Ctenophthalmidae). Journal of the New York Entomological Society 108:1-12.

Morrone, J. J. y A. Gutiérrez-Velázquez. 2005. Do fleas (Insecta: Siphonaptera) parallel their mammal host diversification in the Mexican transition zone? Journal of Biogeography 32:1315-1325.

Pérez-Ortiz, T. M. 1976. Distribución de Siphonaptera en el derrame lávico del Chichinautzin, Morelos: su interpretación ecológica y biogeográfica. Tesis, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 156 p.

Ponce, H. y J. Llorente. 1993. Distribución de los Siphonaptera (Arthropoda; Insecta) de la Sierra de Atoyac de Álvarez, Gro., México. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 11:1-73.

Ponce, H. y J. Llorente. 1996. Siphonaptera. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis del conocimiento, J. Llorente-Bousquets, A. García-Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 553-565.

Ponce-Ulloa, H. y G. Rodríguez. 1993. Insectos ectoparásitos de mamíferos. *In* Historia natural del Parque Ecológico Estatal, Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, I. Luna y J. E. Llorente (eds.). Conabio-UNAM, México, D. F. p. 387-407.

Rothschild, M. 1975. Recent advances in our knowledge of the order Siphonaptera. Annual Review of Entomology 20:241-259.

Salceda-Sánchez, B. 2004. Clave para la identificación de adultos de las especies de pulgas (Insecta: Siphonaptera) comunes y de mayor importancia médica en México. Folia Entomológica Mexicana 43:27-41.

Salceda-Sánchez, B. y M. W. Hastriter. 2006. A list of the fleas (Siphonaptera) of Mexico with new host and distribution records. Zootaxa 1296:29-43.

Stark, H. E. 1958. The Siphonaptera of Utah. U. S. Department of Health, Education, and Welfare, Atlanta, Georgia. 239 p.

Traub, R. 1950. Siphonaptera of Central America and Mexico: A morphological study of the adeagus with descriptions of new genera and species. Fieldiana Zoology 1:1-127.

Traub, R. 1985. Coevolution of fleas and mammals. *In* Coevolution of parasitic arthropods and mammals, K. C. Kim (ed.). Wiley-Inter-Science, New York. p. 295-437.

Whitaker, J. O. y J. B. Morales-Malacara. 2005. Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of Mexico. *In* Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa, V. Sánchez-Cordero y R. Medellín (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Conabio. p. 535-666.

Whiting, M. F., A. S. Whiting, M. W. Hastriter y K. Dittmar. 2008. A molecular phylogeny of fleas (Insecta: Siphonaptera): Origins and host associations. Cladistics 24:677-707.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S353-S371, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31830

Biodiversidad de Lepidoptera en México

Biodiversity of Lepidoptera in Mexico

Jorge Llorente-Bousquets[1]✉, Isabel Vargas-Fernández[1], Armando Luis-Martínez[1], Marysol Trujano-Ortega[1], Blanca Claudia Hernández-Mejía[1] y Andrew D. Warren[2]

[1]*Museo de Zoología, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Ciudad Universitaria, Del. Coyoacán 04510 México D. F., México.*
[2]*McGuire Center for Lepidoptera and Biodiversity, Florida Museum of Natural History, University of Florida Gainesville, Florida 32611-2710, USA.*
✉ *jlb@hp.fciencias.unam.mx*

Resumen. Con base en un análisis exhaustivo de la bibliografía de Lepidoptera relacionada con México y en la revisión de la megabase MARIPOSA (>500 000 registros y ejemplares), se presenta una síntesis sobre la riqueza mundial, sus estimados y sus proporciones con México, así como un examen detallado de la distribución de la riqueza y el endemismo de Papilionoidea *s. lat.,* una de las superfamilias mejor conocidas para México. La distribución va precedida por un resumen de las contribuciones del equipo respecto a estudios estatales, fisiográficos y vegetacionales realizados durante las últimas 3 décadas. En cifras resumidas, se estima que México contiene 23 750 especies de Lepidoptera, con cerca de 14 500 descritas y documentadas. La cifra real y la estimada se acercan al 10% de representación en México. Lo mismo ocurre con el porcentaje de Papilionoidea (*s. lat.*) de México respecto al mundial. Los porcentajes de endemismo en especies de las familias de Papilionoidea para el país fueron: Hesperiidae 15.83%, Papilionidae 6.3%, Pieridae 12.98%, Lycaenidae 5.27%, Riodinidae 16.29% y Nymphalidae 11.86%. Si se consideran las subespecies, el endemismo en general aumenta a 22.2%, casi la cuarta parte de los taxones de este nivel. Se tabula el número de especies y las endémicas representadas en cada estado y provincia biogeográfica a partir de una lista con cerca de 450 subespecies endémicas. El estado de Oaxaca y la provincia biogeográfica Sierra Madre del Sur contienen la mayor singularidad proporcional por su endemismo, mientras que Chiapas y la provincia Costa del Golfo de México contienen la mayor riqueza.

Palabras clave: riqueza, endemismo, biogeografía, Papilionoidea, mariposas.

Abstract. Based on a thorough analysis of the literature on Lepidoptera associated with Mexico, and a review of the database MARIPOSA (> 500 000 records and specimens), a synthesis of the global Lepidoptera diversity is presented, including estimates and proportions of diversity and endemism in Mexico. In addition, a detailed examination of the species richness and endemism of one of the best-known families in Mexico, Papilionoidea *s. lat.*, is provided, preceded by a summary of state-level, habitat-specific and transect-based research on Lepidoptera diversity conducted over the past 3 decades. In summary, Mexico hosts about 14 500 documented species of Lepidoptera, with about 23 750 species estimated. These figures suggest that 10% of the world's Lepidoptera taxa are represented in Mexico. Among Papilionoidea, similarly, about 10% of the world's taxa are reported from Mexico. Percentages of endemic species for the various families of Papilionoidea in Mexico are: Hesperiidae 15.83%, Papilionidae 6.3%, Pieridae 12.98%, Lycaenidae 5.27%, Riodinidae 11.86% and Nymphalidae 16.29%. When subspecies are considered, 22.2% of these taxa are endemic to Mexico, almost a quarter of all subspecies in the country. The number of endemic taxa represented in each state and biogeographic province is tabulated from a list of about 450 endemic subspecies. Oaxaca and the Sierra Madre del Sur represent the state and biogeographic province with the highest proportion of endemic taxa, while Chiapas and the Gulf Coast region represent the state and biogeographic province hosting the greatest overall diversity.

Key words: richness, endemism, biogeography, Papilionoidea, butterflies.

Introducción

Los Arthropoda conforman cerca del 80% del total del reino Animalia; este último registra a la fecha poco más de 1 550 000 especies (Zhang, 2011). Los Lepidoptera, junto con Diptera, Hymenoptera y Coleoptera se reconocen como los 4 órdenes hiperdiversos de la clase Insecta (Martin-Piera et al., 2000), con un número de especies superior a los 650 000. De los Lepidoptera se han descrito y denominado unas 155 000 especies (Apéndice), es decir, constituyen el 10% del total de las especies animales; aunque las estimaciones oscilan entre

Recibido: 09 mayo 2012; aceptado: 31 agosto 2012

255 000 y cerca del medio millón de especies (Kristensen et al., 2007).

Avances importantes sobre la filogenia, la clasificación y análisis de la diversidad del reino Animalia pueden encontrarse en Zhang y Shear (2007) y Zhang (2011), quienes recapitulan escuetamente sobre los Lepidoptera. Sobre este grupo hiperespecioso, Heppner (1991, 1998), Scoble (1992), Kristensen (1998, 2004) y Kristensen et al. (2007) han realizado estudios sintéticos. Tales monografías son referencia obligada para todos los lepidopterólogos interesados en la diversidad y evolución de dicho orden.

Publicaciones. Dado que diversos subgrupos de Lepidoptera se consideran modelos de estudio biológico general en varias disciplinas, a menudo aparecen textos especializados sobre ello, que reúnen a los principales expertos mundiales. Por ejemplo, en genética, el libro de Goldsmith y Marec (2010); en bioconservación, la compilación de Dover et al. (2011); en embriología endocrinológica, el volumen colectivo de Goldsmith y Wilkins (2006); en ecología evolutiva de mariposas, el de Boggs et al. (2003) o el editado por Vane Wright y Ackery (1989): *The biology of the butterflies.*

No existe un volumen integral y contemporáneo sobre la historia de la lepidopterología; lo que se conoce está disperso en las introducciones o antecedentes de muchas y variadas monografías, revisiones y atlas regionales o mundiales. Tales contribuciones con frecuencia se reducen a algunos periodos de tiempo, a algunos subgrupos o taxones, o bien, a algunas subregiones o países (*v. gr.*, Michán et al., 2004, 2005).

Los estudios generales más extensos para los Lepidoptera del mundo o de México y Centroamérica continúan siendo *Die Gross-Schmetterlinge der Erde* (*The Macrolepidoptera of the world*) editado por Seitz (1906-1954) y la *Biologia Centrali Americana* de Godman y Salvin (1878-1901), hoy en línea (http://www.sil.si.edu/digitalcollections/bca/). Para el país se pueden agregar resúmenes de actualización, como el *Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos* de Hoffmann (1940, 1941, 1942) y los distintos capítulos que aparecen en *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de los artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento*, obra de Llorente et al. (1996a, 2000, 2004b) y Llorente y Morrone, (2002), editada en 4 volúmenes.

En las últimas 4 décadas se han generado numerosas monografías, revisiones y atlas de gran relevancia para las grandes regiones biogeográficas donde México está comprendido. Por su calidad, participación de expertos e ilustraciones sobresale la importante serie *The moths of America, North of Mexico,* que desde 1970 se publicó fascicularmente durante más de 2 décadas, y el *Atlas of Neotropical Lepidoptera*, que John Heppner edita mediante la Association for Tropical Lepidoptera con sede en Gainesville, Florida.

A lo largo del siglo XX, numerosas revistas entomológicas y lepidopterológicas, además de publicaciones especializadas de los órganos de difusión de muchos museos y sociedades de entomología o lepidopterología (locales, nacionales, regionales o mundiales), han publicado miles o tal vez decenas de miles de trabajos sobre el orden Lepidoptera o sus subgrupos. Síntesis de esas publicaciones aparecen, como ejemplos importantes, en Heppner (1991), Kristensen (1998) y Lamas (2000, 2008, 2010).

Sólo para Hesperioidea y Papilionoidea, Lamas et al. (1995) y Lamas (2010) compilaron alrededor de 13 000 trabajos ropalocerológicos en el Neotrópico, básicamente desde Linnaeus (1758) a la fecha. Luis et al. (2000) registraron un número próximo a los 1 800 trabajos sobre el mismo grupo y en el mismo periodo para México. Debe considerarse que los Rhopalocera comprenden cerca del 12% de los Lepidoptera y tal vez sea uno de los grupos mejor conocidos, pero aún no bien conocidos. Entonces, un catálogo completo del número de publicaciones sobre Rhopalocera en el mundo posiblemente supere los 50 000 y para el total de los Lepidoptera quizá sean más de un cuarto de millón las citas bibliográficas.

En la última década han surgido varias fuentes electrónicas profesionales, cada vez mejores y más frecuentemente consultadas (*v. gr.,* Lamas, 2000, 2010; Kristensen et al., 2007; Beccaloni et al. http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/lepindex/index.html). Finalmente, es relevante citar la obra coordinada por Nye (1975-1991), que en 6 volúmenes compila los más de 15 000 nombres genéricos de las polillas del mundo, una obra fundamental para todo lepidopterólogo.

Instituciones y museos. El sistema de referencia nomenclatural de los lepidopterólogos, al igual que el resto de los animales, subyace en ejemplares tipo que se alojan en colecciones institucionales, museos y universidades. En este orden de insectos, 30 instituciones son las más importantes; algunas de las principales son el Museo Británico de Historia Natural (Londres), el Museo Nacional de Historia Natural dependiente de la Smithsonian Institution (Washington, D.C.,), el McGuire Center para Lepidoptera y Biodiversidad ligado a la Universidad de Florida (Gainesville), el Museo Americano de Historia Natural (Nueva York) y desde luego, para México, la Colección Nacional de Insectos del Instituto de Biología, UNAM (México, D.F). La selección concuerda con los catálogos de Bridges (1983, 1988), que informan acerca del depósito de tipos en los museos, entre otros aspectos de gran interés.

Morfología, posición filogenética y definición de Lepidoptera. La anatomía y morfología de los lepidópteros, tanto de estados juveniles como de adultos, ha sido compilada

por diversos autores. Las obras de Eaton (1988), Heppner (1998), Dias (2006) y Kristensen et al. (2007) ofrecen resúmenes y guías excelentes para este orden, con numerosas ilustraciones y claves de los grandes grupos (subórdenes, superfamilias o familias) a nivel mundial o del Neotrópico.

Kristensen (1984) y Kristensen y Skalski (1998) propusieron un esquema de un imago que han seguido Heppner (1998) y Kristensen et al. (2007), y que resume muy bien el plan básico del orden, incluyendo las sinapomorfías de Lepidoptera con su grupo hermano, los Trichoptera. El esquema de Heppner (1988; Fig. 1) destaca por sí solo autapomorfías y sinapomorfías cuyos trazos de detalle están basados en los trabajos originales de Hannemann (1956), Sharplin (1963), Mickoleit (1969), Suomalainen (1969), Bacceti et al. (1970), Matsuda (1970) y Common (1970), a los que se refirió Kristensen (1984).

No obstante, cabe destacar que el nombre lepidóptero (*lepidos*–escama, *pteron*–ala) que significa alas con escamas, es una generalización del taxón. No es éste el único carácter, aunque sí el más conspicuo; hay otros caracteres morfológicos (Fig. 1) que singularizan el orden. Las sedas de su grupo hermano (Trichoptera) en Lepidoptera evolucionan a escamas. Kristensen et al. (2007) destaca que la monofilia de Lepidoptera está bien apoyada en una impresionante cantidad de sinapomorfías y autapomorfías. Los Trichoptera con los Lepidoptera constituyen los Amphiesmenoptera que, a su vez, se relacionan cercanamente con los Antliophora (mecopteroideos, Siphonaptera y Diptera) para formar los Mecopterida o clado "Panorpoide", incluido en los Endopterygota, un grupo monofilético supraordinal de los Holometabola.

Clasificación, diversidad alfa y filogenia. Una historia general de las clasificaciones supragenéricas en los Lepidoptera se resume en los trabajos de Heppner (1998) y Kristensen et al. (2007). Las clasificaciones de suborden son relativamente estables y de consenso desde el trabajo de Common (1970), con 4 subórdenes, pero en el de superfamilia (40 a 49) y familia (124 a 139), aunque similares entre diversos autores, varían ligeramente. Kristensen et al. (2007) ofrecen una discusión reciente con referencia a la clasificación alternativa de Heppner (1998). En el Apéndice se presenta la lista de familias de Kristensen et al. (2007), con los números de géneros y especies conocidas para el mundo hasta ese año; según estos autores, 45 superfamilias, 139 familias, 15 578 géneros y 157 424 especies. En 1991, 17 años antes, Heppner reconocía 146 565 especies.

Las diferencias en las clasificaciones actuales se presentan por criterios filogenéticos distintos aplicados a las diversas jerarquías entre los subgrupos de Lepidoptera (Kristensen et al., 2007), aunque todavía es considerable el desconocimiento de caracteres en estados juveniles (Heppner, 1998) y de otros caracteres para resolver y alcanzar un consenso mayor. No obstante, la incorporación reciente de análisis con bases genéticas y moleculares están ayudando a resolver algunos conflictos (Regier et al., 2009; Mutamen et al., 2010; Nieukerken et al., 2011).

Conceptos de especie y listas sistemáticas. Las cifras de especies que se han propuesto, además de que varían por la concepción en la clasificación supragenérica (Heppner, 1998; Kristensen, 1998; Kristensen et al., 2007), también dependen del concepto de especie aplicado. Por ejemplo, Lamas (2000) reconoce las diferencias notables para Castniidae según la lista de Miller (1995) y de su propio trabajo del mismo año (Lamas, 1995), resultados que pueden explicarse por una comparación inadecuada de 2 listas distintas, una que se basa en el uso del concepto de especie politípica, *versus* otra basada en la práctica del concepto de especie biológica; tal lista sería más extensa si el concepto utilizado fuera filogenético o evolutivo. Mientras que la especie politípica subestima, la especie filogenética puede sobreestimar, en especial si en ambas hay prácticas injustificadas al valorar superficialmente las similitudes y las diferencias entre la variedad de caracteres y sus posibles interpretaciones geográfico-politípicas, biológicas o cladísticas.

A menudo el concepto de especie politípica subvalora discontinuidades morfológicas acentuadas, o bien, en ausencia de estudios relativamente detallados, conduce a reunir gran variedad de razas geográficas, aún las más disyuntas y divergentes. Una acción *lumper* en el sentido de Mayr et al. (1953), por defecto del concepto aplicado y la ausencia de información que permita interpretaciones más precisas. De cualquier modo su aplicación general resulta injustificada.

El criterio *splitter* se sigue al considerar exageradamente diferencias fenotípicas o genotípicas menores de múltiples poblaciones alopátricas, lo cual resulta en la sobrevaloración del número de especies que realmente existen. Cualquier cifra de inventario y estimación de especies, entonces, también depende de las unidades biológicas basadas en los conceptos y su aplicación. Más ejemplos y una valoración sobre ello la ofrecen Kristensen et al. (2007).

De cualquier modo, por lo general, en la gran mayoría de los grupos los criterios reproductivos están subrogados a criterios morfológicos y apenas es reciente el uso de caracteres moleculares, que lamentablemente valoran más la divergencia que la discontinuidad cualitativa. Divergencia no implica especiación, ya que ambos procesos pueden estar parcial o totalmente desacoplados en la evolución.

Con todo, es indispensable efectuar comparaciones; al provenir éstas de un mismo autor, hace posible que las diferencias conceptuales puedan atenuarse y quizá enton-

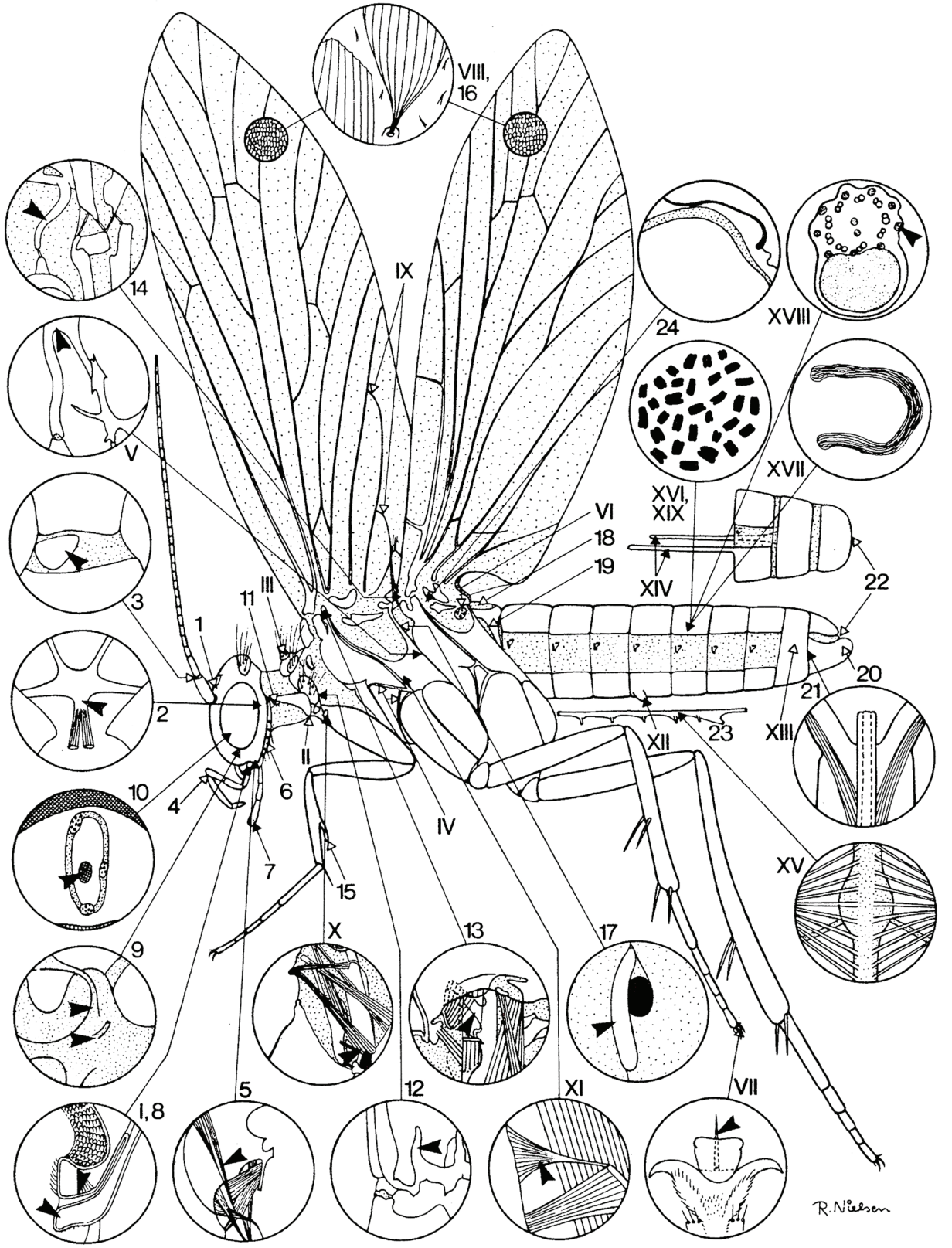

VIII,
16
14
IX
24
XVIII
V
XVII
XVI,
XIX
VI
18
19
XIV
22
3
11
III
1
20
21
2
XII
23
XIII
II
10
4
6
IV
7
15
XV
X
13
17
9
5
12
XI
VII
I,8
R. Nielsen

Figura 1. Diagrama de una polilla ancestral hipotética (tomado de Heppner, 1998:5, según Kristensen, 1984). Los números romanos y arábigos se refieren, respectivamente, a las autapomorfías anfiesmenopteranas y lepidopteranas enseguida listadas . Los dibujos de detalles se basan parcialmente en figuras de Hannemann (1956), Sharplin (1963), Mickoleit (1969), Suomalainen (1969), Bacceti et al. (1970), Common (1970) y Matsuda (1970).

1. Ocelo mediano revertido: perdido secundariamente.
2. Corporo-tentorium: proceso postero-mediano ausente.
3. Esclerito intercalar del escapo antenal y membrana del pedicelo: presente.
4. Palpo maxilar: puntos de flexión presentes entre los segmentos 1º-2º y 3º-4º.
5. Músculo craneoestipital largo, contiguo al músculo craneocardinal: presente.
6. Esclerito postlabial: presente.
7. Quimiorreceptores (órganos de von Rath) del segmento terminal del palpo labial: presente.
8. Músculo dorsal longitudinal del salvarium: ausente.
9. Nervio labral y ganglio conectivo frontal: separación en tritocerebro.
10. Nervus recurrens anterior al complejo retrocerebral: corre dentro de la aorta cefálica
11. Esclerito laterocerial "placa pubescente" en el ápice anterior: presente.
12. Apéndice libre del puente entre el sternum y el extremo inferior del pleuron del endoesqueleto protorácico: presente.
13. Apodema tergopleural del mesotórax desde la sutura pleural (por un músculo tergopleural): presente.
14. Brazo prescutal del mesotórax: presente.
15. Epífisis de la tibia anterior: presente (perdido secundariamente en algunos grupos).
16. Escamas en las alas: presentes (ausentes en Trichoptera primitivos).
17. Estigma respiratorio metatorácico: una abertura anterior externa única.
18. Tergum abdominal I: desesclerosado y corto, músculos dorso-longitudinales I-II perdidos.
19. Lóbulos laterales pareados del tergum abdominal I: extendidos hacia abajo o hacia atrás y articulados a los extremos anteriores del sternum II.
20. Gonopodio masculino (valva): no dividido.
21. Músculos protractores del phallus masculino: se originan dentro de los gonopodios.
22. Cerci: ausentes en ambos sexos.
23. Cordón nervioso abdominal: sólo 5 masas ganglionares presentes y los conectivos son impares (regresiones secundarias en Hepialoidea [a 6] y Neupseustidae [conectivos separados]).
24. Aorta mesotorácica: Curveada hacia el dorso del tórax (carácter revertido entre algunos Lepidoptera superiores).

I. Prelabium fusionado con la hipofaringe.
II. Esclerito latero-cervical agudo sobre el ángulo posterior inferior al prosternum.
III. 'Verrugas' pareadas pubescentes: presentes (supuestos precursores de los patagia en los Lepidoptera más avanzados).
IV. Episternum pterotorácico con suturas pareadas desde el origen de la sutura pleural.
V. Brazos furcales pterotorácicos secundarios fusionados con el margen posterior del epimeron adyacente.
VI. Metatórax con esclerito pubescente en la base membranosa alar debajo de la subalar.
VII. Ápice pretarsal con un pseudempodium.
VIII. Alas con recubrimiento de sedas (modificadas en los Trichoptera en escamas, véase 16)
IX. Venas anales de las alas anteriores: una configuración de lazo doble-Y.
X. Músculo ventral del cuello solitario desde la coxa anterior (también manifiesto en Trichoptera primitivos).
XI. Músculo furcopleural cónico del mesotórax con extremo amplio sobre la cresta pleural.
XII. Glándulas pareadas sobre el sternum abdominal V: presente (puede estar reducido secundariamente).
XIII. Segmento genital masculino (IX) como una fusión del tergum y el sternum, formando un anillo (fusión ausente en algunos Lepidoptera como una reversión de carácter).
XIV. Márgenes anteriores de los segmentos abdominales femeninos VIII y IX con apodemas a modo de varillas: presentes (pueden estar perdidos secundariamente).
XV. Músculos ventrales del diafragma desde el cordón nervioso.
XVI. Heterogametia femenina en Lepidoptera: presente.
XVII. Esperma apyreno: presente (también en Trichoptera).
VIII. Espermatozoides con gruesos filamentos accesorios externos.
XIX. Número cromosómico alto (cromosomas probablemente holocéntricos) y oogénesis aquiasmática (véase Suomalainen, 1969).

ces se alcancen resultados más robustos, aunque siempre limitados por los conceptos de autoridad, que los alejan del fundamento de la ciencia.

Conteos y cálculos de Lepidoptera en las regiones Neártica y Neotropical, y en México. La síntesis numérica de todos los Lepidoptera para las regiones biogeográficas del mundo por Heppner (1991, 1998), es una aproximación satisfactoria en comparaciones de diversidad. En el Cuadro 1 se resume la última de ellas (Heppner, 1998: 2). También se dan cifras para México muy similares a los números de Heppner (2002). En nuestras valoraciones se consideran hábitats, estado de desconocimiento de las superfamilias y distribuciones regionales-mundiales. No obstante, la cifra total estimada para México por Heppner (2002) es equivalente a la que aquí se alcanza. Las cifras de Heppner se formaron con base en publicaciones recientes y conocimiento de especialistas o expertos.

En México se encuentra representada la mayor parte de las superfamilias (25), cuando menos las más especiosas. En 2002, el conteo indicaba 14 507 especies y un cálculo moderado (las 255 000 especies de Heppner, 1998) alcanzó la cifra de 23 742, esto es, 9.3% de la estimación

Cuadro 1. Riqueza mundial de las regiones Neártica y Neotropical, y de México con estimados

Superfamilia	*Región Neártica*	*Región Neotropical*	*[1]México conocido*	*[2]México estimado*	**Total mundial*
Micropterigoidea	2	2	0	1	130
Heterobathmioidea	---	2	0	1	2
Eriocranioidea	16	---	0	---	31
Neopseustoidea	---	3	0	---	9
Hepialoidea	21	133	15	20	463
Nepticuloidea	149	37	4	62	949
Palaephatoidea	---	28	1	10	31
Incurvarioiea	88	41	16	35	527
Tineoidea	585	720	198	700	5 504
Gelechioidea	1 468	2 872	391	2 000	16 616
Copromorphoidea	28	46	5	50	546
Yponomeutoidea	212	271	35	170	1 841
Immoidea	---	36	2	5	246
Pyraloidea	1 414	3 804	1 375	3 000	16 654
Pterophoroidea	147	187	43	120	1 031
Sesioidea	168	378	175	260	1 700
Zygaenoidea	43	407	127	160	1 524
Cossoidea	99	511	154	195	1 978
Castnioidea	---	135	14	18	167
Tortricoidea	1 215	1 275	495	1 200	6 683
Uranioidea	10	271	30	60	763
Geometroidea	1 417	6 473	2 508	3 000	21 212
Papilionoidea	765	7 927	1 825	2 000	19 238
Drepanoidea	21	5	2	5	1 016
Bombycoidea	114	2 095	341	450	4 359
Sphingoidea	125	312	201	210	1 078
Noctuoidea	3 425	16 820	6 550	10 000	42 131
Total descritas y estimado para México	11 532	44 791	14 507	23 742	146 429

[1] En lo general se sigue a Heppner (2002), aunque las cifras de México están levemente modificadas en algunas superfamilias. Los estimados consideran hábitat, distribución mundial-regional, estado de conocimiento del grupo, y generalmente sólo de 10 a 12% de la representación de la riqueza mundial.

[2] Por los autores, a partir de Heppner (2002).

* En este total no se consideran algunos grupos ausentes en las regiones Neártica y Neotropical. Si se considerase el total mundial sería 146 565 para el año 1990. Para el año 2007 (Apéndice) se referían 157 424 especies (Nieukerken et al., 2011). Casi 11 000 spp. 17 años después.

total citada. Las estimaciones de Kristensen et al. (2007) parecen sobrevaloradas (420 000 a 500 000 especies de Lepidoptera). Los Papilionoidea, una superfamilia de las mejor conocidas, alcanza un porcentaje equivalente al total de los Lepidoptera en el mundo, cuando se comparan con los Animalia (± 10%).

De lo anterior y con el Cuadro 1 se pueden hacer las siguientes comparaciones y deducciones: *1)* faltan por describir y denominar aproximadamente 9 300 especies de Lepidoptera para México, lo cual significa cerca de un 38% adicional a las ya conocidas; *2)* según las cifras de Heppner (1998), México tiene una lepidopterofauna superior a la de toda la Región Neártica (11 532 descritas). Más aún, si se comparan las cifras estimadas de ambas áreas (México= 23 742, Región Neártica= 14 000). En relación con la Región Neotropical (44 791 spp.), México alcanza el 32.4% respecto a las cifras de conteo; pero sólo 26.4% de acuerdo con lo estimado (Región Neotropical 90 000 spp); *3)* hacia la década de 1990, México comprendía el 9.8% de las especies de Lepidoptera registradas para el mundo y *4)* hay pocas superfamilias especiosas conocidas en un 90% de sus especies, *v. gr.*, Papilionoidea, Sphingoidea y Bombycoidea; pero de otras aún se debe hacer un mayor esfuerzo taxonómico en los próximos 15 a 30 años: Tineoidea, Gelechioidea, Yponomeutoidea, Pyraloidea, Tortricoidea y Geometroidea, y muy especialmente en Noctuoidea.

Podría decirse que algunos macroheteróceros y los ropalóceros son muy conocidos, aunque la mayor parte se han descrito con base en los imagos, y muy poco se conoce corológicamente y de los estados juveniles. Por otra parte, de las especies de distribución amplia se conocen algunos aspectos geográficos y ecológicos, pero en un país beta-diverso como México (Soberón et al., 2005), se conoce poco de las especies de distribución restringida o media, que son la mayoría.

Se puede decir poco respecto a muchos tópicos de todos los Lepidoptera, pues su conocimiento es muy desigual. El simple hecho de que se hayan descrito menos del 50% de especies de algunas superfamilias hace imposible cualquier aproximación, y mucho menos generalización alguna respecto a ecología y distribución más o menos detallada. Por ello, en el siguiente apartado sólo se referirá el caso de los Papilionoidea (*s. lat.*), un grupo relativamente bien conocido.

En la figura 2, se muestra el comportamiento en el tiempo de la descripción-denominación de especies de 14 familias de Lepidoptera (de bien a mal conocidas); la línea límite de la gráfica debiera estar por 4 500 especies. Por otra parte, debe considerarse que en los últimos 20 años la curva

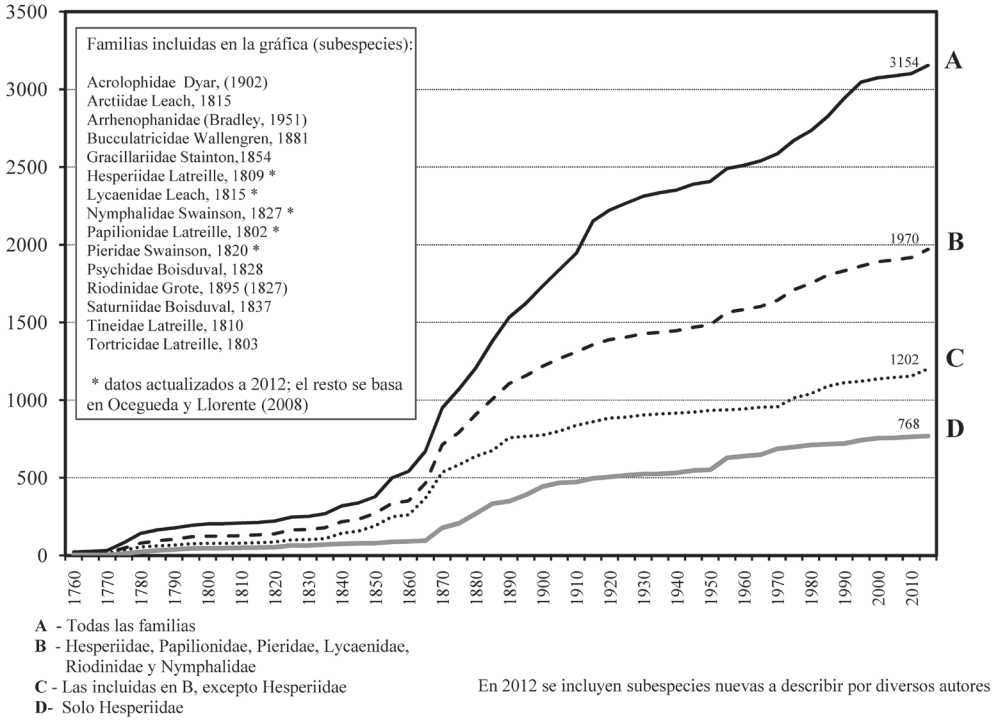


Figura 2. Curva de acumulación de subespecies de Lepidoptera, Rhopalocera y Hesperiidae.

se ha desacelerado respecto a la descripción de especies, posiblemente debido a la deficiencia de recursos humanos y materiales (Lamas, 2000), pero también por el estado de inseguridad para efectuar recolecciones científicas.

Cuadro 2. Registros y ejemplares por década contenidos en la megabase MARIPOSA, actualizados a 2011 (Luis et al., 2005)*

Década	*Registros*	*Ejemplares*
<1900	580	702
1900-1909	1 211	2 208
1910-1919	461	576
1920-1929	1 088	1 546
1930-1939	2 054	2 822
1940-1949	4 034	5 574
1950-1959	10 830	14 002
1960-1969	18 575	23 395
1970-1979	35 673	40 037
1980-1989	116 921	120 383
1990-1999	229 126	233 950
2000-2012	33 484	33 484
s/año	17 276	25 215
Total	471 313	503 894

*No están incluidos los datos de la literatura

Los Papilionoidea, un grupo modelo. Los antecedentes fundamentales de Papilionoidea (*s. str.*), el grupo mejor conocido para México en los Lepidoptera, se han citado en varios trabajos de Llorente y Luis (1993, 1998), Llorente et al. (1993, 1996b, 2006a), Luis et al. (2000, 2003, 2005) y Michán et al. (2004). Si se incluyese Hesperiidae como familia de Papilionoidea (*s. lat.*) se sumarían los trabajos de Llorente et al. (1990), Luis et al. (2003) y Warren (2000). Las publicaciones en la Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología (Maza et al., 1989, 1991) en el contexto nacional y los trabajos de Lamas (1981, 1995, 2000, 2004, 2008), Heppner (1998) y Mielke (2005) en el contexto regional y mundial, son referentes necesarios si se quieren comparar y contrastar conceptos o criterios en diversidad de las mariposas de este país en relación con las regiones Neártica y Neotropical o con el mundo. Desde luego, los números citados por Shields (1989) con base en los catálogos de Bridges y otras publicaciones más antiguas, así como los citados por Brown (1982) y Robbins (1982), también basados en publicaciones anteriores a la década de 1980, han quedado obsoletos. Una discusión interesante sobre el número de especies en el mundo y por regiones es la de Lamas (2008), quien contrasta estimaciones de Shields (1989), Robbins (1982) y Heppner (1991) para cada familia de Papilionoidea (*s. lat.*). En su análisis, Lamas (2008) valora la opinión de Descimon y Mallet (2009) sobre la aplicación de conceptos de especie a las mariposas de Europa.

En algunos escritos sobre la historia de la entomología y la lepidopterología de México (Michán y Llorente, 2002; Michán et al., 2004, 2005) y en diversos libros por grupo o por familia, o en las síntesis de Llorente et al. (1997), Luis et al. (2003, 2010) y Vargas et al. (2008) se han tratado varios aspectos de interés relacionados con los periodos históricos, los recolectores, los descriptores de especies, las colecciones o museos, las principales sociedades científicas e instituciones en México y en el extranjero. Se citan las publicaciones relevantes (revistas y libros), así como los itinerarios, las localidades o áreas de mayor riqueza o endemismo y desde luego, la base de datos (MARIPOSA) que ha permitido efectuar diversas síntesis de conocimiento del grupo (Luis et al., 2003, 2005; Llorente et al., 2006a) de naturaleza taxonómica y biogeográfica, durante los últimos 10 años.

Ritmo cronológico de incremento de las especies-subespecies y ejemplares en colecciones. La figura 2 ilustra abreviadamente el comportamiento temporal de la sistemática en el nivel de subespecie, a partir de la lista taxonómica de Llorente et al. (2006a), actualizada a 2012. Para Papilionoidea (*s. str.*), Michán et al. (2004, 2005) construyeron curvas parciales (por periodo o subtaxones). Las tabulaciones para ejemplares en función del tiempo (megabase MARIPOSA, ca. 500 000 ejemplares) las efectuaron Luis et

Cuadro 3. Riqueza de Papilionoidea (*s. lat.*) en algunas áreas geográficas

Área geográfica	*Neártica*[4]	*Neotropical*[2]	*México*[3]	*Colombia*[1]	*Perú*[1]	*Brasil*[1]
Riqueza actual	798	7 927	1 683	3 200	3 710	3 268
Riqueza estimada	810	8 700	1 900	3 350	4 260	3 500

[1]Lamas, 2000, con leves modificaciones.
[2]Heppner, 1998, con leves modificaciones.
[3] Luis et al., 2003, 2005; Llorente et al., 2006a; se actualiza a 2011.
[4]Pelham, 2008.
Nota: Se sigue a Heppner (1998) en lugar de Lamas (2000) que practica criterios politípicos, a menudo injustificados. No obstante, la cifra de Lamas (2010) es más próxima a la de Heppner; ignoramos si está tomada de Karsholt y Razowski (1996).

Cuadro 4. Subespecies y especies descritas y por describir de los Rhopalocera de México

	Descritas		*Por describir*		*Totales*	
Familia	*sspp.*	*spp.*	*sspp.*	*spp.*	*sspp.*	*spp.*
Hesperiidae	764	720	3	3	767	723
Papilionidae	76	48	4	0	80	48
Pieridae	105	75	5	2	110	77
Lycaenidae	252	240	4	4	256	244
Riodinidae	205	178	3	0	208	178
Nymphalidae	527	411	20	2	547	413
Totales	1 929	1 672	39	11	1 968	1 683

al. (2005); el Cuadro 2 muestra una actualización a este año (abril 2012).

Número de especies en México. Los trabajos previos de Llorente y Luis (1993, 1998) estimaban 2 200 especies de Papilionoidea (*s. lat.*) de México. Un recuento detallado, al considerar la base de datos MARIPOSA, que contiene el examen de las colecciones más importantes, además de todas las publicaciones y las opiniones de varios expertos, alcanza una cifra cercana a las 1 700 especies y un estimación de 1 900. Si se considerase la aplicación del concepto de especie evolutiva a los Rhopalocera de México, el número estimado superaría las 2 000 especies. El descubrimiento de endémicos nuevos de distribución restringida en México (estenoendémicos), así como el análisis detallado de complejos de especies crípticas, serán la fuente principal para completar la lista estimada. El Cuadro 3 muestra una tabulación del número de especies de México *vs.* otras regiones o países.

En el Cuadro 4 se tabulan las subespecies y especies de todas las familias de Papilionoidea (*s. lat.*) de México, descritas o por describir, ya con ejemplares como evidencia. En la figura 2, se utilizan los números: 1 968 sspp. de 1 683 spp. La mayoría de las especies y subespecies por describir se citan en el catálogo de Lamas (2004); algunas están en la colección del Museo de Zoología de la Facultad de Ciencias y otras más se citan en diversas publicaciones o están en prensa.

Faunística y aspectos biogeográficos. Diversos temas faunísticos con marcos geográficos variados se han desarrollado con Papilionoidea. Entre los principales están Península de Baja California: Brown et al. (1992); Nayarit: Llorente et al. (2004a); Jalisco: Vargas et al. (1996), Warren et al. (1996) y Llorente et al. (1996c); Colima: Llorente et al. (1996d) y Warren et al. (1998); Estado de México: Hernández-Mejía et al. (2008a); Morelos: Luna et al. (2012); Veracruz: Luis et al. (1996, 2011a) y Hernández-Baz et al. (2010); Oaxaca: Luis et al. (2004); Quintana Roo: Maza y Gutiérrez (1994); Chiapas: Maza y Maza (1993) y Luis et al. (2011b). Así también, temas por transectos en áreas complejas (*v. gr.*, Luis y Llorente, 1990, 1993; Luis et al., 1991, 1999; Vargas et al., 1991, 1994, 1999; Monteagudo et al., 2001); por unidades vegetacionales (Salinas et al., 2004; Maya et al., 2005); por áreas protegidas (*v. gr.,* Beutelspacher, 1982a; Raguso y Llorente, 1991, 1997; Llorente y Luis, 1993; Bizuet et al., 2001; Díaz-Batres et al., 2001; Pozo et al., 2003; Luna y Llorente, 2004; Luna et al., 2008), y por sectores fisiográficos o unidades geomorfológicas (Hoffmann, 1933; Ross, 1964-1967; Beutelspacher, 1975; Maza y Maza, 1985, 1988; Llorente et al., 1986; Hernández-Mejía et al., 2008b; Pozo et al., 2008; Hernández-Baz et al., 2010; Luis et al., 2010; Luna et al., 2010), entre los principales temas geográficos. Posiblemente se han desarrollado más de un centenar de tesis de licenciatura o maestría (biología), sobre el tema de faunística de mariposas de diversos lugares o áreas de México, y pocas de ellas han sido publicadas.

El aspecto geográfico es un tema inaugurado por Godman y Salvin (1878-1901), pero sistematizado y sintetizado por Hoffmann (1940, 1941), y fue continuado más tarde por Vázquez (1942) y Beutelspacher (1982b) en el Instituto de Biología (UNAM). Con la formación de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología se dio nuevo impulso a los trabajos ropalocerofaunísticos o taxonómicos en las zonas de mayor riqueza y endemismo, en especial de la mitad sur de México. Se pueden consultar varios trabajos en el Boletín y la Revista de dicha Sociedad entre 1975 y 1996 (más de 16 volúmenes).

Aparte del ensayo de Hoffmann (1936), los análisis biogeográficos son más recientes y han servido para caracterizar patrones de distribución, provincias bióticas o regiones ecológicas (Oñate et al., 2006 para Papilionidae; Llorente et al., 2006b, para Pieridae; Luis et al., 2006 y Vargas et al., 2006, para 7 subfamilias de Nymphalidae y para Charaxinae Maya et al., 2009, 2011). Una visión resumida puede consultarse en los trabajos de Luis et al. (2003, 2005), Pozo et al. (2005), Llorente et al. (2006a) y Morrone y Llorente (2006). Sobre áreas de refugios pleistocénicos están los trabajos de Maza y Maza (1993) y Maza et al.

Cuadro 5. Riqueza y representación del endemismo (subespecies-especies) por familias en los estados y las provincias biogeográficas de México*

	Estados											
	Papilionidae		*Pieridae*		*Lycaenidae*		*Riodinidae*		*Nymphalidae*		*Total*	
	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.
AGS	6/1	6/0	20/1	20/0	16/0	16/0	5/4	5/0	44/3	43/2	91/9	90/2
BC	13/0	11/0	30/4	29/1	51/2	44/1	10/5	7/2	44/2	41/0	148/13	132/4
BCS	9/1	8/0	30/4	29/1	36/1	34/1	19/6	15/3	45/3	43/2	139/15	129/7
CAMP	22/2	22/0	27/0	27/0	58/0	58/0	54/10	-	146/9	145/5	307/21	306/14
CHIH	11/2	11/1	28/2	28/1	29/3	27/2	19/5	19/3	72/7	69/2	159/19	154/9
CHIS	42/4	39/1	67/10	58/1	180/5	180/5	148/19	146/15	396/68	353/26	833/106	776/48
COAH	7/1	7/1	19/1	19/1	16/0	15/0	4/0	4/0	45/2	43/2	91/4	88/4
COL	30/14	29/2	37/6	37/1	67/1	66/1	48/9	48/7	141/42	139/15	323/72	319/26
DF	6/1	6/0	30/5	30/2	27/0	27/0	5/3	5/1	49/9	49/5	117/18	117/8
DGO	12/2	12/1	29/4	29/3	34/2	33/2	14/4	14/2	67/11	63/3	156/23	151/11
GRO	32/17	31/3	46/11	45/3	132/4	131/4	68/18	67/16	225/77	216/22	503/127	490/48
GTO	9/3	9/0	26/3	26/1	13/0	13/0	5/2	5/0	38/4	37/3	91/12	90/4
HGO	27/5	26/1	46/7	46/3	74/3	74/3	33/7	33/3	169/19	166/7	349/41	345/17
JAL	26/14	26/3	44/10	44/3	90/3	89/3	51/16	51/12	179/57	176/18	390/100	386/39
MEX	19/7	19/1	34/6	34/3	35/1	34/1	13/6	13/5	95/25	94/11	196/45	194/21
MICH	29/15	28/3	44/9	44/3	122/3	122/3	53/15	53/11	173/50	168/15	421/92	415/35
MOR	26/13	26/2	37/5	37/2	89/4	89/4	42/12	42/9	149/40	143/15	343/74	337/32
NAY	25/12	24/1	37/4	37/1	59/0	58/0	34/9	34/7	145/40	144/12	300/65	297/21
NL	26/5	25/1	31/1	31/0	39/0	39/0	24/8	24/6	114/12	113/5	234/26	232/12
OAX	51/17	38/2	64/15	58/4	164/3	164/3	126/22	123/19	389/99	330/31	794/156	713/59
PUE	34/5	33/2	49/7	49/2	118/1	118/1	65/11	64/8	229/30	224/15	495/54	488/28
QR	26/3	26/0	26/0	26/0	38/0	38/0	51/9	50/8	149/7	147/4	290/19	287/12
QRO	15/1	15/0	34/4	34/1	25/1	25/1	9/4	9/1	48/4	48/3	131/14	131/6
SIN	21/7	21/2	36/7	36/4	60/1	59/1	33/8	33/7	107/26	106/8	257/49	255/22
SLP	30/5	29/1	46/7	46/3	99/1	99/1	61/15	61/11	188/20	186/8	424/48	421/24
SON	16/2	15/1	45/7	42/5	69/4	68/3	34/9	31/6	106/18	101/6	270/40	257/21
TAB	31/1	30/0	41/2	41/0	52/0	52/0	52/8	52/6	190/11	188/3	366/22	363/9
TAMP	27/4	27/1	39/3	39/1	80/0	80/0	37/10	37/7	184/13	184/7	367/30	367/16
TLAX	4/0	4/0	16/1	16/0	7/0	7/0	1/1	1/0	25/2	25/0	53/4	53/0
VER	39/4	38/1	60/11	58/3	184/4	184/4	124/20	123/15	331/52	319/25	738/91	722/48
YUC	20/2	20/0	28/0	28/0	62/0	62/0	45/7	45/5	113/8	110/3	268/17	265/8
ZAC	4/0	4/0	17/1	17/0	10/0	10/0	2/1	2/1	26/2	26/1	59/4	59/2

Cuadro 5. Continúa

	Provincias biogeográficas											
Provincias	*Papilionidae*		*Pieridae*		*Lycaenidae*		*Riodinidae*		*Nymphalidae*		*Total*	
	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.	sspp.	spp.
CAL	10/0	9/0	28/4	27/1	47/1	40/0	10/5	7/2	38/2	36/0	133/12	119/3
BAJ	10/1	9/0	34/4	33/1	40/1	38/1	19/6	15/3	49/3	46/2	152/15	141/7
SON	15/2	15/1	44/6	41/4	67/3	66/2	33/9	30/6	105/17	101/6	264/37	253/19
SMO	11/3	11/1	35/6	35/2	38/2	36/2	24/7	24/5	93/19	89/4	201/37	195/14
MPL	15/2	15/1	43/6	41/3	56/2	55/1	29/9	25/4	123/15	107/6	266/34	243/15
TAM	22/5	21/1	29/1	29/0	26/0	26/0	15/4	15/4	83/8	82/4	175/18	173/9
MPA	45/17	33/2	53/12	49/3	116/2	115/2	78/16	74/13	290/65	252/20	582/112	523/40
SME	34/5	33/1	48/6	48/2	145/4	145/4	72/15	72/11	239/34	231/18	538/64	529/36
VOL	38/12	29/2	48/9	45/3	130/3	130/3	73/15	71/10	267/61	239/22	556/100	514/40
MGU	43/6	40/2	69/14	62/3	188/5	188/5	141/25	139/18	368/65	342/24	809/115	771/52
BAL	33/16	28/3	38/6	37/3	96/4	96/4	43/11	42/8	172/46	159/13	382/83	362/31
PYUC	26/3	26/0	31/0	31/0	87/0	87/0	72/13	71/11	175/11	171/6	391/27	386/17
SMS	34/13	29/1	47/10	45/3	106/3	106/3	48/12	47/9	259/72	228/20	494/110	455/36
CHI	40/3	38/1	54/3	50/0	132/2	132/2	91/12	89/8	294/31	277/14	611/51	586/25

* Riqueza/Endémicos.
El orden de los estados es alfabético; el de las provincias, de N a S y de O a E.
Abreviaturas de los estados: AGS, Aguascalientes; BC, Baja California; BCS, Baja California Sur; CAMP, Campeche; CHIH, Chihuahua; CHIS, Chiapas; COAH, Coahuila; COL, Colima; DF, Distrito Federal; DGO, Durango; GRO, Guerrero; GTO, Guanajuato; HGO, Hidalgo; JAL, Jalisco; MEX, Estado de México; MICH, Michoacán; MOR, Morelos; NAY, Nayarit; NL, Nuevo León; OAX, Oaxaca; PUE, Puebla; QR, Quintana Roo; QRO, Querétaro; SIN, Sinaloa; SLP, San Luis Potosí; SON, Sonora; TAB, Tabasco; TAMP, Tamaulipas; TLAX, Tlaxcala; VER, Veracruz; YUC, Yucatán; ZAC, Zacatecas. *Abreviaturas de las provincias*: CAL, California; BAJ, Baja California; SON, Sonora; SMO, Sierra Madre Occidental; MPL, Altiplano Mexicano; TAM, Tamaulipas; MPA, Costa del Pacífico; SME, Sierra Madre Oriental; VOL, Eje Neovolcánico; MGU, Costa del Golfo de México; BAL, Depresión del Balsas; PYUC, Península de Yucatán; SMS, Sierra Madre del Sur; CHI, Chiapas (*sensu* Morrone et al., 2002).

(1995a, b). También en técnicas de interés ecogeográfico los Papilionoidea han sido un modelo importante: Soberón y Llorente (1993), Soberón et al. (2000, 2005) y Pozo et al. (2008). Luis et al. (2005) ofrecen una visión sucinta del uso de una megabase de datos (500 000 ejemplares de Papilionoidea) en aspectos de regionalización biogeográfica (provincias, ecorregiones, distribución estatal, densidad de representación biogeográfica de ejemplares y especies), así como de relaciones "cladísticas" entre unidades bióticas: interrelación de endemismos.

Al considerar por familias el endemismo específico, se obtienen los siguientes porcentajes: Hesperiidae 15.83% (Eudaminae 12 spp., Pyrginae 26 spp., Heteropterinae 23 spp. y Hesperiinae 74 spp.), Papilionidae 6.3% (Baroniinae 1 sp. y Papilioninae 3 spp.), Pieridae 12.98% (Dismorphiinae 2 spp.), Lycaenidae 5.27% (Theclinae 8 spp.), Riodinidae 16.29% (Euselasiinae 3 spp. y Riodininae 26 spp.) y Nymphalidae 11.86% (Ithomiinae 1 sp., Morphinae 2 spp., Satyrinae 25 spp., Charaxinae 2 spp., Biblidinae 4 spp., Nymphalinae 12 spp. y Limenitidinae 3 spp.).

El porcentaje para Papilionoidea (*s. lat.*) en México aumenta a 22.2% si se considera el nivel subespecífico. En este nivel, se alcanzan las siguientes cifras de endémicas: Hesperiidae 155 sspp., Papilionidae 32 sspp., Pieridae 37 sspp., Lycaenidae 10 sspp., Riodinidae 44 sspp. y Nymphalidae 159 sspp. Compárense estas cifras con el Cuadro 4, en el que se ofrecen las cifras totales.

Riqueza, endemismo y su distribución. Diversos autores han descrito decenas de endémicas para distintas regiones de México durante los últimos 40 años. Listas actualizadas y recientes de las Papilionoidea endémicas de México las ofrecen explícitamente Llorente y Luis (1993, 1998), Luis et al. (2000, 2003) y Michán et al. (2004), e implícitamente en el trabajo de Llorente et al. (2006a). La tabulación de

este último trabajo, con actualización a 2012, es la base principal para el cuadro resumido de riqueza y endemismo que aquí se presenta para los estados y provincias bióticas de México (Cuadro 5). Una lista revisada y actualizada de los endemitas de Papilionoidea (*s. lat.*) de este país, actualmente en preparación, se presentará próximamente; aquí sólo se considera para las cifras actualizadas.

El endemismo de Papilionoidea de México es aproximadamente de un 14% de las especies (235 endémicas de un total de 1 683), pero una decena de géneros también lo son, algunos de ellos monotípicos y posiblemente paleoendémicos relictos como *Aegiale*, *Baronia*, *Prestonia* y *Eucheira*. Muchos otros géneros se han diversificado primaria o secundariamente en las montañas, desiertos y bosques tropicales de México, *v. gr.*, *Bolla*, *Dalla*, *Piruna*, *Agathymus*, *Amblyscirtes*, *Polites*, *Poanes*, *Paratrytone*, *Neposa*, *Quasimellana*, *Atrytonopsis* en Hesperioidea; *Catasticta*, *Euselasia*, *Calephelis*, *Caria*, *Emesis*, *Cyllopsis*, *Paramacera*, *Memphis*, *Polygonia*, *Chlosyne* y *Adelpha* en Papilionoidea.

Dado que el endemismo puede ser compartido con el sur de los Estados Unidos o con el norte de América Central, Llorente y Luis (1993, 1998) propusieron el término cuasiendémico (*quasiendemics*), pues la mayor parte de la distribución (70-80%) es en México para más del 50% de especies de los taxones. Este término se prefiere a los acuñados por Rzedowski (1978), como Mega México, porque enfatiza el endemismo y los taxones en territorios actuales y reales. No obstante, las áreas naturales son más cercanas a lo propuesto por Rzedowski (1978), aunque los nombres usados por él se rechazan en Centroamérica por su connotación "expansionista" (Cano, com. pers.).

Por lo general, los grupos estenoecos o estenotópicos de las montañas (bosques mesófilos, mixtos de pino-encino y coníferas), los desiertos o semidesiertos y los bosques tropicales (en especial subcaducifolios y caducifolios) de México, han sido escenarios de diversificaciones de géneros, grupos de especies o diferenciación de razas geográficas. En los bosques tropicales perennifolios lo más frecuente es una diferenciación subespecífica, a menudo compartida con áreas del norte de Centroamérica. Algo equivalente ocurre con las áreas desérticas del norte de México y los bosques mesófilos del sur de México, pues son continuas con Estados Unidos y Guatemala, respectivamente.

Un análisis sucinto del Cuadro 5 revela que la representación del endemismo no guarda dependencia absoluta con la riqueza; sea por estados o provincias biogeográficas. Por ejemplo, el orden de mayor riqueza es: Chiapas, Oaxaca y Veracruz, mientras que el del endemismo es Oaxaca, Chiapas y Veracruz. El endemismo está mejor representado en los estados de la vertiente del Pacífico que en los estados de la vertiente del Atlántico, no así la riqueza.

Riqueza y endemismo por familia entre los distintos estados y provincias biogeográficas guardan distintos órdenes de relación. Por ejemplo, Guerrero es el cuarto en riqueza de Papilionidae, pero con la mayor proporción de representación de endémicas. Sin embargo otras familias no cumplen necesariamente esta afirmación.

Cuando se examina las unidades naturales respecto a las unidades políticas, el orden de riqueza y endemismo deja de cumplirse, pues la provincia Costa del Golfo de México supera notablemente en riqueza a la provincia de Chiapas y la de Costa del Pacífico. No obstante, las provincias con mayor riqueza y endemismo son 6, que en orden son: MGU, CHI, MPA, SME, VOL y SMS (véase Cuadro 5). Sin embargo, el muestreo, la extensión y la variedad fisiográfica, climática y vegetacional es distinta para cada provincia.

Este resumen (Cuadro 5) requiere detallarse y complementarse con un análisis comparativo de la distribución del endemismo y la riqueza por pisos altitudinales y ecosistemas o tipos de vegetación; que se encuentra en desarrollo por los autores del presente trabajo. En dicho análisis se comprenderá el tamaño del área de superficie de cada unidad natural.

Agradecimientos

A la Facultad de Ciencias, UNAM y a la DGAPA, a través de los proyectos PAPIIT IN214212 y PAPIME PE200812; al financiamiento de CONACyT 083237 y a diversos proyectos de CONABIO, además del JF018, que destinaron recursos en varias etapas de la formación de la Megabase MARIPOSA.

Literatura citada

Bacceti, B., R. Dallai y T. Rosati. 1970. The spermatozoon of Arthropoda. 7. Plecoptera and Trichoptera. Journal of Ultrastructural Research 31:212-228.

Beccaloni, G. W., A. L. Viloria, S. K. Hall y G. S. Robinson. 2008. Catalogue of the hostplants of the Neotropical butterflies. m3m, Monografías Tercer Milenio 8. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 1-536.

Beutelspacher, C. R. B. 1975. Notas sobre el suborden Rhopalocera (Lepidoptera) de las Minas, Veracruz. Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 11:11-20.

Beutelspacher, C. R. B. 1982a. Lepidópteros de Chamela, Jalisco, México I. Rhopalocera. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 52:371-388.

Beutelspacher, C. R. B.1982b. Mariposas diurnas de "El Chorreadero", Chiapas (Insecta: Lepidoptera). Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de

México, Serie Zoología 53:341-366.

Bizuet, Y., A. M. Luis y J. B. Llorente. 2001. Mariposas del Parque Nacional El Chico, Hidalgo, y sus relaciones biogeográficas con cinco zonas aledañas al Valle de México (Lepidoptera: Papilionoidea). SHILAP Revista Lepidopterológica 29:145-159.

Boggs, C. L., W. B. Watt y P. R. Ehrlich (eds.) 2003. Butterflies: ecology and evolution taking flight. The University of Chicago. 736 p.

Bridges, C. A. 1983. Lepidoptera: Hesperiidae. Notes on species group names. Published by the author. Urbana, Illinois. 129 p.

Bridges, C. A. 1988. Catalogue of Papilionidae & Pieridae (Lepidoptera: Rhopalocera). Published by the author. Urbana, Illinois. Urbana. 324 p.

Brown, K. S. Jr. 1982. How many butterflies? News of the Lepidopterists' Society 1982:40-42.

Brown, J. W., H. G. Real y D. K. Faulkner. 1992. Butterflies of Baja California. Faunal survey, natural history, conservation biology. The Lepidoptera Research Foundation. Beverly Hills. 129 p.

Common, I. F. B. 1970. Cap. 36. Lepidoptera (moths and butterflies). *In* The insects of Australia. A textbook for students and research workers, CSIRO (ed.). Melbourne University Press, Melbourne, Victoria. p. 765-866.

Descimon, H. y J. Mallet. 2009. Bad species. *In* Ecology of butterflies in Europe, J. Settele, T. Shreeve, M. Konvička y H. Van Dyck (eds.). Cambridge University Press. p. 219-249.

Dias, M. M. 2006. Lepidoptera. *In* Insectos inmaduros: metamorfosis e identificación, C. Costa, S. Ide y C. Simonka (eds.). m3m-Monografías Tercer Milenio 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 163-191.

Díaz-Batres, M. E., J. B. Llorente, I. F. Vargas y A. M. Luis. 2001. Papilionoidea (Lepidoptera de la Reserva de la Biósfera "La Michilía" en Durango, México. Contribuciones Entomológicas. Homenaje a la Dra. Isabel Bassols. *In* M. Vargas, O. J. Polanco y G. Zúñiga (coords.). ENCB-IPN, México, D.F.

Dover, J., M. Warren y T. Shreeve (eds.). 2011. Lepidoptera conservation in a changing world. Springer, New York Heilderberg. 392 p.

Eaton, J. L. 1988. Lepidopteran Anatomy. Wiley-Interscience, New York. 257 p.

Godman, F. D. y O. Salvin. 1878-1901. Biologia Centrali-Americana. Insecta. Lepidoptera-Rhopalocera 2:209-240, Bernard Quaritch, Dulau, London.

Goldsmith, M. R. y F. Marec. 2010. Molecular biology and genetics of the Lepidoptera (Contemporary topics in entomology). CRC, Boca Ratón, Florida. 362 p.

Goldsmith, M. R. y A. S. Wilkins (eds.). 2006. Molecular model systems in the Lepidoptera. Cambridge University Press, Nueva York. 542 p.

Hannemann, H. J. 1956. Die Kopfmuskulatur von *Micropteryx calthella* (L.) (Lep.). Morphologie und Funktion. Zoologische Jahrbuecher 75:177-206.

Heppner, J. B. 1991. Faunal regions and the diversity of Lepidoptera. Tropical Lepidoptera 2 (suppl. 1):1-85.

Heppner, J. B. 1998. Classification of Lepidoptera. Part 1. Introduction. Holarctic Lepidoptera 5(suppl. 1):1-148.

Heppner, J. B. 2002. Mexican Lepidoptera biodiversity. Insecta Mundi 16:171-190.

Hernández-Mejía, C., I. F. Vargas, A. M. Luis y J. B. Llorente. 2008a. Distribución de las mariposas diurnas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) del Estado de México, México. Revista de Biología Tropical 56:1309-1341.

Hernández-Mejía, C., J. B. Llorente, I. F. Vargas y A. M. Luis. 2008b. Las mariposas (Papilionoidea y Hesperioidea) de Malinalco, Estado de México. Revista Mexicana de Biodiversidad 79:117-130.

Hernández-Baz, F., J. B. Llorente, A. M. Luis e I. F. Vargas. 2010. Mariposas de Veracruz: Guía Ilustrada. La Ciencia en Veracruz. Consejo Veracruzano de Investigación Científica, Xalapa, Veracruz. 159 p.

Hoffmann, C. C. 1933. La fauna de lepidópteros del distrito del Soconusco (Chiapas). Un estudio zoogeográfico. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 4:207-307.

Hoffmann, C. C. 1936. Relaciones zoogeográficas de los lepidópteros mexicanos. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 7:47-58.

Hoffmann, C. C. 1940. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Primera parte. Papilionoidea. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 11:639-739.

Hoffmann, C. C. 1941. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Segunda parte. Hesperioidea. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 12:237-294.

Hoffmann, C. C. 1942. Catálogo sistemático y zoogeográfico de los lepidópteros mexicanos. Tercera parte. Sphingoidea y Saturnoidea. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 13:213-256.

Karsholt, O. y J. Razowski. 1996. The Lepidoptera of Europe. A distributional checklist. Apollo Books, Stenstrup [Dinamarca]. 380 p.

Kristensen, N. P. 1984. Studies on the morphology and systematics of primitive Lepidoptera (Insecta). Steenstrupia 10:141-191.

Kristensen, N. P. (ed.). 1998. Handbook of Zoology. 4. Part 35. Lepidoptera, moths and butterflies, vol. 1. Evolution, systematics and biogeography. Walter de Gruyter, Berlin. 530 p.

Kristensen, N. P. (ed.). 2004. Handbook of Zoology, vol. IV. Part. 36. Lepidoptera, moths and butterflies, vol. 2: Morphology, physiology, and development. Walter de

Gruyter, Berlin. 576 p.

Kristensen, N. P., M. J. Scoble y O. Karsholt. 2007. Lepidoptera phylogeny and systematics: the state of inventorying moth and butterfly diversity. Zootaxa 1668:699-747.

Kristensen, N. P. y A. W. Skalski. 1998. Phylogeny and palaeontology. *In* Lepidoptera: Moths and butterflies, vol. 1. Evolution, systematics and biogeography, N. P. Kristensen (ed.). Handbook of Zoology. 4. Part 35. Walter de Gruyter, Berlin. p. 7-25.

Lamas, G. 1981. Pasado, presente y futuro de los estudios sobre mariposas neotropicales en América Latina. Simposia y Conferencias. IV Congreso Latinoamericano de Entomología, 15-18 julio, Universidad Central de Venezuela, Maracay. p. D39-D57.

Lamas, G. 1995. A critical review of J. Y. Miller' s checklist of the neotropical Castniidae (Lepidoptera). Revista Peruana de Entomología 37:73-87.

Lamas, G. 2000. Estado actual del conocimiento de la sistemática de los lepidópteros, con especial referencia a la región Neotropical. *In* Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES-2000, F. Martín-Piera, J. J. Morrone y A. Melic (eds.) m3m, Monografías Tercer Milenio 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 253-260.

Lamas, G. 2004. Hesperioidea-Papilionoidea. *In* Atlas of Neotropical Lepidoptera, J.B. Heppner (ed.). Checklist, Part 4a. Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, Florida. 439 p.

Lamas, G. 2008. La sistemática sobre mariposas (Lepidoptera: Hesperioidea y Papilionoidea) en el mundo: estado actual y perspectivas futuras. *In* Contribuciones taxonómicas en órdenes de insectos hiperdiversos, J. B. Llorente y A. Lanteri (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 57-70.

Lamas, G. 2010. Bibliography of Butterflies. An Annotated Bibliography of the Neotropical Butterflies and Skippers (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). Revised electronic edition.http://museohn.unmsm.edu.pe/body/content/departamentos/entomologia/entomologia/Lamas_2010-Annotated_list_of_pubs_on_butterflies.pdf; última consulta: 23.I.2013.

Lamas, G., R. K. Robbins y W. D. Field. 1995. Bibliography of butterflies, vol. 124. *In* Atlas of Neotropical Lepidoptera, J. B. Heppner (ed.). Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, Florida. 463 p.

Linnaeus, C. 1758. Systema naturae. Décima edición. Holmiae. 823 p.

Llorente, J. B., A. M. Garcés y A. M. Luis. 1986. Las mariposas de Jalapa, Teocelo, Veracruz (El Paisaje Teoceleño IV). Teocelo 4:14-37.

Llorente, J. B., A. N. García y E. S. González (eds.). 1996a. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. 674 p.

Llorente, J. B., E. S. González y N. Papavero (eds.). 2000. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. II. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 676 p.

Llorente, J. B. y A. M. Luis. 1993. A conservation oriented analysis of Mexican butterflies: the Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *In* The biological diversity of Mexico: origins and distributions, T. P. Ramammorthy, J. Fa, R. Bye y A. Lot (eds.). Oxford University Press, New York. p. 147-177.

Llorente, J. B. y A. M. Luis. 1998. Análisis conservacionista de las mariposas mexicanas: Papilionidae (Lepidoptera: Papilionoidea). *In* Diversidad biológica de México: orígenes y distribución, T. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 149-178.

Llorente, J. B., A. M. Luis e I. F. Vargas. 1990. Catálogo Sistemático de los Hesperioidea de México 1990. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, UNAM 1:1-70.

Llorente, J. B., A. M. Luis y I. F. Vargas. 2006a. Apéndice general de Papilionoidea: Lista sistemática, distribución estatal y provincias biogeográficas. *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. II, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 945-1009.

Llorente, J. B., A. M. Luis, I. F. Vargas y J. M. Soberón. 1993. Biodiversidad de las mariposas: su conocimiento y conservación en México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 44(especial):313-324.

Llorente, J. B., A. M. Luis, I. F. Vargas y J. M. Soberón. 1996b. Papilionoidea (Lepidoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, J. B. Llorente, A. N. García y E. S. González (eds.). Instituto de Biología, UNAM, México, D. F. p. 531-548.

Llorente, J. B., A. M. Luis, I. F. Vargas y A. D. Warren. 1996c. Lista de las mariposas del estado de Jalisco, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 46:35-48.

Llorente, J. B., A. M. Luis, I. F. Vargas y A. D. Warren. 2004a. Butterflies of the state of Nayarit, Mexico. Journal of the Lepidopterists' Society 58:203-222.

Llorente, J. B. y J. J. Morrone (eds.). 2002. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. III. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 690 p.

Llorente, J. B., J. J. Morrone, O. O. Yáñez e I. F. Vargas (eds.). 2004b. Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. vol. IV. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias,

UNAM, México, D. F. 790 p.

Llorente, J. B., L.O. Oñate, A. M. Luis e I. F. Vargas. 1997. Papilionidae y Pieridae de México: distribución geográfica e ilustración. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México/ Comisión Nacional para el Uso y Conocimiento de la Biodiversidad, México, D. F. 235 p.

Llorente, J. B., M. O. Trujano, A. M. Luis, J. Castro e I. F. Vargas. 2006b. Patrones de distribución de la familia Pieridae (Lepidoptera) de México. *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. 2, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 715-770.

Llorente, J. B., A. D. Warren, I. F. Vargas y A. M. Luis. 1996d. Mariposas diurnas de Colima. Dugesiana 3:1-18.

Luis, A. M. y J. B. Llorente. 1990. Mariposas en el Valle de México: introducción e historia. 1. Distribución local y estacional de los Papilionoidea de la Cañada de los Dínamos, Magdalena Contreras, D. F., México. Folia Entomológica Mexicana 78:95-198.

Luis, A. M. y J. B. Llorente. 1993. Mariposas. *In* Historia Natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpacingo, Guerrero, México, I. Luna y J. Llorente (eds.). Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 307-385.

Luis, M. A., J. B. Llorente e I. F. Vargas. 2005. Una megabase de datos de mariposas de México y la regionalización biogeográfica. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas RIBES, J. B. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 269-294.

Luis, A. M., J. B. Llorente, I. F. Vargas y A. L. Gutiérrez. 2000. Síntesis preliminar del Conocimiento de los Papilionoidea (Lepidoptera: Insecta) de México. *In* m3m, Monografías Tercer Milenio 1, F. Martín, J. J. Morrone y A. Melic (eds.). Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 275-285.

Luis, A. M., J. B. Llorente, I. F. Vargas y F. Hernández-Baz. 2011a. Mariposas diurnas Papilionoidea y Hesperioidea (Insecta: Lepidoptera), *In* La biodiversidad de Veracruz. Estudio de estado, vol.II, A. A. Cruz, F. G. Lorea, V. O. Hernández y J. E. M. Morales (eds.). Consejo Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad/ Gobierno del Estado de Veracruz/ Universidad Veracruzana/ Instituto de Ecología, Xalapa, Veracruz. p. 339-354.

Luis, A. M., J. B. Llorente, I. F. Vargas y C. Pozo. 2010. Nymphalidae de México. III (Nymphalinae): distribución geográfica e ilustración. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. 196 p.

Luis, A. M., J. B. Llorente, I. F. Vargas y A. D. Warren. 2003. Biodiversity and biogeography of Mexican butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea). Proceedings of the Entomological Society of Washington 105:209-224.

Luis, A. M., J. B. Llorente, A. D. Warren e I. F.Vargas. 2004. Los lepidópteros: papilionoideos y hesperoideos. *In* Biodiversidad de Oaxaca, A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. A. Briones-Salas (eds.). Instituto de Biología, UNAM/ Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza/ WWF, México, D. F. p. 331-356.

Luis, A. M., J. L. G. Salinas y J. B. Llorente. 2011b. Papilionoidea y Hesperioidea (Lepidoptera: Rhopalocera). *In* Chiapas: estudios sobre su diversidad biológica, F. Álvarez (coord.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 363-392.

Luis, A. M., M. O. Trujano, J. B. Llorente e I. F. Vargas. 2006. Patrones de distribución de la subfamilias Danainae, Apaturinae, Biblidinae y Heliconiinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. II, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 771-865.

Luis, A. M., I. F. Vargas y J. B. Llorente. 1991. Lepidopterofauna de Oaxaca. I. Distribución y fenología de los Papilionoidea de la sierra de Juárez. Publicaciones especiales del Museo de Zoología, UNAM 3:1-121.

Luis, A. M., I. F. Vargas y J. B. Llorente. 1996. Síntesis de los Papilionoidea (Rhopalocera: Lepidoptera) del estado de Veracruz. Folia Entomológica Mexicana 93:91-133.

Luis, A. M., I. F. Vargas y J. B. Llorente. 1999. Mariposas de las áreas montanas del sur de la cuenca de México. *In* Biodiversidad de la Región de Montaña del Sur de la Cuenca de México, A. Velázquez y F. J. Romero (eds.). UAM, México, D. F. p. 188-203.

Luna, M. R. y J. B. Llorente. 2004. Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la sierra Nevada, México. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 20:79-102.

Luna, M. R., J. B. Llorente y A. M. Luis. 2008. Papilionoidea de la sierra de Huautla, Morelos y Puebla, México (Insecta: Lepidoptera). Revista de Biología Tropical 56:1677-1716.

Luna, M. R., J. B. Llorente, A. M. Luis e I. F. Vargas. 2010. Composición faunística y fenología de las mariposas (Rhopalocera: Papilionoidea) de Cañón de Lobos, Yautepec, Morelos, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:315-342.

Luna, M. R., A. M. Luis, I. F. Vargas y J. B. Llorente. 2012. Mariposas del estado de Morelos, México (Lepidoptera: Papilionoidea). Revista Mexicana de Biodiversidad 83:623-666.

Martin-Piera, F., J. J. Morrone y A. Melic. 2000. Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PrIBES 2000. m3m-Monografías Tercer Milenio 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. 326 p.

Matsuda, R. 1970. Morphology and evolution of the insect fauna thorax. Memoirs of the Entomological Society of Canada 76:1-431.

Maya-Martínez, A., C. Pozo y E. May Uc. 2005. Las mariposas

(Rhopalocera: Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae) de la selva alta subperennifolia de la región de Calakmul, México, con nuevos registros. Folia Entomológica Mexicana 44:123-143.

Maya-Martínez A., C. Pozo., J. J. Schmitter-Soto. 2009. Distribution patterns of Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae) in Yucatán Peninsula, Mexico. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 25:283-301.

Maya-Martínez A., J. J. Schmitter-Soto y C. Pozo. 2011. Panbiogeography of the Yucatán Peninsula based on Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). Florida Entomologist 94:527-533.

Mayr, E., E. G. Linsley y R. L. Usinger. 1953. Methods and principles of systematic zoology. McGraw Hill, London. 328 p.

Maza, J. de la y R. G. de la Maza. 1985. La fauna de mariposas de Boca de Chajul, Chiapas, México, (Rhopalocera), Parte I y Parte II. Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 9:23-44; 10:1-24.

Maza, J. de la, A. White y R. G. de la Maza. 1991. La fauna de mariposas de México. Parte II. Hesperioidea (Lepidoptera: Rhopalocera). Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 14:3-44.

Maza, R. G. de la y D. Gutiérrez. 1994. Ropalóceros de Quintana Roo, su distribución, origen y evolución. Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 15:1-43.

Maza, R. G. de la y J. de la Maza. 1988. Notas sobre los Rhopalocera de la sierra de Álvarez, San Luis Potosí, México. (Lepidoptera). Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 11:33-59.

Maza, R. G. de la y J. de la Maza. 1993. Mariposas de Chiapas. Espejo de Obsidiana. México. 223 p.

Maza, R. G. de la, J. de la Maza y A. White. 1989. La fauna de mariposas de México. Parte I. Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera). Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 12:39-98.

Maza, R. G. de la, A. White y R. R. de la Maza. 1995b. Exploración de factores compensatorios que permiten el refugio de rhopalocerofauna higrófila en cinco cañadas de clima subhúmedo en Morelos, México. Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 16:1-63.

Maza, R. G. de la, A. White y A. Ojeda. 1995a. La horofauna higrófila de la Cañada de la Toma Tilzapotla, Morelos, México (Lepidoptera - Rhopalocera). Revista de la Sociedad Mexicana de Lepidopterología 15:1-38.

Michán, L. y J. B. Llorente. 2002. Hacia una historia de la entomología en México. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. III., J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 3-52.

Michán, L., J. B. Llorente, A. M. Luis y D. J. Castro. 2004. Breve historia de la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. B. Llorente, J. J. Morrone, O. O. Yáñez e I. F. Vargas (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 5-42.

Michán, L., J. B. Llorente, A. M. Luis y D. J. Castro. 2005. Breve historia de la taxonomía de Lepidoptera en México durante el siglo XX. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias 29:101-132.

Mickoleit, G. 1969. Vergleichend-anatomische Untersuchungen and der pterothorakalen Pleurotergalmuskulatur der Neuropteria und Mecopteria (Insecta, Holometabola). Z. Morph. Tiere (Berlin) 64:151-178.

Mielke, O. H. H. 2005. Catalogue of the American Hesperioidea: Hesperiidae (Lepidoptera), vols. I-VI. Complementary and supplementary parts to the "Checklist of Neotropical Hesperioidea". Sociedade Brasileira de Zoologia. Curitiba, Brasil. 1536 p.

Miller, Y. J. 1995. Castniidae. *In* Atlas of Neotropical Lepidoptera, J. B. Heppner (ed.). Checklist 2. Association for Tropical Lepidoptera, Gainesville, Florida. p. 133-157, 176-177.

Monteagudo, D., A. M. Luis, I. F. Vargas y J. B. Llorente. 2001. Patrones altitudinales de la diversidad de mariposas en la sierra Madre del Sur (México). (Lepidoptera: Papilionoidea), SHILAP Revista Lepidopterológica 28:203-233.

Morrone, J. J. y J. B. Llorente. 2006. Conclusiones. *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. II, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 1011-1025.

Mutamen, M., N. Wahlberg y L. Kaila. 2010. Comprehensive gene and taxon coverage elucidates radiation patterns in moths and butterflies. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 277:2839-2848.

Nieukerken, E. J. van, L. Kaila, I. J. Kitching, N. P. Kristensen, D. C. Lees, J. Minet, C. Mitter, M. Mutanen, J. C. Regier, T. J. Simonsen, N. Wahlberg, S.-H. Yen, R. Zahiri, D. Adamski, J. Baixeras, D. Bartsch, B. Å. Bengtsson, J. W. Brown, S. R. Bucheli, D. R. Davis, J. De Prins, W. De Prins, M. E. Epstein, P. Gentili-Poole, C. Gielis, P. Hättenschwiler, A. Hausmann, J. D. Holloway, A. Kallies, O. Karsholt, A. Y. Kawahara, S. J. C. Koster, M. V. Kozlov, J. D. Lafontaine, G. Lamas, J. F. Landry, S. Lee, M. Nuss, K. T. Park, C. Penz, J. Rota, A. Schintlmeister, B. C. Schmidt, J. C. Sohn, M. A. Solis, G. M. Tarmann, A. D. Warren, S. Weller, R. V. Yakovlev, V. V. Zolotuhin y A. Zwick. 2011. Order Lepidoptera Linnaeus, 1758. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z.-Q. Zhang (ed.). Zootaxa 3148:212-221.

Nye, I. W. B. 1975-1991. The generic names of moths of the world, 6 vols. British Museum (Natural History). London.

Ocegueda, S. y J. B. Llorente (coords.) 2008. Lepidópteros. *In*

Catálogo taxonómico de especies de México. Capital natural de México, vol. I: Conocimiento actual de la biodiversidad. CONABIO, México, D. F. CD1.

Oñate, L. O., M. O. Trujano, J. B. Llorente, A. M. Luis e I. F. Vargas. 2006. Patrones de distribución de la familia Papilionidae (Lepidoptera). *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. II, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 661-714.

Pelham, J. P. 2008. A catalogue of the butterflies of the United States and Canada with a complete bibliography of the descriptive and systematic literature. Journal of Research on the Lepidoptera 40:1-658.

Pozo, C., A. M. Luis, S. Uc-Tescum, N. Salas y A. M. Maya. 2003. Butterflies (Papilionoidea and Hesperioidea) of Calakmul, Campeche, México. The Southwestern Naturalist 48:505-525.

Pozo, C., J. B. Llorente, A. M. Luis, I. F. Vargas y N. Salas. 2005. Reflexiones acerca de los métodos de muestreo para mariposas en las comparaciones biogeográficas. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines: Primeras Jornadas Biogeográficas RIBES, J. B. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. p. 203-215.

Pozo, C., A. M. Luis, J. B. Llorente, N. Salas, A. M. Maya e I. F. Vargas. 2008. Seasonality and phenology of butterflies (Lepidoptera: Pieridae, Papilionidae, Nymphalidae, Lycaenidae and Hesperiidae) in Calakmul, biosphere reserve. Florida Entomologist 91:407-422.

Raguso, R. A. y J. B. Llorente. 1991. The butterflies (Lepidoptera) of the Tuxtlas Mts., Veracruz, Mexico. Revisited: species-richness and habitat disturbance. Journal of Research on the Lepidoptera 29:105-133.

Raguso, R. A. y J. B. Llorente. 1997. Papilionoidea. *In* Historia natural de los Tuxtlas, E. S. González, R. Dirzo y R. C. Voght (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México, D. F. p. 257-291.

Regier, J. C., A. Zwick, M. P. Cummings, A. Y. Kawahara, S. Cho, S. Weller, A. Roe, J. Baixeras, J. W. Brown, C. Parr, D. R. Davis, M. Epstein, W. Hallwachs, A. Hausmann, D. H. Janzen, I. J. Kitching, M. A. Solis, S.-H.Yen, A. L. Bazinet y C. Mitter. 2009. Toward reconstructing the evolution of advanced moths and butterflies (Lepidoptera: Ditrysia): an initial molecular study. BMC Evolutionary Biology 9:280.

Robbins, R. K. 1982. How many butterfly species? News of the Lepidopterists' Society: 40-41.

Ross, G. N. 1964-1967. A distributional study of the butterflies of the sierra de Tuxtla in Veracruz, Mexico. Tesis, Doctorado Louisiana State University. 265 p.

Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Limusa, México, D. F. 432 p.

Salinas, J. L. G., A. M. Luis y J. B. Llorente. 2004. Papilionoidea of the evergreen tropical forests of Mexico. Journal of the Lepidopterists' Society 58:125-142.

Scoble, M. J. 1992. The Lepidoptera: form, function and diversity. Oxford University Press, New York. 404 p.

Seitz, A. (ed.). 1906-1954. Die Gross Schmetterlinge der Erde. Alfred Kernen, Stuttgart.

Sharplin, J. 1963. Wing base structure in Lepidoptera. Canadian Entomologist 95:1024-1050, 1121-1145; 96:943-949.

Shields, O. 1989. World numbers of butterflies. Journal of the Lepidopterists' Society 43:178-183.

Soberón, J. M. y 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 y A. M. Luis. 2005. Estimación del componente beta del número de especies de Papilionidae y Pieridae (Insecta: Lepidoptera) de México por métodos indirectos. *In* Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma, G. Halffter, J. M. Soberón, P. Koleff y A. Melic (eds.). m3m-Monografías Tercer Milenio 4, SEA/ CONABIO/ DIVERSITAS/ CONACYT, Zaragoza. p. 231-237.

Soberón, J. M., J. B. Llorente y L. O. 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.

Suomalainen, E. 1969. Chromosome evolution in the Lepidoptera. *In* Chromosomes today, C. D. Darlington y K. R. Lewis (eds.). Oliver y Boyd, Edinburgh. p. 131-138.

Vane-Wright, R. I. y P. R. Ackery (eds.). 1989. The biology of butterflies. Academic, London. 429 p.

Vargas, I. F., J. B. Llorente y A. M. Luis. 1991. Lepidopterofauna de Guerrero I: Distribución y fenología de los Papilionoidea de la sierra de Atoyac. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, UNAM 2:1-127.

Vargas, I. F., J. B. Llorente y A. M. Luis. 1994. Listado lepidopterofaunístico de la sierra de Atoyac de Álvarez en el estado de Guerrero: Notas acerca de su distribución local y estacional (Rhopalocera: Papilionoidea). Folia Entomológica Mexicana 86:41-178.

Vargas, I. F., J. B. Llorente y A. M. Luis. 1999. Distribución de los Papilionoidea (Lepidoptera: Rhopalocera) de la sierra de Manantlán (250-1650 m snm) en los estados de Jalisco y Colima. Publicaciones Especiales del Museo de Zoología, UNAM 11:1-153.

Vargas, I. F., J. B. Llorente, A. M. Luis y C. Pozo. 2008. Nymphalidae de México. II (Libytheinae, Ithomiinae, Morphinae y Charaxinae): distribución geográfica e ilustración. UNAM/ CONABIO. México, D. F. 225 p.

Vargas, I. F., A. M. Luis, J. B. Llorente y A. D. Warren. 1996. Butterflies of the state of Jalisco. Journal of the Lepidopterists' Society 50:97-138.

Vargas, I. F., M. O. Trujano, J. B. Llorente y A. M. Luis. 2006. Patrones de distribución de las subfamilias Ithomiinae,

Morphinae y Charaxinae (Lepidoptera: Nymphalidae). *In* Componentes bióticos principales de la entomofauna mexicana, vol. II, J. J. Morrone y J. B. Llorente (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 867-943.

Vázquez, L. G. 1942. Observaciones faunísticas de los lepidópteros de Izúcar de Matamoros, Puebla. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoología 13:547-553.

Warren, A. D. 2000. Hesperioidea (Lepidoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento,vol. II., J. B. Llorente, E. S. González y N. Papavero (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D. F. p. 535-580.

Warren, A. D., I. F. Vargas, A. M. Luis y J. B. Llorente. 1996. Mariposas diurnas de Jalisco. Dugesiana 3:1-20.

Warren, A. D., I. F. Vargas, A. M. Luis y J. B. Llorente. 1998. Butterflies of the state of Colima, México. Journal of the Lepidopterists' Society 52:40-72.

Zhang, Z.-Q. (ed.). 2011. Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa 3148:1-237.

Zhang, Z. Q. y W. A. Shear (eds.). 2007. Linnaeus tercentenary: progress in invertebrate taxonomy. Zootaxa 1668:1-766.

Apéndice. Familias de Lepidoptera. El orden de las familias es aproximadamente estratigráfico o filogenético, según Kristensen (1998), Kristensen et al. (2007), Regier et al. (2009) y Mutamen et al. (2010). Nieukerken et al. (2011) recopilaron los números aquí tabulados y sintetizaron la clasificación. † Familias *insertae sedis* (fósiles) *circa* Lepidoptera; 4 subórdenes, 45 superfamilias, 139 familias, 15 578 géneros y 157 424 especies. Después del nombre de cada familia, se indica número de géneros/especies.

Coelopoetidae 1/3
Stathmopodidae 44/408
Epimarptidae 1/4
Batrachedridae 10/99
Coleophoridae 5/1 386
Momphidae 6/115
Pterolonchidae 2/8
Scythrididae 30/669
Cosmopterigidae 135/1 792
Gelechiidae 500/4 700
Tineodidae 12/19
Alucitidae 9/216
Pterophoridae 90/1 318
Copromorphidae 9/43
Carposinidae 19/283
Schreckensteiniidae 2/8
Epermeniidae 10/126
Urodidae 3/66
Immidae 6/245
Choreutidae 18/406
Galacticidae 3/19
Tortricidae 1 071/10 387
Brachodidae 14/137
Cossidae 151/971
Dudgeoneidae 6/57
Metarbelidae 18/196
Ratardidae 3/10
Castniidae 34/113
Sesiidae 154/1 397
Epipyropidae 9/32
Cyclotornidae 1/5
Heterogynidae 1/10
Lacturidae 8/120
Zygaenidae 170/1 036
Whalleyanidae 1/2
Thyrididae 93/940
Hyblaeidae 2/18
Callidulidae 7/49
Papilionidae 32/570
Hedylidae 1/36
Hesperiidae 570/4 113
Pieridae 91/1 164
Riodinidae 146/1 532
Lycaenidae 416/5 201
Nymphalidae 559/6 152
Pyralidae 1 055/5 921
Crambidae 1 020/9 655
Mimallonidae 27/194
Cimeliidae 2/6
Doidae 2/6
Drepanidae 122/660
Lasiocampidae 224/1 952
Apatelodidae 10/145
Eupterotidae 53/339
Brahmaeidae 7/65
Phiditiidae 4/23
Anthelidae 9/94
Carthaeidae 1/1
Endromidae 12/59
Bombycidae 26/185
Saturniidae 169/2 349
Sphingidae 206/1 463
Epicopeiidae 9/20
Sematuridae 6/40
Uraniidae 90/686
Geometridae 2 002/23 002

Apéndice. Continúa

Phaudidae 3/15
Dalceridae 11/80
Limacodidae 301/1 672
Megalopygidae 23/232
Aididae 2/6
Somabrachyidae 4/8
Himantopteridae 11/80
Innominada † 12/16
Archaeolepidae † 1/1
Mesokristenseniidae † 1/3
Eolepidopterigidae † 1/1
Undopterigidae † 1/1
Micropterigidae 21/160
Agathiphagidae 1/2
Heterobathmiidae 1/3
Eriocraniidae 5/29
Acanthopteroctetidae 2/5
Lophocoronidae 1/6
Neopseustidae 4/14
Mnesarchaeidae 1/7
Palaeosetidae 4/9
Prototheoridae 1/12
Neotheoridae 1/1
Anomosetidae 1/1
Hepialidae 62/606
Nepticulidae 13/819
Opostegidae 7/192
Andesianidae 1/3
Heliozelidae 12/123
Adelidae 5/294
Incurvariidae 11/51
Cecidosidae 5/16
Prodoxidae 9/98
Tischeriidae 3/110
Innominada 25/100
Millieriidae 3/4
Oenosandridae 4/8
Notodontidae 704/3 800
Erebidae 1 760/24 569
Euteliidae 29/520
Nolidae 186/1 738
Noctuidae 1 089/11 772
Eriocottidae 6/80
Psychidae 241/1 350
Tineidae 357/2 393
Roeslerstammiidae 13/53
Bucculatricidae 4/297
Gracillariidae 101/1 866
Yponomeutidae 95/363
Argyresthiidae 1/157
Plutellidae 48/150
Glyphipterigidae 28/535
Ypsolophidae 7/163
Attevidae 1/52
Praydidae 3/47
Heliodinidae 13/69
Bedelliidae 1/16
Lyonetiidae 32/204
Prodidactidae 1/1
Douglasiidae 2/29
Simaethistidae 2/4
Autostichidae 72/638
Lecithoceridae 100/1 200
Xyloryctidae 60/524
Blastobasidae 24/377
Oecophoridae 313/3 308
Schistonoeidae 1/1
Lypusidae 3/21
Chimabachidae 2/6
Peleopodidae 7/28
Elachistidae 161/3 201
Syringopaidae 1/1

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S372-S378, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32000

Biodiversidad de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) en México

Biodiversity of Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) in Mexico

Juana María Coronado-Blanco[1] y Alejandro Zaldívar-Riverón[2]✉

[1]*Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Centro Universitario Adolfo López Mateos, 87149 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.*
[2]*Colección Nacional de Insectos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, 3er. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, Apartado postal 70-233, 04510. México, D. F., México.*
✉*azaldivar@ibiologia.unam.mx*

Resumen. Se revisa la riqueza taxonómica de las avispas parasitoides de la familia Braconidae en México. Se presentan los principales estudios faunísticos regionales y nacionales, así como los trabajos taxonómicos más relevantes de este grupo para el país. A la fecha, se han registrado un total de 704 especies descritas de Braconidae para el territorio mexicano pertenecientes a 318 géneros y 35 subfamilias.

Palabras clave: Insecta, riqueza taxonómica, listado faunístico, territorio mexicano.

Abstract. We revise the taxonomic richness of the parasitoid wasp family Braconidae in Mexico. The main regional and national faunistic and the most relevant taxonomic studies for Braconidae in this country are given. A total of 704 described species of Braconidae belonging to 318 genera and 35 subfamilies have been reported in the Mexican territory.

Key words: Insecta, taxonomic richness, faunistic list, Mexican territory.

Introducción

Las avispas parasitoides de la familia Braconidae representan la segunda familia de mayor riqueza taxonómica del orden Hymenoptera. El último conteo de su diversidad mundial arrojó un total de 19 434 especies válidas (Yu et al., 2012), aunque este número representa por lo menos una cuarta parte de su riqueza de especies (Jones et al., 2009). El tamaño de estos organismos varía desde 1 hasta 30 mm, aunque la mayoría de las especies son más bien pequeñas, generalmente midiendo menos de 10 mm (Wharton et al., 1997) (Fig. 1). Los miembros de Braconidae habitan en casi todos los ecosistemas terrestres, aunque son particularmente diversos en los trópicos, siendo casi todas sus especies parasitoides (i.e. que matan invariablemente a su hospedador) de larvas de otros insectos, principalmente herbívoros (Quicke, 1997). No obstante, en las últimas décadas se ha descubierto que existen algunas especies fitófagas, siendo varias de ellas formadoras de agallas (Wharton y Hanson, 2005).

Las hembras de avispas parasitoides, incluyendo los bracónidos, inyectan veneno a sus hospedadores para paralizarlos ya sea temporal (koinobiosis) o de forma permanente (idiobiosis). Posteriormente, éstas depositan su o sus huevos dentro (endoparasitoides), a un lado o sobre el hospedador (ectoparasitoides). Se ha observado que la mayoría de los bracónidos endoparasitoides son koinobiontes, mientras que los ectoparasitoides son por lo regular idiobiontes (Quicke, 1997). Asimismo, se ha sugerido que las especies idiobiontes tienen un espectro de hospedadores más amplio que las koinobiontes (Askew y Shaw, 1986).

El estudio de los bracónidos en México se ha enfocado principalmente a 3 áreas: *1)* el conocimiento de su riqueza taxonómica, que incluye tanto estudios faunísticos como descripciones de nuevos taxones; *2)* investigaciones en ecología, empleando principalmente a estos organismos como indicadores de biodiversidad (p. ej. Delfín y Burgos, 2000) y *3)* su uso como agentes de control biológico de otros insectos, con aplicaciones potenciales en la agricultura y en actividades forestales (Coronado et al., 2010; Coronado, 2011). Con respecto a los trabajos taxonómicos para la familia Braconidae en México, la mayor parte de ellos han sido descripciones aisladas de nuevos taxones, siendo muy escasas las revisiones taxonómicas y los estudios faunísticos regionales. Desde las primeras 2 especies de bracónidos identificadas para México en 1758, *Charmon extensor* (Linnaeus) y *Cotesia glomerata* (Linnaeus), 94 taxónomos han descrito un gran número de

Recibido: 31 mayo 2012; aceptado: 27 noviembre 2012

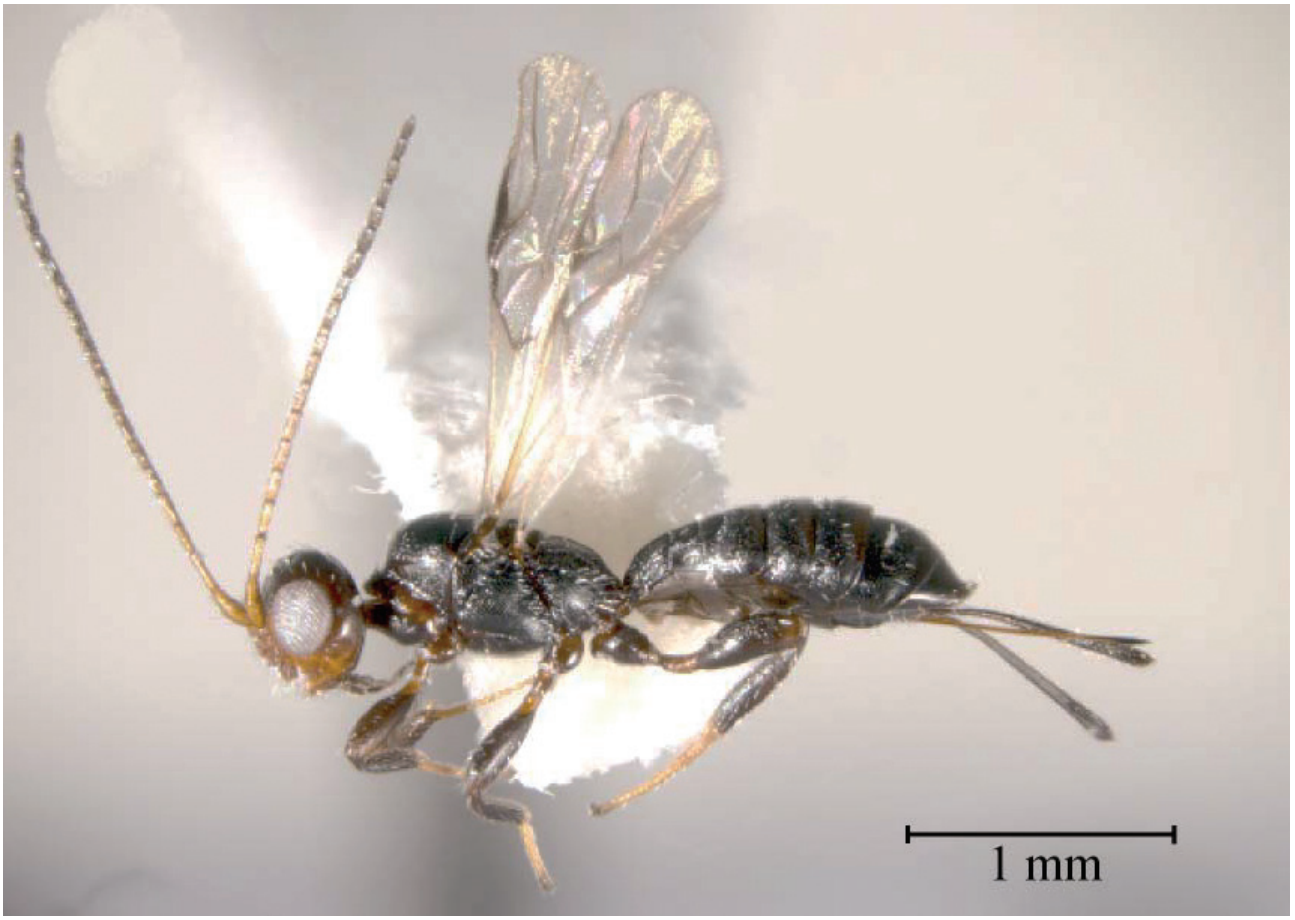


Figura 1. Fotografía de *Iare mexicanus* Martínez, Ceccarelli y Zaldívar-Riverón, 2010 (Braconidae: Doryctinae). Holotipo, hembra (IB-UNAM).

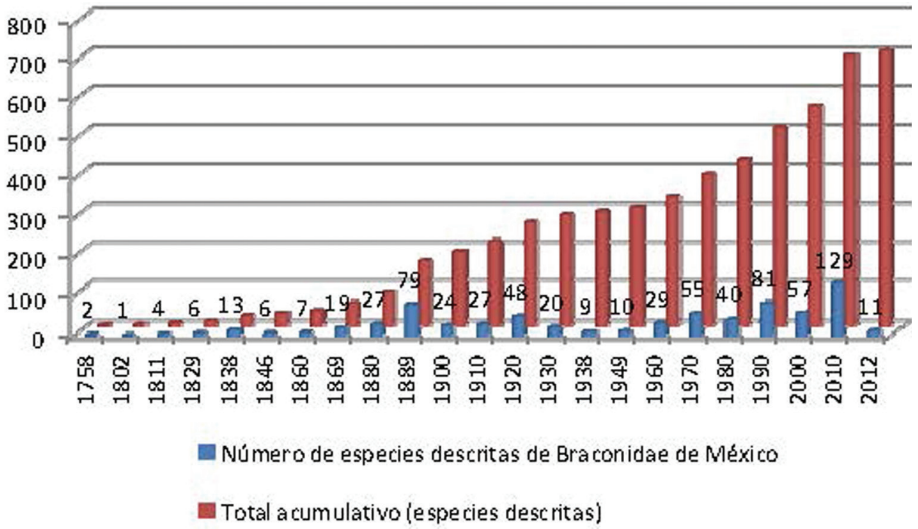


Figura 2. Curva acumulativa de especies descritas de Braconidae registradas para el territorio mexicano (desde 1758 hasta agosto del 2012).

especies mexicanas. Entre estos autores destacan Cameron (75 especies: 1886-1911), Marsh (71 especies: 1965-2002), Cresson (44 especies: 1865-1880), Muesebeck (39 especies: 1921-1963) y Fischer (36 especies: 1963-1980). En los últimos años, varios investigadores han descrito especies nuevas de bracónidos para el territorio mexicano, principalmente de las subfamilias Agathidinae (Figueroa-De la Rosa et al., 2011), Blacinae (Sánchez et al., 2010), Brachistinae (Wharton y López, 2000; López y Romero, 2004), Doryctinae (Zaldívar y Belokobylskij, 2009; López et al., 2010; Martínez y Zaldívar-Riverón, 2010; Martínez et al., 2010; Zaldívar-Riverón et al., 2012) y Mendesellinae (Figueroa et al., 2003). Entre los listados regionales existentes para Braconidae están los de Guanajuato (Sánchez et al., 1998), Oaxaca (Sánchez et al., 2009), Tamaulipas (Coronado, 2011), Veracruz (González-Hernández et al., 2011) y Yucatán (Delfín et al., 2002).

Los listados más destacados para bracónidos de México son los de Labougle (1980, 1981), González-Hernández (1997), Wharton y Mercado (2000), González et al. (2003), Coronado et al. (2004), Coronado (2011) y Yu et al. (2012). Labougle (1980, 1981) fue el primero en realizar un análisis histórico sobre la diversidad conocida de la familia en México, registrando la presencia de 82 géneros y 267 especies descritas. Una década más tarde, González (1997) publicó el Catálogo ilustrado de Hymenoptera Parasitica de México, en donde anexa ilustraciones de 15 géneros y se presentan 37 especies descritas. Posteriormente, el mismo autor y colaboradores (González et al., 2003) publicaron en versión CD el catálogo ilustrado de Braconidae en México, en el cual se incluyen 150 géneros con imagen digital (González et al., 2002, 2003). Sánchez et al. (1998) por otra parte, registraron para México 544 especies descritas de bracónidos agrupadas en 217 géneros, 51 tribus y 24 subfamilias, aunque no anexaron una lista de especies. Más tarde, Wharton y Mercado (2000) registraron 229 géneros y 26 subfamilias para el país, mientras que Coronado et al. (2004) presentaron un listado preliminar de 355 especies identificadas, pertenecientes a 80 géneros y 20 subfamilias de las 34 reconocidas por Wharton et al. (1997). Dicho trabajo incluyó tanto taxones incluidos en publicaciones previas como identificaciones de ejemplares depositados en la colección del Museo de Insectos de la Facultad de Ingeniería y Ciencias de la Universidad Autónoma de Tamaulipas (MIFA). En los últimos años resaltan 2 listados. En el primero, Coronado (2011) presentó un apéndice incluyendo 562 especies descritas para México, ubicadas en 147 géneros y 28 subfamilias, además de incluir otros 150 géneros sin especies determinadas y otras 7 subfamilias, con un total de 562 especies, 297 géneros, 35 subfamilias y 712 morfoespecies. En el segundo trabajo, Yu et al. (2012) registraron en su catálogo mundial de Braconidae 584 especies descritas presentes en México pertenecientes a 156 géneros y 26 subfamilias, así como 18 especies introducidas.

Diversidad

El número de especies descritas de bracónidos para México indudablemente representa sólo una pequeña fracción del número real de especies que pudieran presentarse en el país. Una muestra de esta enorme riqueza de especies desconocida quedó ejemplificada en un estudio faunístico preliminar realizado por Zaldívar-Riverón et al.

Cuadro 1. Número de géneros y especies descritas de la familia Braconidae presentes en México registrados por estado

Núm.	*Estado*	*Géneros*	*Especies*
1	Aguascalientes	7	4
2	Baja California	30	18
3	Baja California Sur	37	17
4	Campeche	28	10
5	Chiapas	103	95
6	Chihuahua	16	17
7	Coahuila	31	12
8	Colima	25	19
9	Distrito Federal	30	14
10	Durango	39	54
11	Estado de México	63	52
12	Guanajuato	70	24
13	Guerrero	68	59
14	Hidalgo	66	27
15	Jalisco	63	84
16	Michoacán	99	45
17	Morelos	98	71
18	Nayarit	24	24
19	Nuevo León	76	43
20	Oaxaca	136	61
21	Puebla	40	44
22	Querétaro	14	7
23	Quintana Roo	36	7
24	San Luis Potosí	36	27
25	Sinaloa	52	58
26	Sonora	46	59
27	Tabasco	34	19
28	Tamaulipas	149	73
29	Tlaxcala	10	4
30	Veracruz	105	113
31	Yucatán	194	110
32	Zacatecas	14	14

(2010) para una zona de bosque tropical seco ubicada en la región de Chamela, Jalisco. En este estudio, los autores identificaron 185 especies y 20 géneros de bracónidos de la subfamilia Doryctinae empleando información molecular y morfológica. Entre los pocos géneros de bracónidos que han sido relativamente bien estudiados para el territorio mexicano, se encuentran *Aleiodes* y *Rogas* (Rogadinae; Delfín y Wharton 2000, 2002), *Alabagrus y Crassomicrodus* (Agathidinae; Sharkey 1988, Figueroa et al., 2011), *Blacus* (Blacinae; Sánchez et al., 2003, 2010), *Triaspis* (Brachistinae; Wharton y López, 2000; López y Romero, 2004), *Toxoneuron* (Cardiochilinae; Mercado y Wharton, 2003) y *Epsilogaster* (Mendesellinae; Figueroa et al., 2003).

En este trabajo, se añaden 120 registros de especies de Braconidae para México (obtenidas de nuevas determinaciones, o de publicaciones entre diciembre 2011 y agosto 2012: Cauich, 2012; Mireles, 2012; Zaldívar et al., 2012), las cuales, sumadas a las 584 especies que se tenían previamente registradas por Yu et al. (2012) dan un total de 704 especies. Éstas se encuentran agrupadas en 178 géneros de los 318 registros que hay para México (en 140 géneros no se han determinado las especies) y 35 subfamilias. Se tienen datos precisos de localidades y/o estados de 547 especies, mientras que para las 157 restantes, sólo se cuenta con el registro del país, sin la localidad y/o estado donde fueron recolectados.

Los estados con mayor número de géneros registrados son: Yucatán (194 géneros), Tamaulipas (149), Oaxaca (136), Veracruz (105) y Chiapas (103). En cuanto al número de especies, encabezan la lista Veracruz (113 especies), Yucatán (110), Chiapas (95), Jalisco (84) y Tamaulipas (73). Cabe mencionar que los estados donde se ha encontrado un mayor número de especies de insectos en general, son los que se encuentran cercanos al golfo de México. No obstante, los estados de Jalisco, Michoacán, Morelos, Oaxaca, Tamaulipas y Yucatán sobresalen en el número de géneros y especies registradas de Braconidae, debido a que es en estos estados donde laboran los especialistas nacionales y extranjeros y/o donde se han realizado más recolectas (Cuadro 1). De las 704 especies de bracónidos descritas para México, 282 (40.06%) aparecen como endémicas. Del resto de las especies registradas (422 especies; 59.94%), muchas tienen distribución en países adyacentes, mientras que algunas de ellas presentan una distribución que abarca diversas regiones biogeográficas. En el Cuadro 2 se presenta una lista con el número de especies descritas y géneros ordenados alfabéticamente por subfamilia que han sido encontrados en territorio mexicano. En un nivel de género, la subfamilia de Braconidae mejor representada es Doryctinae, con 63. Por otra parte, en cuanto a especies, la subfamilia Agathidinae es la que tiene un mayor número, 112. No obstante, estas

Cuadro 2. Número de géneros y especies descritas de la familia Braconidae presentes en México ordenados por subfamilia

Núm.	*Subfamilia*	*Géneros*	*Especies*	*Géneros sin especies determinadas*	*Morfoespecies**
1	Acampsohelconinae	1	22	0	22
2	Adeliinae	2	0	2	2
3	Agathidinae	20	112	4	116
4	Alysiinae	29	20	19	39
5	Aphidiinae	16	34	4	38
6	Blacinae	1	18	0	18
7	Brachistinae	5	12	2	14
8	Braconinae	25	77	11	88
9	Cardiochilinae	6	23	0	23
10	Cenocoeliinae	4	15	2	17
11	Charmontinae	1	2	0	2
12	Cheloninae	6	17	3	20
13	Dirrhopinae	1	0	1	1
14	Doryctinae	63	110	22	132
15	Euphorinae	30	25	18	43
16	Exothecinae	3	0	3	3
17	Gnamptodontinae	2	8	1	9

Cuadro 2. Continúa

Núm.	*Subfamilia*	*Géneros*	*Especies*	*Géneros sin especies determinadas*	*Morfoespecies**
18	Helconinae	7	2	5	7
19	Homolobinae	2	9	0	9
20	Hormiinae	4	4	1	5
21	Ichneutinae	8	12	2	14
22	Lysiterminae	1	1	0	1
23	Macrocentrinae	4	7	1	8
24	Mendesellinae	1	2	0	2
25	Mesostoinae	1	1	0	1
26	Microgastrinae	34	53	17	70
27	Microtypinae	1	0	1	1
28	Miracinae	1	0	1	1
29	Opiinae	11	54	4	58
30	Orgilinae	2	8	0	8
31	Pambolinae	1	0	1	1
32	Rhysipolinae	2	2	1	3
33	Rhyssalinae	8	3	6	9
34	Rogadinae	12	51	5	56
35	Sigalphinae	3	1	2	3
Total	35	318	704	140	844

*Nota: en este caso, el número de morfoespecies corresponde a la suma del número de especies identificadas más el número de géneros sin especies determinadas, considerando una especie por género, aunque el número puede incrementarse al identificarse dichas especies.

cifras reflejan el grado de esfuerzo taxonómico realizado para cada taxón y no su riqueza de especies.

Según el catálogo mundial de Braconidae de Yu et al. (2012), que incluye especies hasta el 2011, así como de las publicaciones en el 2012 y de nuevos registros para el país (Cauich, 2012; Mireles, 2012; Zaldívar et al., 2012), hay un total de 282 especies descritas para México con distribución exclusivamente Neotropical y 262 con distribución Neártica-Neotropical. Las especies mexicanas restantes presentes en el país presentan una distribución Paleártica (49 spp.) o comparten una distribución con las regiones oriental (42 spp.), oceánica (40 spp.), etiópica (18 spp.) o austral-asiática (15 spp.). En la Figura 2 se presenta por decenios (excepto el período 2010-2012) a partir de 1758, el número de especies descritas de Braconidae registradas en el territorio mexicano. El mayor número de descripción de especies se registró entre los años 2001-2010 (129 especies), así como entre 1981-1990 (81 especies).

En conclusión, el conocimiento taxonómico que se tiene actualmente de Braconidae en México (704 especies, 318 géneros y 35 subfamilias) dista mucho de representar en su totalidad la extraordinaria riqueza de especies presentes en el país. El empleo de un criterio taxonómico de tipo integrador (*sensu* Padial et al., 2010) en el cual se utilice información proveniente de diferentes fuentes (p. ej. morfología, secuencias de ADN, historia natural) resulta una alternativa promisoria para acelerar el descubrimiento y descripción de nuevos taxones de Braconidae en México.

Agradecimientos

Ambos autores agradecen al CONACyT y al Sistema Nacional de Investigadores por el apoyo otorgado para realizar sus labores de investigación de Braconidae en México. Parte de este trabajo fue financiado por dos apoyos otorgados por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT; Proyecto de Ciencia Básica 2008, red temática del código de barras de la vida) y uno otorgado por la UNAM (convocatoria DGAPA-IACOD 2011) a AZR.

Literatura citada

Askew, R. R. y M. R. Shaw. 1986. Parasitoid communities: their size, structure and development. *In* Insect parasitoids, J.

Waage, D. Greathead (eds.). Academic Press, London. p. 225-264.

Cauich, K. R. G. 2012. Composición y estructura de la comunidad de parasitoides Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) en tres tipos de vegetación de Yucatán. Tesis maestría, Universidad Autónoma de Yucatán. 74 p.

Coronado-Blanco, J. M., E. Ruíz-Cancino y S. E. Varela-Fuentes. 2004. Adenda a Braconidae (Hymenoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. IV, J. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). UNAM. México. p. 713-720.

Coronado-Blanco, J. M., E. Ruíz-Cancino, V. López-Martínez, J. A. Sánchez-García, J. I. Figueroa-De La Rosa y H. Delfín-González. 2010. Braconidae (Hymenoptera) en México. *In* Memoria. II Taller Internacional de Recursos Naturales (CD), V. H. Toledo-Hernández, A. M. Corona-López, A. Flores-Palacios, E. Tovar-Sánchez, J. M. Coronado-Blanco y E. Ruíz-Cancino (eds.). Cuernavaca, Morelos, México. p. 80-87.

Coronado-Blanco, J. M. 2011. Braconidae (Hymenoptera) de Tamaulipas, México. Editorial Planea. México. 203 p.

Delfín-González, H. y D. Burgos R. 2000. Los bracónidos (Hymenoptera: Braconidae) como grupo parámetro de biodiversidad en las selvas deciduas del trópico: una discusión acerca de su posible uso. Acta Zoológica Mexicana 79:43-56.

Delfín-González, H. y R. A. Wharton. 2000. Historical review of the genera *Rogas* and *Aleiodes* in Mexico, with a redescription of *Aleiodes cameronii* (Hymenoptera: Braconidae: Rogadinae). Pan-Pacific Entomology 76:58-70.

Delfín-González, H. y R. A. Wharton. 2002. Distribution of species and species-groups of *Aleiodes* (Hymenoptera: Braconidae) in Mexico. Folia Entomológica Mexicana 41:215-227.

Delfín-González, H., D. Chay-Hernández, A. González-Moreno, L. Hernández-Puch y C. Suárez-Castillejos. 2002. New records of Braconidae (Hymenoptera) subfamilies and genera from Mexico and the State of Yucatán. Transactions of the American Entomological Society 128:99-108.

Figueroa-De la Rosa J. I., A. A. Valerio, V. López-Martínez, J. B. Whitfield y M. J. Sharkey. 2003. Two new species of *Epsilogaster* Whitfield & Mason (Hymenoptera: Braconidae) from Mexico and Costa Rica. Pan-Pacific Entomologist 79:198-206.

Figueroa-De la Rosa, J. I., M. J. Sharkey, J. Romero-Nápoles, J. A. Sánchez-García, A. M. Martínez, V. López-Martínez y S. Pineda. 2011. Revision of the new world genus *Crassomicrodus* Ashmead (Hymenoptera, Braconidae, Agathidinae), with an identification key to species. ZooKeys 142:27-75.

González-Hernández, A. 1997. Catálogo ilustrado de Hymenoptera: Parasitica de México. Conabio-Universidad Autónoma de Nuevo León. 40 p.

González-Hernández, A., R. A. Wharton, J. A. Sánchez-García, H. Delfín-González, J. R. Lomelí-Flores, V. López-Martínez y J. I. Figueroa-De la Rosa. 2002. Catálogo Ilustrado de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de México. *In* Curso-Taller Taxonomía de Insectos, M. Martínez, P. Valenzuela C. y R. Báez (eds.). Del 11-13 de noviembre 2002, Hermosillo, Sonora, México. p. 1-52.

González-Hernández A., R. A. Wharton, J. A. Sánchez-García, V. López-Martínez, J. R. Lomelí-Flores, J. I. Figueroa-De La Rosa y H. Delfín González. 2003. Catálogo ilustrado de Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) de México. Universidad Autónoma de Nuevo León- Conabio - CONACyT. CD Interactivo.

González-Hernández, A, J. R. Lomelí-Flores y E. Ruíz-Cancino. 2011. Avispas Ichneumonoidea (Insecta: Hymenoptera). *In* Conabio. La Biodiversidad en Veracruz. Estudio de estado. Vol. II. CONABIO - Gobierno del Estado de Veracruz - Universidad Veracruzana - Instituto de Ecología, A.C. México. p. 441-448.

Jones, O. R., A. Purvis, E. Baumgart y D. L. J. Quicke. 2009. Using taxonomic revision data to estimate the geographic and taxonomic distribution of undescribed species richness in the Braconidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea). Insect Conservation and Diversity 2:204-212.

Labougle, J. M. 1980. Análisis sobre la sistemática de la Familia Braconidae (Ins. Hym.) y su situación actual en México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 185 p.

Labougle, J. M. 1981. Análisis histórico sobre la sistemática y clasificación de la familia Braconidae. Folia Entomológica Mexicana 48:74-75.

López-Martínez, V. y J. Romero-Nápoles. 2004. Identificación key to the Mexican and Central American species of *Triaspis* Haliday (Hymenoptera: Braconidae), with descriptions of six new species. Annals of the Entomological Society of America 97:15-27.

López-Martínez, V., J. I. Figueroa-De la Rosa, M. J. Sharkey, A. Burgos, I. Alia y S. Pineda. 2010. A new species of *Leluthia* (Braconidae: Doryctinae) from Mexico. Journal of the Kansas Entomological Society 83:228-287.

Martínez, J. J. y A. Zaldívar-Riverón. 2010. A new species of *Neoheterospilus* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) from Chamela, Jalisco, México. Journal of Hymenoptera Research 19:217-222.

Martínez, J. J., F. S. Ceccarelli y A. Zaldívar-Riverón. 2010. The genus *Iare* Barbalho and Penteado-Dias (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) in Mexico, with the description of two new species. Zootaxa 2685:30-38.

Mercado, I. y R. A. Wharton. 2003. Mexican cardiochiline genera (Hymenoptera: Braconidae) including a preliminary assesment of species-groups in *Toxoneuron* Say and *Retusigaster* Dangerfield, Austin and Whitfield. Journal of Natural History 37:845-902.

Mireles-Cepeda, S. 2012. Avispas parasíticas Braconidae (Hymenoptera) en dos localidades de Victoria, Tamaulipas,

México. Tesis, Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas. 54 p.

Padial, J. M., A. Miralles, I. De la Riva y M. Vences. 2010. The integrative future of taxonomy. Frontiers in Zoology 7:16.

Quicke, D. L. J. 1997. Parasitic wasps. Chapman and Hill, London, 470 p.

Sánchez-García, J. A., J. Romero-Nápoles, S. Ramírez-Alarcón, S. Anaya-Rosales y J. L. Carrillo-Sánchez. 1998. Géneros de Braconidae del Estado de Guanajuato (Insecta: Hymenoptera). Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) 74:59-137.

Sánchez-García J. A., R. A. Wharton, J. Romero-Nápoles, A. González-Hernández, V. López-Martínez, A. Equihua-Martínez, H. González-Hernández y J. L. Carrillo-Sánchez. 2003. Description of a new species of *Blacus* Nees (Hymenoptera: Braconidae) from Mexico, utilizing characters of the male external genitalia. Pan-Pacific Entomologist 79:135-144.

Sánchez-García, J. A., M. Morales, A. Martínez y J. I. Figueroa-De la Rosa. 2009. Catálogo de bracónidos (Hymenoptera) del estado de Oaxaca, México. *In* Entomología Mexicana Vol. 8, E. G. Estrada (ed.). México. p. 907-912.

Sánchez-García, J. A., R. A. Wharton, J. Romero-Nápoles, J. I. Figueroa-De la Rosa, V. López-Martínez, A. M. Martínez, R. Pérez-Pacheco y S. Pineda. 2010. Four new species of *Blacus* Nees (Hymenoptera, Braconidae, Blacinae) from Mexico. Zootaxa 2641:37-46.

Sharkey, M. J. 1988. A taxonomic revision of *Alabagrus* (Hymenoptera: Braconidae). Bulletin of the British Museum (Natural History), Entomology Series 57:311-437.

Wharton, R. A. y V. López-Martínez. 2000. A new species of *Triaspis* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) parasitic of the pepper weevil, *Anthonomus eugenii* Cano (Coleoptera: Curculionidae). Proceedings of the Entomological Society of America 102:794-801.

Wharton, R. A. e I. Mercado. 2000. Braconidae (Hymenoptera). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México, Vol. II., J. E. Llorente, E. González y N. Papavero (eds.). UNAM-Conabio-Bayer. México. p. 635-647.

Wharton, R. A., P. M. Marsh y M. J. Sharkey (eds.). 1997. Manual of the New World genera of the family Braconidae (Hymenoptera). Special Publication – International Society of Hymenopterists No. 1. Washington. 439 p.

Wharton, R. A. y P. E. Hanson. 2005. Gall wasps in the family Braconidae (Hymenoptera). *In* Biology, ecology, and evolution of gall-inducing arthropods, A. Raman, W. C. Schaefer, y T. M. Withers (eds.). Science Publishers, Enfield, New Hampshire, p. 495-505.

Yu, D. S. K., C. van Achterberg y K. Horstmann. 2012. Taxapad 2012, Ichneumonoidea 2011. Database on flash-drive. www.taxapad.com, Ottawa, Ontario, Canadá.

Zaldívar-Riverón, A. y S. A. Belokobylskij. 2009. The parasitic wasp genus *Hecabolus* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae), with the description of a new species from Mexico. Revista Mexicana de Biodiversidad 80:419-429.

Zaldívar-Riverón, A., J. J. Martínez, F. S. Ceccarelli, V. S. De Jesús-Bonilla, A. C. Rodríguez-Pérez, A. Reséndiz-Flores y M. A. Smith. 2010. DNA barcoding a highly diverse group of parasitoid wasps (Braconidae: Doryctinae) from a Mexican nature reserve. Mitochondrial DNA 21:18-23.

Zaldívar-Riverón, A., J. J. Martínez, F. S. Ceccarelli y S. R. Shaw. 2012. Five new species of the genera *Heerz* Marsh, *Lissopius* Marsh and *Ondigus* Braet, Barbalho and van Achterberg (Braconidae, Doryctinae) from the Chamela-Cuixmala biosphere reserve in Jalisco, México. Zookeys 164:1-23.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S379-S384, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32255

Biodiversidad de Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) en México

Biodiversity of Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) in Mexico

Svetlana Nikolaevna Myartseva, Enrique Ruiz-Cancino y Juana María Coronado-Blanco✉

Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas. Centro Universitario Adolfo López Mateos, 87149 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.
✉ *jmcoronado@uat.edu.mx*

Resumen. Se documenta la presencia de 184 especies, 12 géneros y 4 subfamilias de Aphelinidae en México como resultado de una revisión de la literatura taxonómica y de las investigaciones de los autores en la última década. Se presentan datos taxonómicos con los números de subfamilias, géneros y especies, su distribución por entidades federativas y los datos acumulados de especies descritas, además de datos breves sobre morfología, biología, importancia económica y rol en ecosistemas naturales como insectos parasitoides benéficos.

Palabras clave: Aphelinidae, distribución, biodiversidad.

Abstract. In Mexico, 184 species in 12 genera and 4 subfamilies of Aphelinidae were registered, according to literature and our investigations during the last decade. Taxonomic data, number of subfamilies, genera and species of Aphelinidae, distribution in Mexican states, bio-ecological data for species – morphology, biology, economic importance, role in natural ecosystems as helpful parasitoids of insects, are given.

Key words: Aphelinidae, distribution, biodiversity.

Introducción

Los afelínidos son parasitoides importantes en el control biológico de plagas a nivel mundial. La mayoría de las especies son multivoltinas, se desarrollan continuamente a través del año. Sin embargo, ocurre diapausa invernal en el estado larval, particularmente en especies que se desarrollan en hospederos que invernan como huevos. El número de generaciones por año depende principalmente de factores climáticos, también depende del huésped y de la región geográfica (Nikolskaya y Yasnosh, 1966).

A continuación se anotan las especies de Aphelinidae de la República Mexicana que fueron introducidas intencionalmente al país con fines de control biológico de insectos plaga y las que se han obtenido en el país de diversos hospederos:

1. Aphelinus Dalman contiene 4 especies; no se han descrito especies de México. Se introdujeron a México 2 especies para el control biológico de pulgones plaga: *A. asychis* Walker contra *Therioaphis trifolii* (Monell) y *A. mali* (Haldeman) para controlar *Eriosoma lanigerum* (Hausmann).

2. Aphytis Howard contiene 20 especies de parasitoides de escamas armadas (Diaspididae); de México se han descrito *A. mashae* Myartseva y *A. miquihuana* Myartseva. Con fines de control biológico de plagas se introdujeron a nuestro país la siguientes especies: *A. chilensis* Howard contra *Chrysomphalus* spp., *A. chrysomphali* Mercet para el control de *Aonidiella aurantii* (Maskell), *A. hispanicus* (Mercet) contra *Parlatoria pergandii* Comstock, *A. holoxanthus* DeBach para combatir *Chrysomphalus aonidum* (L.), *A. lepidosaphes* Compere contra *Lepidosaphes beckii* (Newman), *A. lingnanensis* Compere para el control de *Aonidiella aurantii* y *A. maculicornis* (Masi) contra *Aspidiotus nerii* (Bouché). Por su parte, *A. aonidiae* (Mercet) ataca *Quadraspidiotus perniciosus* (Comstock), *A. comperei* DeBach y Rosen a *Parlatoria pergandii* mientras que *Unaspis citri* (Comstock), *Aonidiella aurantii* y *A. diaspidis* (Howard) parasitan a *Aspidiotus nerii* y a *Diaspis echinocacti* (Bouché); *A. melinus* DeBach ataca a *Diaspis echinocacti* y a *Aonidiella aurantii*; *A. mytilaspidis* (Le Baron) parasita a *Lepidosaphes beckii, A. pinnaspidis* Rosen y DeBach a la escama *Aonidiella aurantii* y a *Unaspis citri* mientras que *A. proclia* (Walker) es parasitoide de *Chrysomphalus dictyospermi* (Morgan).

3. Centrodora Foerster contiene 2 especies de parasitoides de mosquitas blancas, ambas descritas de México: *C. tropicalis* Myartseva y *C. zacateis* Myartseva.

4. Marietta Motschulsky contiene 6 especies; de México

Recibido: 25 junio 2012; aceptado: 04 junio 2013

se describió sólo *M. montana* Myartseva y Ruíz-Cancino. Todas las especies del género son hiperparasitoides en Hemiptera. *M. mexicana* (Howard) fue obtenida de la escama *Hemiberlesia lataniae* (Signoret); *M. montana* fue criada de *Melanaspis* sp.

5. Eretmocerus Haldeman contiene 21 especies de parasitoides de mosquitas blancas (Aleyrodidae); de México se han descrito 6: *E. antennator* Myartseva, *E. clavator* Myartseva, *E. evansi* Myartseva, *E. leucaenae* Myartseva, *E. montanus* Myartseva y *E. naranjae* Myartseva. A México se introdujeron 4 especies para el control biológico de plagas: *E. emiratus* Zolnerowich y Rose contra *Bemisia tabaci* (Gennadius), *E. eremicus* Rose y Zolnerowich como parasitoide de *Bemisia tabaci*, *E. mundus* (Mercet) para controlar *Bemisia tabaci* y *E. serius* Silvestri contra *Aleurocanthus woglumi* Ashby. Por su parte, *E. antennator* ataca *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood), *E. comperei* Rose parasita *Aleurothrixus floccosus* (Maskell); *E. corni* Haldeman, *E. evansi, E. jimenezi* Rose, *E. joeballi* Rose y Zolnerowich, *E. staufferi* Rose y Zolnerowich, *E. tejanus* Rose y Zolnerowich son parasitoides de las mosquitas blancas *Trialeurodes vaporariorum* y *Bemisia tabaci* mientras que *E. naranjae* y *E. longiterebrus* Rose atacan a *Aleurothrixus floccosus*; y *E. perseae* Rose y Zolnerowich parasita *Tetraleurodes perseae* Nakahara.

6. Cales Howard contiene una especie, *C. noacki* Howard que en México ataca a la mosquita blanca *Aleurothrixus floccosus*.

7. Ablerus Howard también sólo contiene una especie, *A. elegantulus* (Silvestri), la cual parasita a la escama *Acutaspis agavis* (Townsend y Cockerell) en agaves de México.

8. Coccophagus Westwood contiene 27 especies; de México se describieron 17: *C. bimaculatus* Myartseva, *C. clypeator* Myartseva, *C. debachi* Myartseva y Ruíz, *C. dentatus* Myartseva, *C. falderus* Myartseva, *C. femoralis* Myartseva, *C. gonzalezi* Myartseva, *C. longisetus* Myartseva, *C. lunai* Myartseva, *C. mazatlan* Myartseva, *C. neocomperei* Myartseva y Ruíz, *C. nigrans* Myartseva, *C. propodealis* Myartseva, *C. ruizi* Myartseva, *C. sostenesi* Myartseva, *C. teeceeni* Myartseva y *C. tobiasi* Myartseva. Son parasitoides de escamas suaves (Coccidae). *C. lycimnia* (Walker) ataca *Coccus hesperidum* L. y *Saissetia* spp., C. *quaestor* parasita *Coccus hesperidum* mientras que *C. rusti* Compere es parasitoide de *Saissetia* spp.

9. Dirphys Howard contiene 2 especies; de México se describió *D. mexicanus* (Howard). Atacan huevos de algunas especies de 7 órdenes de insectos, algunos parasitan escamas armadas o larvas de dípteros; unos pocos son hiperparasitoides (Myartseva et al., 2012).

10. Encarsia Foerster contiene 94 especies; de México se han descrito 59 especies. Son parasitoides de escamas o de mosquitas blancas. A México se introdujeron 8 especies: *E. aurantii* (Howard) contra *Chrysomphalus aonidum* (L.), *E. clypealis* (Silvestri) para controlar *Aleurocanthus woglumi, E. divergens* (Silvestri) en el control de *Aleurocanthus woglumi, E. dominicana* Evans para combatir *Aleurothrixus floccosus, E. merceti* Silvestri contra *Aleurocanthus woglumi, E. perniciosi* (Tower) para controlar *Aonidiella aurantii, E. perplexa* Huang y Polaszek para combatir *Aleurocanthus woglumi* y *E. smithi* (Silvestri) contra *Aleurocanthus woglumi*. Por su parte, *E. ameca* Myartseva ataca *Acutaspis agavis, E. americana* (DeBach y Rose) parasita *Aleurothrixus floccosus, E. aurantii* es parasitoide de *Aonidiella aurantii, E. bimaculata* Heraty y Polaszek es enemigo natural de *Bemisia tabaci, E. brimblecombei* (Girault) ataca *Lepidosaphes beckii, E. citricola* Myartseva parasita *Trialeurodes floridensis* (Haliday), *E. citrina* (Craw) es parasitoide de *Unaspis citri, Hemiberlesia lataniae* (Signoret) y de *Pinnaspis strachani* (Cooley), *E. colima* Myartseva es enemigo natural de *Aleurocanthus woglumi, E. formosa* Gahan ataca *Trialeurodes vaporariorum, E. hispida* De Santis parasita *Bemisia tabaci, E. inaron* (Walker) es parasitoide de *Siphoninus phyllireae* (Haliday), *E. juanae* es enemigo natural de *Aonidiella aurantii, E. lanceolata* Evans y Polaszek ataca *Bemisia tabaci, E. llera* Myartseva y Evans parasita *Aleurocanthus woglumi, E. llerica* Myartseva es parasitoide de *Unaspis citri, E. longitarsis* Myartseva ataca *Aleurocybotus occiduus* Russell, *E. luteola* Howard parasita *Trialeurodes vaporariorum* y a *Bemisia tabaci, E. morela* Myartseva es parasitoide de *Trialeurodes vaporariorum, E. neoporteri* Myartseva y Evans ataca *Bemisia tabaci, E. nigricephala* Dozier parasita *Bemisia tabaci* y *Trialeurodes vaporariorum, E. pergandiella* Howard ataca *Trialeurodes vaporariorum* y *Bemisia tabaci, E. protransvena* Viggiani parasita *Aleurocybotus occiduus, E. quaintancei* Howard es parasitoide de *Bemisia tabaci* y de *Trialeurodes vaporariorum, E. subelongata* Myartseva y Evans ataca *Diaspis echinocacti, E. tabacivora* Viggiani parasita *Bemisia tabaci* y *Trialeurodes vaporariorum* mientras que *E. variegata* Howard es parasitoide de *Trialeurodes floridensis* (Quaintance).

11. Pteroptrix Westwood contiene 3 especies, 2 de ellas descritas de México: *P. gonzalezi* Myartseva y *P. mexicana* Myartseva. Parasitan escamas armadas. A México se introdujo *P. smithi* (Compere) contra *Chrysomphalus aonidum* (L.).

12. Coccobius Ratzeburg contiene 3 especies, una de ellas descrita de México: *C. juliae* Myartseva. Atacan escamas armadas. En nuestro país, *C. donatella* Pedata y Evans ataca *Comstockiella sabalis* (Comstock).

La mayoría de los afelínidos están asociados con ninfas de Hemiptera (superfamilias Aleyrodoidea, Coccoidea y Aphidoidea) como parasitoides primarios o secundarios. Son enemigos naturales de mosquitas blancas, escamas suaves, escamas armadas y pulgones en ecosistemas naturales y agrícolas. Sin embargo, se conocen más de 30 especies que atacan huevos de otros insectos, pertenecen a los géneros *Centrodora, Encarsia, Ablerus, Aphelinus, Marietta, Cales* y *Dirphys* (Polaszek, 1991); dichos géneros se hallan en México. Las relaciones de hospederos son razonablemente consistentes dentro de los géneros. Por ejemplo, las especies de *Aphytis* son invariablemente ectoparasitoides primarios de Diaspididae y las especies de *Aphelinus*, un género emparentado, son invariablemente endoparasitoides primarios de Aphididae. En contraste, las especies de *Marietta*, otro género relacionado, casi siempre son hiperparasitoides externos de especies de varias familias de Hemiptera (Woolley, 1997). Los hospederos, particularmente los que tienen amplia distribución geográfica, comúnmente serán atacados por diferentes especies parasitoides. Por ejemplo, *Bemisia tabaci* (Gennadius) y *Tetraleurodes acaciae* (Quaintance) son parasitadas por 11 y 7 especies de *Encarsia* en México, respectivamente.

Entre los Chalcidoidea, Aphelinidae sólo compite con Encyrtidae en el número de especies que han sido usadas eficientemente como agentes de control biológico (Van Driesche et al., 2007) aunque los afelínidos es el grupo más grande de parasitoides de mosquitas blancas y de escamas armadas. Su utilidad en el control biológico se debe en gran parte al alto grado de especificidad de hospedero, al menos a nivel de familia.

Los afelínidos, como otros chalcidoideos parasitoides, tienen distribución mundial y viven en una gran cantidad de especies vegetales, en ambientes naturales y agrícolas, incluyendo bosques, cultivos extensivos e intensivos, invernaderos, viveros, pastizales y flores, además de áreas urbanas, en jardines, huertas, parques y calles. Su distribución depende de la dispersión de sus hospederos, asociados a diversas plantas.

La fauna urbana de artrópodos es rica y diversa, y sus comunidades son similares a las de los ambientes naturales. Sin embargo, el ambiente urbano quizá es más complejo. Aunque las plagas son las mismas que en la agricultura, el hábitat es extremadamente diverso y discontinuo. La flora nativa y la introducida en ambientes urbanos es muy diversa en muchas ciudades. El ambiente urbano ofrece oportunidades especiales para las plagas, para su control y específicamente, para el control biológico (Dahlsten y Hall, 1999).

Usualmente, una especie de insecto hospedero es parasitada por varias especies de entomófagos que forman un complejo de enemigos naturales. Noyes (2012), en su Computer Database of Chalcidoidea, cita numerosas listas de hemípteros hospederos que son atacados por especies parasíticas en diversas regiones. Por su parte, los autores de este artículo frecuentemente obtuvieron varios complejos de parasitoides de una sola especie hospedera. Los ecosistemas naturales cumplen funciones vitales por la protección que brindan a los recursos suelo y agua, y por su función como hábitat de la fauna silvestre. Los ecosistemas naturales que existen en México incluyen diferentes tipos de selvas, bosques y matorrales, con numerosas especies de árboles, arbustos y plantas herbáceas. Las avispas parasíticas son un componente del sistema biológico tritrófico (planta-fitófago-entomófago).

Los afelínidos constituyen un recurso importante de los insectos benéficos en los bosques y matorrales de la República Mexicana. Contribuyen al control natural de diversos hemípteros plaga en algunos tipos de bosques y en matorrales. La fauna de Aphelinidae más diversa se ha encontrado en los bosques tropicales. En la Reserva de la Biosfera "El Cielo" se han encontrado 40 especies de Aphelinidae; 20 especies (50%) fueron descritas por los autores de este artículo como nuevas para la ciencia.

Diversidad

Hasta 1998 se conocían en el país 74 especies de 9 géneros de Aphelinidae (Myartseva y Ruíz-Cancino, 2000). El nuevo libro sobre Aphelinidae de México (Myartseva et al., 2012), es el segundo en el Nuevo Mundo ya que De Santis (1948) publicó el primero de Argentina. Por su parte, para el Viejo Mundo se han publicado 3 libros en el último medio siglo: Aphelinidae de la parte europea de Rusia y el Cáucaso (Nikolskaya y Yasnosh, 1966), China (Huang, 1994) e India (Hayat, 1998). En México se han encontrado 12 géneros y 184 especies de Aphelinidae (Cuadro 1). La mayor diversidad la tienen los géneros *Encarsia* (94 especies), *Coccophagus* (27 especies), *Eretmocerus* (21 especies) y *Aphytis* (20 especies).

En los últimos años se ha puesto atención al estudio formal de la fauna y la biología del género *Encarsia* Förster, uno de los géneros más diversos en la familia, es de importancia económica en el control biológico de insectos fitófagos. Existen algunos catálogos computarizados de la fauna mundial de *Encarsia*, elaborados por Evans (2007), el que incluye sólo los parasitoides de mosquitas blancas y por Heraty et al. (2007), en éste se indica que la fauna mundial de *Encarsia* consiste de 344 especies en 26 grupos. En 2008 fue publicado un libro sobre *Encarsia* de México (Myartseva y Evans, 2008). También se publicaron libros o artículos completos sobre los *Encarsia* de Italia (Viggiani, 1987), India (Hayat, 1989), China (Huang y Polaszek,

Cuadro 1. Datos taxonómicos de Aphelinidae de México y sus hospederos

Subfamilias	*Géneros*	*Núm. especies*	*Hospedero*	*Hábito*
1. Aphelininae Thomson	*Aphelinus* Dalman	4	Aphididae	parasitoides primarios
	Aphytis Howard	20	Diaspididae	parasitoides primarios
	Centrodora Foerster	2	Varias familias	parasitoides de huevos
	Marietta Motschulsky	6	Varias familias	hiperparasitoides
	Eretmocerus Haldeman	21	Aleyrodidae	parasitoides primarios
2. *Calesinae Mercet	*Cales* Howard	1	Aleyrodidae	parasitoides primarios
3. Azotinae Nikolskaya	*Ablerus* Howard	1	Varias familias	hiperparasitoides
4. Coccophaginae Foerster	*Coccophagus* Westwood	27	Coccidae, Pseudococcidae	
	hembras parasitoides primarios; machos hiperparasitoides			
	Dirphys Howard	2	Aleyrodidae, huevos parasitoides primarios	
	Encarsia Foerster	94	Aleyrodidae, Diaspididae, Aphididae, huevos	hembras parasitoides primarios; machos hiperparasitoides
	Pteroptrix Westwood	3	Diaspididae	
	hembras parasitoides primarios; machos hiperparasitoides			
	Coccobius Ratzeburg	3	Diaspididae, Coccidae, Pseudococcidae	
	hembras parasitoides primarios; machos hiperparasitoides			
Total		184		

*Noyes (2012), autoridad mundial en Chalcidoidea, incluye Calesinae como subfamilia de Aphelinidae.

1998) y Australia (Schmidt y Polaszek, 2007). En México, este género también es el más rico de la familia (Cuadro 1). En el Cuadro 2 se enlista el número de especies registradas por entidad federativa, los estados con más registros son: Tamaulipas (64 especies), Sinaloa (29), Morelos (28), San Luis Potosí (26) y Veracruz (24). Según el número acumulado de especies por año de descripción (Cuadro 3), las investigaciones de los autores de este artículo durante los últimos 12 años (2001-2012) permitieron aumentar el conocimiento de la diversidad de Aphelinidae en México en 110 especies, desde 74 en 2000 hasta 184 en 2012, es decir, cerca del 150% (Myartseva et al., 2012). En la figura 1 se ilustra el número de especies descritas por décadas y el número acumulado de especies.

La familia Aphelinidae consiste de 6 subfamilias, 36 géneros y cerca de 1 350 especies a nivel mundial (Hayat, 1998; Noyes, 2012). De acuerdo a la Base de Datos de Chalcidoidea del mundo de Noyes (2012), la fauna de Aphelinidae en la región neártica (215 especies) comprende el 17% de la fauna mundial y la de la región neotropical (234 especies) el 18%. Al comparar la fauna de Estados Unidos, Argentina y México, donde se han registrado más especies que en otros países, la de Estados Unidos comprende el 16% de la fauna mundial mientras que la de Argentina es el 8% y la de México el 15%. Por tanto, la diversidad de esta familia en México es alta. Se espera que este análisis de diversidad actual de Aphelinidae en México contribuya al aumento de los estudios biológicos y taxonómicos de las avispas parasíticas de importancia agrícola en México y en el Continente Americano.

Agradecimientos

Al proyecto PROMEP, Taxonomía y ecología de fauna y micobiota en comunidades forestales y cultivos de México, de la Red de CA y a la UAT, por su apoyo para la realización de este trabajo. A los evaluadores de este artículo, por sus atinadas sugerencias y comentarios.

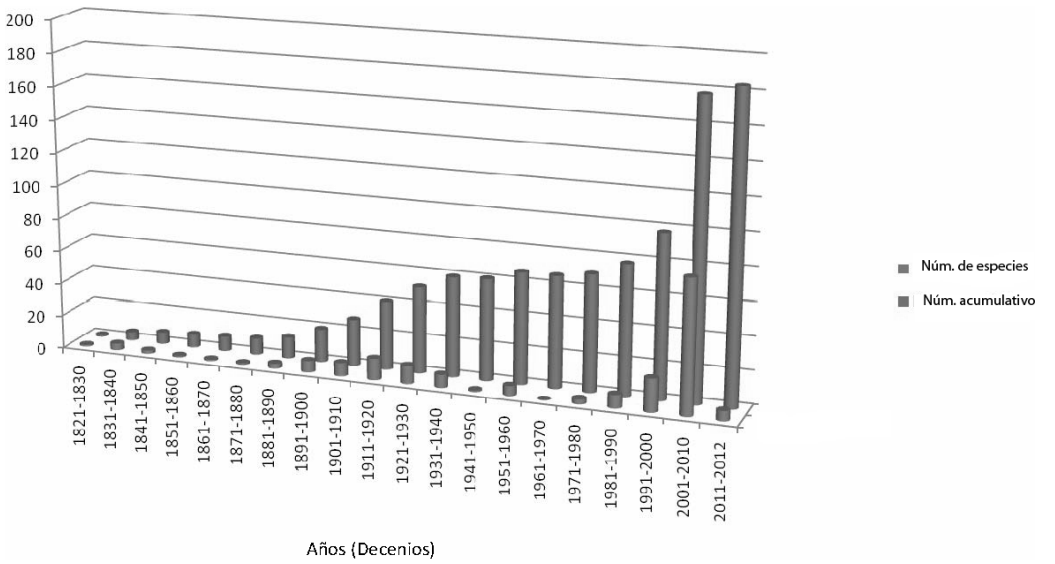


Figura 1. Especies mexicanas descritas (1821-2012).

Cuadro 2. Distribución de Aphelinidae por entidades federativas mexicanas

Estados	*Núm. especies*	*Estados*	*Núm. especies*
Aguascalientes	3	Michoacán	10
Baja California	6	Morelos	28
Baja California Sur	14	Nayarit	6
Campeche	1	Nuevo León	14
Chiapas	22	Oaxaca	2
Chihuahua	7	Puebla	4
Coahuila	8	Querétaro	8
Colima	18	Quintana Roo	4
Distrito Federal	17	San Luis Potosí	26
Durango	2	Sinaloa	29
Guanajuato	6	Sonora	8
Guerrero	21	Tabasco	12
Hidalgo	1	Tamaulipas	64
Jalisco	19	Veracruz	24
México (sin localidades)	15	Yucatán	6

Cuadro 3. Número de especies de Aphelinidae documentados en México por década (1821-2012)

Años	*Num. especies*	*Núm. acumulado de especies*
1821-1830	1	1
1831-1840	4	5
1841-1850	2	7
1851-1860	1	8
1861-1870	1	9
1871-1880	1	10
1881-1890	3	13
1891-1900	7	20
1901-1910	8	28
1911-1920	13	41
1921-1930	11	52
1931-1940	8	60
1941-1950	1	61
1951-1960	6	67
1961-1970	0	67
1971-1980	3	70
1981-1990	8	78
1991-2000	20	98
2001-2010	80	178
2011-2012	6	184

Literatura citada

Dahlsten, D. L. y R. W. Hall. 1999. Biological control of insects in urban environments. *In* Handbook of biological control. Principles and applications of biological control, T. S. Bellows y T.W. Fisher (eds.). Academic Press, San Diego, California. p. 919-933.

De Santis, L. 1948. Estudio monográfico de los afelínidos de la República Argentina (Hymenoptera, Chalcidoidea). Revista del Museo de La Plata (N.S.) 5 (Sec. Zool.). 280 p.

Evans, G. A. 2007. The whiteflies (Hemiptera: Aleyrodidae) of the world and their host plants and natural enemies. Computer version 070606, last updated: June 11, 2007. 727 p.

Hayat, M. 1989. A revision of the species of *Encarsia* Forster (Hymenoptera: Aphelinidae) from India and the adjacent countries. Oriental Insects 23:1-131.

Hayat, M. 1998. Aphelinidae of India (Hymenoptera: Chalcidoidea): a taxonomic revision. Memoirs on Entomology, International 13:1-416.

Heraty, J., J. Woolley y A. Polaszek. 2007. Catalog of the *Encarsia* of the World. http://www.faculty.ucr.edu/~heraty/Encarsia.cat.pdf; 10.VI.2012.

Huang, J. 1994. Systematic studies on Aphelinidae of China (Hymenoptera: Chalcidoidea). Hongqing (China), Hongqing Publishing House. 348 p.

Huang, J. y A. Polaszek. 1998. A revision of the Chinese species of *Encarsia* Foerster (Hymenoptera: Aphelinidae): parasitoids of whiteflies, scale insects and aphids (Hemiptera: Aphelinidae, Diaspididae, Aphidoidea). Journal of Natural History 32:1825-1966.

Myartseva, S. N. y E. Ruíz-Cancino. 2000. Annotated checklist of the Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) of Mexico. Folia Entomológica Mexicana 109:7-33.

Myartseva, S. N. y G. A. Evans. 2008. Genus *Encarsia* Förster of Mexico (Hymenoptera: Chalcidoidea: Aphelinidae). A revisión, key and description of new species. Serie Avispas parasíticas de plagas y otros insectos, 3. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria. 320 p.

Myartseva, S. N., E. Ruíz y J. M. Coronado. 2012. Aphelinidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) de importancia agrícola en México. Revisión y claves. Serie Avispas parasíticas de plagas y otros insectos, 8. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Ciudad Victoria. 400 p.

Nikolskaya, M. N. y V. A. Yasnosh. 1966. Aphelinids of the European part of the USSR and the Caucasus (Hymenoptera, Aphelinidae). Opredeliteli po faune SSSR, 91. Moscow & Leningrad, Nauka. 296 p.

Noyes, J. S. 2012. Universal Chalcidoidea Database [online]. Worldwide Web electronic publication. www.nhm.ac.uk/entomology/chalcidoids/index.html. (last updated: June 2012); 10.VI.2012.

Polaszek, A. 1991. Egg parasitism in Aphelinidae (Hymenoptera) with special reference to *Centrodora* and *Encarsia* species. Bulletin of Entomological Research 81:97-106.

Schmidt, S. y A. Polaszek. 2007. The Australian species of *Encarsia* Förster (Hymenoptera, Chalcidoidea: Aphelinidae), parasitoids of whiteflies (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aleyrodidae) and armoured scale insects (Hemiptera, Coccoidea: Diaspididae). Journal of Natural History 41(33-36):2099-2265.

Van Driesche, R. G., M. S. Hoddle y T. D. Center. 2007. Control de plagas y malezas por enemigos naturales. US Department of Agriculture, Forest Health Technology Enterprise Team. 751 p.

Viggiani, G. 1987. Le especie italiane del genere *Encarsia* Foerster (Hymenoptera: Aphelinidae). Bollettino del Laboratorio di Entomologia Agraria "Filippo Silvestri" di Portici 44:121-179.

Woolley, J. B. 1997. Aphelinidae. *In* Annotated keys to the genera of Nearctic Chalcidoidea (Hymenoptera), G. A. P. Gibson, J. T. Huber y J. B. Woolley (eds.). NRC Research Press. Ottawa. p.134-150.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S385-S391, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32448

Biodiversidad de Ichneumonidae (Hymenoptera) en México

Biodiversity of Ichneumonidae (Hymenoptera) in Mexico

Enrique Ruíz-Cancino[1✉], Dmitri Rafaelevich-Kasparyan[2], Alejandra González-Moreno[3], Andrey Ivanovich Khalaim[1] y Juana María Coronado-Blanco[1]

[1]*Facultad de Ingeniería y Ciencias, Universidad Autónoma de Tamaulipas, Centro Universitario 87149 Cd. Victoria, Tamaulipas, México.*
[2] *Instituto Zoológico, Academia de Ciencias de Rusia, 199304 San Petersburgo, Rusia.*
[3]*Centro Iberoamericano de la Biodiversidad (CIBIO), Universidad de Alicante, San Vicente del Raspeig 03080 Alicante, España.*
✉ *eruiz@uat.edu.mx*

Resumen. Los ichneumónidos integran la familia con mayor diversidad de especies en el orden Hymenoptera y una de las más diversas en la clase Insecta. Para México se registran 1 291 especies (5.3% del total mundial) de 300 géneros y 28 subfamilias, con 43 géneros por identificar sus especies, para un total de 343 géneros. Se estiman entre 3 215 y 4 544 especies para el país, considerando la necesidad de más estudios en las regiones norte, centro, occidente y sureste. El 59% (760) de las especies son neotropicales, el 29% (371) son neotropicales y neárticas, el 10% (127) son neárticas y el 2% restante (33) tiene otra distribución. De momento, 45% (580) de las especies se consideran endémicas, situación que se debe a la descripción reciente de muchas especies nuevas y a la falta de más estudios en Centroamérica (excepto Costa Rica).

Palabras clave: Ichneumonoidea, parasitoides, República Mexicana.

Abstract. Ichneumonids form the family with more diversity of species in the Order Hymenoptera and one of the more diverse families in the Class Insecta. For Mexico, 1 291 species (5.3% of the world's total) from 300 genera and 28 subfamilies are recorded; from 43 genera the species have not been identifies, for a total of 343 genera. Between 3 215 and 4 534 species are estimated for the country, considering the necessity of consistent studies in the north, central, western and southeastern regions. Fifty nine percent (760) of the species are Neotropical, 29% (371) are Neotropical and Nearctic, 10% (127) are Nearctic, and the remaining 2% (33) have other affinities. At the moment, 45% (580) of the species are considered endemics but this is because of the recent description of many new species and the necessity of more studies in Central America (except Costa Rica).

Key words: Ichneumonoidea, parasitoids, Mexican Republic.

Introducción

La familia Ichneumonidae es considerada uno de los grupos de insectos himenópteros más diversos del planeta (Gauld et al., 2002). Los ichneumónidos se caracterizan por presentar el ala anterior con 4 o más celdas cerradas, considerando la celda discosubmarginal formada por la unión de la primera celda discoidal y la primera submarginal; celda costal y subcostal obliteradas por la fusión virtual de las venas *C* + *Sc* + *R* + *Rs*; vena *2m-cu* generalmente presente; ala posterior con la vena *rs-m* alcanzando la *Rs* distal en la divergencia de la *Rs* y *Sc* + *R*; antena no geniculada, generalmente con más de 16 segmentos y usualmente no engrosada apicalmente; palpo maxilar con 5 segmentos y palpo labial con 4 segmentos, rara vez con un número menor; parte superior del pronoto extendida hacia atrás hasta casi tocar la tégula, y el metasoma con una sutura flexible entre los terguitos II y III (Gauld, 1991).

Los integrantes de esta familia son de tamaño variado, su cuerpo mide de 2 a 40 mm y con el ovipositor (algunos Rhyssinae) pueden alcanzar hasta 170 mm (Kasparyan y Ruíz, 2005). Son avispas parasitoides, durante su desarrollo larvario se alimentan de otros artrópodos y los matan en el proceso (Godfray, 1994). Durante la oviposición, la hembra generalmente inyecta sobre el cuerpo del hospedero secreciones venenosas que tienen diferentes efectos: parálisis temporal, interrupción del desarrollo, detención de la muda e incluso pueden ocasionar la muerte del hospedero; la mayoría de las hembras depositan en sus hospederos un número variable de huevos blanquecinos ovoides, aunque las especies con ovipositores largos tienen huevos alargados (Gauld, 1991); en Tryphoninae y

Recibido: 13 julio 2012; aceptado: 26 marzo 2013

Eucerotinae, los huevos son peciolados con anclas (Gauld, 1991; Kasparyan y Ruíz-Cancino, 2005). La fase larvaria presenta 5 estadios, en algunos grupos pueden ser 3; en algunas especies, la pupa puede entrar en diapausa (Gauld, 1991). La mayoría son ectoparasitoides o endoparasitoides de larvas y pupas de insectos holometábolos, pocas especies ovipositan en huevos pero emergen de las larvas o de las pupas, también hay hiperparasitoides; algunos atacan arañas, desde ovisacos hasta adultos; de los que ovipositan en ovisacos, las larvas actúan como depredadoras porque se comen los huevos de las arañas; la fitofagia es muy rara, sólo se reporta en algunos Labeninae que pueden alimentarse de las reservas de polen de larvas de abejas, sus hospederos (Hanson y Gauld, 2006). En el neotrópico, el parasitismo gregario está restringido a unas pocas especies ectoparasitoides de la subfamilia Pimplinae y algunas especies endoparasitoides de las subfamilias Banchinae, Campopleginae y Tersilochinae (Shaw, 1999; Gauld et al., 2002).

Están presentes en todos los biomas terrestres, desde los bosques más prístinos y conservados hasta jardines suburbanos, cultivos, desiertos, etc. (Gauld, 1991). Su presencia en la mayoría de los hábitats y sus hábitos parasitoides los convierte en elementos importantes en los ecosistemas al mantener su balance natural y también son importantes en el control biológico de plagas (Matthews, 1974). Así mismo, pueden ser considerados como bioindicadores ya que representan la diversidad de los hospederos que atacan (Sharkey, 2007). Las especies utilizadas en el control biológico de plagas en México han sido muy pocas: *Bathyplectis curculionis* (Thomson), contra el picudo egipcio de la alfalfa *Hypera brunneipennis* (Boheman) (Carrillo, 1985) y *Diadegma insulare* (Cresson), contra la palomilla dorso de diamante *Plutella xylostella* (Linnaeus) (Perales y Arredondo, 1999; Salazar y Salas, 2008). En EUA, *B. curculionis* se utilizó para controlar al picudo de la alfalfa *Hypera postica* (Gyllenhal) (Clausen, 1978) mientras que *Mallochia pyralidis* Wharton, una especie descrita de Sinaloa, México, fue liberada en Texas, EUA, para el control del barrenador del tallo del arroz *Eoreuma loftini* Dyar en caña de azúcar (Smith et al., 1990). *Diapetimorpha introita* es el ichneumónido parasitoide de pupas del gusano cogollero *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) más importante en Norteamérica (Molina et al., 2003). *Microcharops anticarsiae* Gupta, especie de Costa Rica, se introdujo a EUA para combatir al gusano terciopelo de la soya *Anticarsia gemmatalis* (Hübner) (Gupta, 1988); *Eiphosoma laphygmae* Costa Lima se llevó a EUA contra el gusano cogollero (Ashley et al., 1982). *Campoletis chloridea* Uchida se trasladó de Trinidad a Bolivia para controlar a la palomilla oriental de la fruta *Cydia molesta* (Busck), mientras que *Diadromus collaris* Gravenhorst se llevó de Trinidad a Honduras contra *P. xyllostella* (Vaughan, 1992).

En México, al igual que en la mayor parte del mundo (Yu et al., 2012), las subfamilias con mayor número de especies son Cryptinae (352) e Ichneumoninae (172). Otras subfamilias diversas son Pimplinae (103), Ophioninae (85) y Banchinae (83). Los géneros con más especies en México son: *Mesochorus* (73), *Enicospilus* (56), *Cryptanura* (30), *Lymeon* (28), *Polycyrtus* (24), *Diapetimorpha* (20), *Exetastes* (20), *Venturia* (19), *Messatoporus* (18) y *Carinodes* (17) (Kasparyan y Ruíz-Cancino, 2005, 2008; Khalaim y Ruíz-Cancino, 2012; Yu et al., 2012). En cambio, los géneros más comunes en las colecciones mexicanas son los de tamaño mediano o grande como: *Netelia*, *Enicospilus*, *Pimpla*, *Cryptanura*, *Dusona* y *Neotheronia* (Ruíz-Cancino et al., 2010a). En la categoría de especie no se ha determinado cuáles son las más comunes en el país; en el Museo de Insectos de la Universidad Autónoma de Tamaulipas, las que cuentan con más especímenes son *Pimpla punicipes* Cresson, *Cryptus albitarsis* Cresson, *Joppidium brochum brochum* Townes, *Diapetimorpha macula* (Cameron), *Lymeon moratus* (Cresson) y *Thyreodon rivinae* Porter.

La bibliografía sobre Ichneumonidae es extensa, en ella destacan las obras de Cresson (1864, 1873), Cameron (1885, 1886), Townes y Townes (1966), Townes (1969, 1970a, 1970b, 1971a), Dasch (1974, 1979, 1984, 1992), Gauld (1991, 1997, 2000), Gauld et al. (2002), Kasparyan y Ruíz-Cancino (2005, 2008) y Ruíz-Cancino (2010).

En la última década son varios los autores que han contribuido a la taxonomía del grupo en la región neotropical, principalmente Sääksjärvi et al. (2003); Fernández-Triana (2005), Palacio et al. (2007), Díaz (2008), Santos y Aguiar (2008), Onody et al. (2009), Rodríguez et al. (2009), Broad (2010) y Bordera y González-Moreno (2011). Particularmente para México, destacan los trabajos de Ruíz-Cancino y Tejada (1986), Ruíz-Cancino y Coronado-Blanco (2002), Ruíz-Cancino et al. (2002a, 2002b), Kasparyan y Ruíz-Cancino (2004, 2005, 2007, 2008), Kasparyan (2006a, 2006b; 2007a, 2007b, 2007c), Khalaim y Hernández (2008), Khalaim y Ruíz-Cancino (2008, 2009), Ruíz-Cancino (2010), Ruíz-Cancino et al. (2010a, 2010b), Bordera et al. (2010), González-Moreno et al. (2010), González et al. (2011) y González y Bordera (2012), así como los dedicados a ciertos aspectos de la biología de una especie en particular, como el de Zetina et al. (2009).

Diversidad

Se han descrito 24 281 especies válidas de 1 538 géneros y 48 subfamilias para todo el mundo, con 7 413 especies

en la región neotropical y 7 707 en la región neártica (Yu et al., 2012). Se han estimado más de 100 000 especies a nivel mundial y más de 35 000 para la región neotropical (Gauld, 2002). En este trabajo se registran 1 291 especies de México, es decir, un 5.3% del total mundial, ocupando el séptimo lugar; esta cantidad incluye lo citado por Yu et al. (2012) y todos los artículos publicados hasta la fecha por los autores y por otros especialistas de América y Europa. En el continente Americano, Yu et al. (2012) incluyen 2 830 especies para Canadá, 4 548 para EUA, 1 130 para México (contiene información de México hasta inicios del 2011), 1 296 para Costa Rica y 822 para Brasil, siendo los 5 países con más especies registradas; Rodríguez-Berrío et al. (2009) registraron 391 especies para Perú como resultado de trabajos recientes. Por su parte, Veijalainen et al. (2012) indican que la subestimación del número de especies de esta familia en Latinoamérica ocurre por la falta de taxónomos y de más recolectas en distintos ecosistemas, y por la baja densidad de algunos grupos; encontraron 177 especies nuevas de Orthocentrinae (más del triple de lo conocido –48 especies) en localidades de sólo 3 países centroamericanos y en la región amazónica de Ecuador.

Se estiman entre 3 215 y 4 544 especies para nuestro país (Cuadro 1) al considerar el material mexicano sin identificar en el Museo de Insectos de la Universidad Autónoma de Tamaulipas (UAT), en las colecciones visitadas en México y Estados Unidos (la mayoría recolectado en otros estados de la República Mexicana aún no estudiados) y a la falta de un mayor número de estudios consistentes en el norte, centro, occidente y sureste del país (excepto Yucatán). Además, se considera que está presente en el norte de México (la mayoría de los estados sin estudios) una parte de la fauna del suroeste de EUA (Yu et al., 2012), y en el sureste (sólo Yucatán se ha estudiado bien), al menos, una parte de la fauna de Costa Rica (Gauld, 1991, 1997, 2000; Gauld et al., 2002). Esto se indica porque en unas pocas localidades estudiadas del norte del país se han encontrado especies neárticas (Dasch, 1979, 1984, 1992) y porque en Tamaulipas, el estado del Golfo de México más al norte del país, se han obtenido especies descritas de Costa Rica como *Eiphosoma cerfen* Gauld, *Eiphosoma yoron* Gauld y *Oxytorus isabella* Gauld (Kasparyan y Ruíz-Cancino, 2005, 2008; Ruíz-Cancino et al., 2010a). Como ejemplo de la diversidad de Ichneumonidae en México, en la revisión de la tribu Cryptini (Kasparyan y Ruíz-Cancino, 2005, 2008) se registraron 294 especies para el país, incluyendo 118 (40%) nuevas descritas en la revisión, además de 5 géneros: *Cadarca*, *Epicnemion*, *Ferrocryptus*,*Tamaulipeca* y *Xenarthron*.

De las especies que se registran para México, el 59% (760) son neotropicales, el 29% (371) son neotropicales y neárticas, el 10% (127) son neárticas y el 2% restante (33) tienen otra distribución. Además, se consideran 580 especies (45% del total) como endémicas de México. Sin embargo, esta situación (el porcentaje de endemismos y de relaciones zoogeográficas) podría cambiar cuando se estudien mejor los ichneumónidos de Centroamérica,

Cuadro 1. Subfamilias, número de géneros y especies en México, y estimación de especies de Ichneumonidae

Subfamilia	*Núm. de géneros*	*Núm. de especies*	*Estimación*
Acaenitinae	1	1	2
Alomyinae	4	4	5-10
Anomaloninae	13	63	80-100
Banchinae	21	83	250-350
Brachycyrtinae	1	6	10-20
Campopleginae	15	68	250-300
Cremastinae	10	73	150-200
Cryptinae	74	352	700-1 000
Ctenopelmatinae	9	26	50-60
Cylloceriinae	1	2	5-10
Diplazontinae	7	26	50
Ichneumoninae	54	172	600-1 000
Labeninae	3	21	50-75
Lycorininae	1	2	6-10
Mesochorinae	3	75	100-150
Metopiinae	9	33	100-200
Neorhacodinae	1	1	1
Nesomesochorinae	1	2	5
Ophioninae	8	85	200-250
Orthocentrinae	12	19	150
Oxytorinae	1	2	5-10
Pimplinae	26	103	200-250
Poemeniinae	1	2	5
Rhyssinae	2	5	10-15
Stilbopinae	1	1	1
Tersilochinae	3	4	60-100
Tryphoninae	16	55	150-200
Xoridinae	2	5	10
Otras subfamilias			10*
Total: 28	300	1 291	3 215-4 544

*Se espera la presencia de especies de las subfamilias Eucerotinae y Phrudinae. Hay otros 43 géneros sin especies identificadas, sumando 343 géneros determinados para México (VII-2012). Existen varios miles de especímenes de México sin identificar en museos y colecciones de México y Estados Unidos que han sido visitados por los autores de este artículo, recolectados principalmente en estados poco estudiados del país.

sólo se han estudiado los de Costa Rica, sin incluir las subfamilias más diversas –Cryptinae e Ichneumoninae.

Las entidades federativas con mayor número de especies registradas son Tamaulipas –65 (Ruíz-Cancino, 2010), Veracruz –320 (González-Hernández et al., 2011) y Yucatán –230 (Ruíz-Cancino et al., 2002; González-Moreno y Bordera, 2012); esta situación se debe a que son los estados más estudiados por Cameron y Cresson en el siglo XIX y por los autores de este trabajo. Además, en el Museo de Insectos de la UAT hay más de 400 especies diferentes aún no identificadas y en el de la Universidad Autónoma de Yucatán otras 100.

Las colecciones más importantes están depositadas en universidades públicas: Universidad Autónoma de Tamaulipas, Universidad Autónoma de Nuevo León, Colegio de Postgraduados y la Universidad Nacional Autónoma de México. Los tipos de las especies descritas por especialistas extranjeros están depositados en la Academia de Ciencias de Filadelfia, en el Museo Nacional en Washington, D. C., y en el Museo de Historia Natural en Londres. Además, uno de los autores (Ruíz) ha visitado varias colecciones importantes de EU, encontrando que contienen muchos ichneumónidos recolectados en México (la mayoría sin determinar) en Texas A & M University en College Station, en el American Entomological Institute en Gainesville, Florida, en la Academia de Ciencias de California en San Francisco y en el Museo Essig de la Universidad de California, en Berkeley.

En el cuadro 2 se indican los números de especies identificadas para México y las décadas en que se describieron, entre 1770 y 2012. Destacan los períodos 1860-1890, por las contribuciones de Cresson y Cameron, y de 1970 a la fecha por los trabajos de Townes, Dasch, Gauld y los autores de este artículo. Por su parte, en la figura 1 se presenta una gráfica del avance en la identificación de las especies de Ichneumonidae de México, el cual no ha sido mayor por la falta de más especialistas en la familia. Los 4 especialistas que trabajan actualmente con material mexicano en forma constante (González-Moreno, Kasparyan, Khalaim y Ruíz-Cancino) se dedican básicamente a estudios taxonómicos y de distribución geográfica. Por otra parte, no se ha estudiado el efecto del cambio climático en la composición de la ichneumonofauna mexicana, el cual se podrá realizar en un futuro, cuando se tengan más datos de la composición y distribución de esta familia en el país.

Existen otros grupos del orden Hymenoptera con alta diversidad en el país; Morrone y Márquez (2008) indican que el más diverso es la superfamilia Apoidea, con 1 800 especies. En este caso hay que considerar que Apoidea contiene varias familias y que Ichneumonidae sólo una. Lo mismo ocurre con la superfamilia Chalcidoidea, la cual cuenta con amplia diversidad en México, pero contiene 20 familias.

Cuadro 2. Décadas en que se describieron las especies de Ichneumonidae presentes en México

Décadas	*Núm. de especies descritas*	*Total acumulado de especies*
1770-1779	3	3
1780-1789	2	5
1790-1799	2	7
1800-1809	6	13
1810-1819	2	15
1820-1829	12	27
1830-1839	14	41
1840-1849	24	65
1850-1859	3	68
1860-1869	110	179
1870-1879	244	423
1880-1889	99	522
1890-1899	34	556
1900-1909	37	593
1910-1919	41	634
1920-1929	20	654
1930-1939	24	678
1940-1949	13	691
1950-1959	9	700
1960-1969	43	743
1970-1979	107	850
1980-1989	96	946
1990-1999	82	1 028
2000-2009	246	1 274
2010-2012	17	1 291
Total en 242 años:	1 291	

En México no se ha efectuado el trabajo de recolectar sistemáticamente Ichneumonidae, sólo en los 3 estados mencionados y no en todos los tipos de vegetación; se ha recolectado más en selvas y bosques, muy poco en pastizales, matorrales y zonas costeras. La mayoría de las recolectas se realizaron en décadas pasadas principalmente con redes entomológicas, sólo en la última década se ha trabajado más con trampas Malaise, las cuales atrapan especialmente avispas voladoras con tendencia a buscar la luz. A pesar de ser una de las formas favoritas de recolectar ichneumónidos, Townes (1971b) calculó una eficiencia de captura del 20% a una trampa Malaise colocada en una localidad urbana de Michigan, EUA;

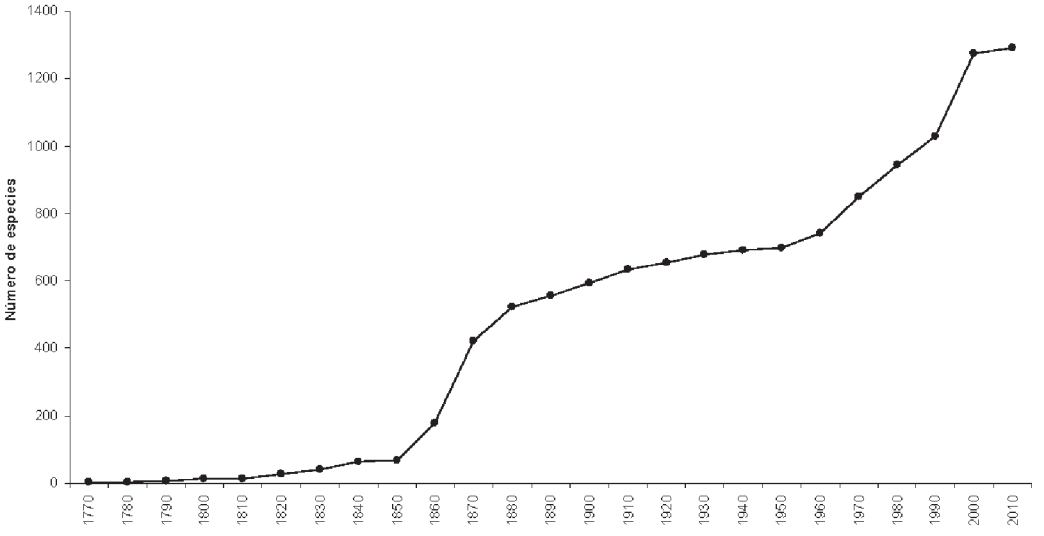


Figura 1. Curva acumulativa de especies descritas de Ichneumonidae para México a lo largo del tiempo.

ningún otro autor ha estimado su eficiencia en otras localidades. Las trampas de luz blanca, de luz negra y amarillas con agua jabonosa se han utilizado en pocas recolectas. En algunos sitios tropicales como Sabah, en el norte de Borneo (Malasia), recolectando con el método de fumigación en el follaje de una selva lluviosa de tierras bajas, se encontraron diferencias en recolectas diurnas o nocturnas (Horstmann et al., 1999). En España, Mazón y Bordera (2008) encontraron diferencias en la cantidad y diversidad de ichneumónidos obtenidos en trampas Malaise y en trampas amarillas Moericke, recomendando usar los 2 métodos por ser complementarios. Por tanto, se considera la necesidad de efectuar un esfuerzo mayor, en áreas selectas y con distintos métodos, para conocer mejor la ichneumonofauna mexicana.

Agradecimientos

Al Conacyt y Sep por el apoyo recibido en diversos proyectos en las últimas 2 décadas, al proyecto PROMEP: Taxonomía y ecología de fauna y micobiota en bosques y cultivos, y al proyecto UAT: Ichneumonidae, Braconidae y Aphelinidae (Hymenoptera) en localidades de la sierra Madre Oriental en Tamaulipas, México. Muchas gracias a los revisores de este artículo, por sus atinados comentarios y sugerencias.

Literatura citada

Ashley T. R., V. H. Waddill, E. R. Mitchell y J. Rye. 1982. Impact of native parasites on the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in south Florida and release of the exotic parasite *Eiphosoma vitticolle* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Environmental Entomology 11:833-837.

Bordera, S. y A. González-Moreno. 2011. The species of the Neotropical genus *Fractipons* Townes, 1970 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae). Zookeys 76:55-72.

Bordera, S., A. Gonzalez-Moreno, I. E. Sääksjärvi y A. Veijalainen. 2010. Three new large-bodied species of *Labena* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Labeninae), with a key to the Neotropical *striata* species group. Canadian Entomologist 142:103-119.

Broad, G. R. 2010. A review of the genus *Geraldus* Fitton (Hymenoptera: Ichneumonidae: Banchinae), with description of a new species. Journal of Natural History 44:1419-1425.

Cameron, P. 1885. Hymenoptera. Ichneumonides. *In* Biologia Centrali Americana, F. D. Goodman y O. Salvin (eds.). Natural History Museum (London), 1:145-240.

Cameron, P. 1886. Hymenoptera. Ichneumonides. *In* Biologia Centrali Americana, F. D. Goodman y O. Salvin (eds.). Natural History Museum (London) 1:241-328.

Carrillo, J. L. 1985. Evolución del control biológico de insectos en México. Folia Entomológica Mexicana 65:139-146.

Clausen, C. P. 1978. Introduced parasites and predators of arthropod pests and weeds: a world review. USDA Agriculture Handbook No. 480. Washington. 545 p.

Cresson, E. T. 1864. Descriptions of North American Hymenoptera in the collection of the Entomological Society of Philadelphia. Proceedings of the Entomological Society of Philadelphia 3:257-321.

Cresson, E. T. 1873. Descriptions of Mexican Ichneumonidae. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 1873:374-413.

Dasch, C. E. 1974. Neotropic Mesochorinae. Memoirs American Entomological Institute 22: 1-509.

Dasch, C. E. 1979. Ichneumon-flies of America north of Mexico: 8. Subfamily Cremastinae. Memoirs of the American Entomological Institute 29:1-702.

Dasch, C. E. 1984. Ichneumon-flies of America north of Mexico: 9. Subfamilies Theriinae and Anomaloninae. Memoirs of the American Entomological Institute 36:1-610.

Dasch, C. E. 1992. The Ichneumon-flies of America north of Mexico: Part 12. Subfamilies Microleptinae, Helictinae, Cylloceriinae and Oxytorinae (Hymenoptera: Ichneumonidae). Memoirs of the American Entomological Institute 52:1-470.

Díaz, F. A. 2008. Five new species of the Neotropical genus *Ganodes* Townes (Hymenoptera: Ichneumonidae). Neotropical Entomology 37:668-673.

Fernández-Triana, J. L. 2005. The taxonomy and biogeography of Cuban Ophioninae (Hymenoptera: Ichneumonidae). Zootaxa 1007:1-60.

Gauld, I. D. 1991. The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. Memoirs of the American Entomological Institute 47:1-589.

Gauld, I. D. 1997. The Ichneumonidae of Costa Rica, 2. Memoirs of the American Entomological Institute 57:1- 485.

Gauld, I. D. 2000. The Ichneumonidae of Costa Rica, 3. Memoirs of the American Entomological Institute 63:1- 453.

Gauld, I. D. 2002. Introduction. *In* The Ichneumonidae of Costa Rica, 4. I. D. Gauld, C. Godoy, R. Sithole y J. Ugalde (eds.). Memoirs of the American Entomological Institute, Gainesville, Florida. p. 1-8.

Gauld, I. D., C. Godoy, R. Sithole y J. Ugalde. 2002. The Ichneumonidae of Costa Rica, 4. Memoirs of the American Entomological Institute 66:1-768.

Godfray, H. C. J. 1994. Parasitoids. Behavioral and evolutionary ecology. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 473 p.

González-Hernández A., R. Lomelí-Flores y E. Ruíz-Cancino. 2011. Avispas Ichneumonoidea (Insecta: Hymenoptera). *In* Diversidad de Veracruz: estudio de estado, V. Hernández (ed.). Conabio, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. Distrito Federal, México. p. 763-770.

González-Moreno, A. y S. Bordera. 2012. The Ichneumonidae (Hymenoptera: Ichneumonoidea) of Ría Lagartos Biosphere Reserve, Yucatán, México. Zootaxa 3230:1-51.

González-Moreno, A., S. Bordera y H. Delfín-González. 2010. A new species of *Endasys* Foerster, 1868 (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Mexico with additional key to Nearctic species. Zootaxa 2648:61-68.

Gupta, V. K. 1988. A revision of the genus *Microcharops* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Contributions of the American Entomological Institute 20:245-253.

Hanson, P. E. e I. Gauld. 2006. Hymenoptera de la Región Neotropical. Memoirs of the American Entomological Institute 77:1-994.

Horstmann, K., A. Floren y K. E. Linsenmair. 1999. High species richness of Ichneumonidae (Hymenoptera) from the canopy of a Malaysan rain forest. Ecotropica 5:1-12.

Kasparyan, D. R. 2006a. A new species of *Iseropus* Foerster from Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae). Zoosystematica Rossica 14:210.

Kasparyan, D. R. 2006b. Five new species of *Asthenara* Foerster from Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae: Ctenopelmatinae). Zoosystematica Rossica 15:327-330.

Kasparyan, D. R. 2007a. Review of Mexican species of the genus *Itoplectis* Foerst. (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with description of four new species. Russian Entomological Journal 16:109-114.

Kasparyan, D. R. 2007b. A new species of *Lagoleptus* from Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae: Tryphoninae). Zoosystematica Rossica 16:262.

Kasparyan, D. R. 2007c. Review of Mexican species of the genus *Phytodietus* Gravenhorst (Hymenoptera: Ichneumonidae). Zoosystematica Rossica 16:49-58.

Kasparyan, D. R. y E. Ruíz-Cancino. 2004. Two new species of the genus *Phytodietus* Gravenhorst, 1829 (Hymenoptera: Ichneumonidae) from Mexico. Russian Entomological Journal 13:73-76.

Kasparyan, D. R. y E. Ruíz-Cancino. 2005. Avispas parasíticas de plagas y otros insectos. Cryptini de México (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) Parte I. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, Tamaulipas, México. 289 p.

Kasparyan, D. R. y E. Ruíz-Cancino. 2007. Review of Mexican species of *Diradops* Townes, with a key and description of a new species (Hymenoptera: Ichneumonidae: Banchinae). Zoosystematica Rossica 16:263-268.

Kasparyan, D. R. y E. Ruíz-Cancino. 2008. Cryptini de México (Hymenoptera: Ichneumonidae: Cryptinae) Parte II. Serie Avispas Parasíticas de Plagas y otros Insectos No. 2. Universidad Autónoma de Tamaulipas, Cd. Victoria, Tamaulipas, México, 373 p.

Khalaim, A. I. y S. Hernández-Aguilar. 2008. Review of the genus *Clistopyga* Grav., 1829 of Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). Russian Entomological Journal 17:315-319.

Khalaim, A. I. y E. Ruiz-Cancino. 2008. A new species of *Alloplasta* Forster from Mexico (Hymenoptera: Ichneumonidae: Banchinae). Zoosystematica Rossica 17:81-82.

Khalaim, A. I. y E. Ruiz-Cancino. 2009. Mexican species of *Labena* Cresson (Hymenoptera, Ichneumonidae) with description of a new species. ZooKeys 5:65-74.

Khalaim, A. I. y E. Ruiz-Cancino. 2012. Mexican species of *Exetastes* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Banchinae), with description of three new species. Revista Mexicana de Biodiversidad 83:370-379.

Matthews, R. W. 1974. Biology of Braconidae. Annual Review of Entomology 19:15-32.

Mazón, M. y S. Bordera. 2008. Effectiveness of two sampling methods used for collecting Ichneumonidae (Hymenoptera) in the Cabañeros National Park (Spain). European Journal of Entomology 105:879-888.

Molina, O. J., J. E. Carpenter, E. A. Heinrichs y J. E. Foster . 2003. Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean basin: an inventory. Florida Entomologist 86:254-289.

Morrone, J. J. y J. Márquez. 2008. Biodiversity of Mexican terrestrial arthropods (Arachnida and Hexapoda): a biogeographical puzzle. Acta Zoológica Mexicana 24:15-41.

Onody, H. C., I. F. Melo, A. M. Penteado-Dias y M. M. Dias-Filho. 2009. New species of *Eiphosoma* Cresson 1865 (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cremastinae) from Brazil. Brazilian Journal of Biology 69:1205-1206.

Palacio, E., I. E. Sääksjärvi y V. Vahtera. 2007. *Lamnatibia*, a new genus of the *Polysphincta* group of genera from Colombia (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae). Zootaxa 1431:55-63.

Perales, M. A. y H. C. Arredondo. 1999. *Diadegma insulare* (Cresson) (Hymenoptera: Ichneumonidae). Ficha Técnica CB-19. SAGAR. México. 4 p.

Rodríguez-Berrío, A., S. Bordera e I. E. Sääksjärvi. 2009. Checklist of Peruvian Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera). Zootaxa 2303:1-44.

Ruíz-Cancino, E. 2010. Ichneumonidae (Hymenoptera) del Estado de Tamaulipas, México. Serie Avispas Parasíticas de Plagas y otros Insectos No. 6. Universidad Autónoma de Tamaulipas. Cd. Victoria, Tamaulipas. 184 p.

Ruíz-Cancino, E. y J. M. Coronado-Blanco. 2002. Artrópodos terrestres de los estados de Tamaulipas y Nuevo León, México. Serie Publicaciones Científicas CIDAFF-UAT No. 4. México. 377 p.

Ruíz-Cancino, E. y L. O. Tejada. 1986. Géneros de Ichneumonidae del Noreste de México. Southwestern Entomologist 11:37-41.

Ruíz-Cancino, E., J. M. Coronado-Blanco y J. Martínez-Ramírez. 2002a. Contribución al conocimiento de Ichneumonidae (Hymenoptera) del Sureste de México. Serie Publicaciones Científicas CIDAFF-UAT. Cd. Victoria, Tamaulipas. 119 p.

Ruíz-Cancino E., D. R. Kasparyan y J. M. Coronado-Blanco. 2002b. Ichneumonidae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México, Vol. III, J. Llorente-Bousquets y J. J. Morrone (eds.). UNAM-Conabio-Ecosur-Bayer. México. p. 631-646.

Ruíz-Cancino E., J. M. Coronado-Blanco, D. Kasparyan y A. Khalaim. 2010a. Ichneumonidae (Hymenoptera) en México. *In* II Taller Internacional sobre Recursos Naturales, V. H. Toledo-Hernández, A. M. Corona-López, A. Flores-Palacios, E. Tovar-Sánchez, J. M. Coronado-Blanco y E. Ruíz-Cancino (eds.). Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Cuernavaca, Morelos. p. 51-56.

Ruíz-Cancino, E., D. R. Kasparyan, J. M. Coronado-Blanco, S. N. Myartseva, V. A. Trjapitzin, S. Hernández-Aguilar y J. García-Jiménez. 2010b. Himenópteros de la Reserva "El Cielo", Tamaulipas, México. Dugesiana 17:53-71.

Sääksjärvi, I. E., E. Palacio, I. D. Gauld, R. Jussila y J. Salo. 2003. A new genus and six new species of the tropical *Camptotypus* genus-group (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae) from northern South America. Zootaxa 197:1-18.

Salazar, E. y J. D. Salas. 2008. Palomilla dorso de diamante *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *In* Casos de Control Biológico en México, H. C. Arredondo y L. Rodríguez del Bosque (eds.). Mundiprensa. México, D. F. p. 155-165.

Santos, B. F. y A. P. Aguiar. 2008. Phylogeny and reclassification of *Distictus* Townes (Hymenoptera, Ichneumonidae, Cryptinae), with description of a new species. Zootaxa 1934:30-39.

Sharkey, M. J. 2007. Phylogeny and Classification of Hymenoptera. Zootaxa 1668:521-548.

Shaw, M. R. 1999. Gregarious development in endoparasitic koinobiont Ichneumonidae. Entomologist's Gazette 50:55-56.

Smith, Jr. J. W., L. A. Rodríguez del Bosque y C. V. Agnew. 1990. Biology of *Mallochia pyralidis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), an ectoparasite of *Eoreuma loftini* (Lepidoptera: Pyralidae) from Mexico. Annals of the Entomological Society of America 83:961-966.

Townes, H. 1969. The genera of Ichneumonidae, Part 1. Memoirs of the American Entomological Institute 11:1-300.

Townes, H. 1970a. The genera of Ichneumonidae, Part 2. Memoirs of the American Entomological Institute 12:1-537.

Townes, H. 1970b. The genera of Ichneumonidae, Part 3. Memoirs of the American Entomological Institute 13:1-307.

Townes, H. 1971a. The genera of Ichneumonidae, Part 4. Memoirs of the American Entomological Institute 17:1-372.

Townes, H. 1971b. Ichneumonidae as biological control agents. Proceedings Tall Timbers Conference on Ecological Animal Control by Habitat Management. p. 235-248.

Townes, H. y M. Townes. 1966. A catalogue and reclassification of the Neotropic Ichneumonidae. Memoirs of the American Entomological Institute 8:1-367.

Vaughan, M. A. 1992. International biocontrol cooperation within Latin America. *In* Opportunities for implementation of Biocontrol in Latin America, J. R. Coulson y M. C. Zapater (eds.). Proc. IOBC Workshop, Buenos Aires. p. 7-38.

Veijalainen, A., N. Wahlberg, G. R. Broad, T. L. Erwin, J. T. Longino e I. E. Sääksjärvi. 2012. Unprecedented ichneumonid parasitoid wasp diversity in tropical forest. Proceedings of the Royal Society B 279:4694-4698.

Yu, D. S., C. van Achterberg y K. Horstmann. 2012. World Ichneumonoidea 2011. Taxonomy, biology, morphology and distribution. Taxapad 2011. Canadá.

Zetina, D. A. H., C. Llanderal-Cázares, E. Ruíz-Cancino y A. I. Khalaim. 2009. Record for Mexico of *Lissonota fascipennis* Townes (Hymenoptera: Ichneumonidae) as parasitoid of the agave red worm. Acta Zoológica Mexicana (n. s.) 25:655-657.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S392-S398, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32519

Biodiversidad de hormigas en México

Biodiversity of ants in Mexico

Leticia Ríos-Casanova✉

Unidad de Biología, Tecnología y Prototipos, FES-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Av. de los Barrios 1, Los Reyes Iztacala, 54090 Tlalnepantla, Estado de México, México.
✉ *leticiarc@campus.iztacala.unam.mx*

Resumen. En este trabajo se hace una breve descripción de la biología de la familia Formicidae además de un análisis del estado de conocimiento de las especies de este grupo para México. Con base en la revisión más reciente de hormigas de México y con los datos de AntWeb se estimaron 973 especies de hormigas pertenecientes a 21 subfamilias, lo cual representa alrededor del 8% de la mirmecofauna descrita mundialmente. Las subfamilias Myrmicinae (498) y Formicinae (200) tienen el mayor número de especies. Chiapas (387), Veracruz (319) e Hidalgo (229) son los estados con mayor número de especies. La curva de acumulación de especies indica que se conoce el 50% de las especies que se esperaría encontrar hasta ahora. Este resultado junto con el registro de las especies de cada estado de la república indica que aún existen áreas cuyas hormigas todavía no han sido estudiadas. Los intentos por conocer la mirmecofauna mexicana han sido valiosos, pero aún se necesitan más estudios.

Palabras clave: endemismos, Formicidae, Hymenoptera, mirmecofauna, relación superficie-riqueza, riqueza de especies.

Abstract. This work presents a short description of the biology of the family Formicidae as well as an analysis of the knowledge of the species in this group for Mexico. Based on AntWeb data and the most recent revision of Mexican ants, a total of 973 species is reported. These species belong to 21 subfamilies which represents 8% of the ants described for the world. Myrmicinae (498) and Formicinae (200) are the subfamilies with the highest number of species. Chiapas (387), Veracruz (319) and Hidalgo (229) are the Mexican states with highest number of species. The analysis of the species cummulative curve indicates that we know 50% of the species expected until now. This result and the number of species reported for each Mexican state show that many areas of Mexico are still unexplored. Also, important efforts have been done to study the Mexican ant fauna, however more work is needed.

Key words: endemisms, Formicidae, Hymenoptera, myrmecofauna, species-area relationship, species richness.

Introducción

Las hormigas son insectos pertenecientes a la familia Formicidae del orden Hymenoptera. Quizá uno de los aspectos más interesantes de estos organismos es que todas son sociales, es decir, viven en colonias dentro de las cuales es posible distinguir una casta obrera y una reproductora. Aunque ha habido esfuerzos importantes por conocer la mirmecofauna mexicana, hasta ahora sólo conocemos una pequeña parte de las hormigas de México ya que existen muchos sitios aún inexplorados o bien, existen ejemplares colectados pero que no han podido ser determinados. En México es posible encontrar hormigas en prácticamente todos los ecosistemas y hábitats. Sin embargo, aún no sabemos con certeza cuántas especies hay y cómo se distribuyen en el país.

Recibido: 30 julio 2012; aceptado: 27 marzo 2013

La mejor forma de describir morfológicamente a una hormiga es representar a una obrera en un esquema (Fig. 1). El cuerpo de una hormiga obrera está conformado por la cabeza, el mesosoma que incluye los 3 segmentos del tórax más el primero del abdomen, la cintura que está compuesta por el segundo y/o tercer segmento(s) del abdomen y que se denominan peciolo y postpeciolo respectivamente, y finalmente el gáster. No todas las hormigas tienen peciolo y postpeciolo, en algunos casos la cintura la forma únicamente el peciolo.

Respecto al tamaño que pueden tener las hormigas, es necesario considerar que una colonia es una unidad reproductiva, por lo que el tamaño de las hormigas puede referirse al tamaño de cada uno de los individuos que componen la colonia, o al tamaño de la colonia completa en número de individuos (Kaspari y Vargo, 1995). Considerando el tamaño de los individuos, las especies para México cuyas obreras son las más pequeñas corresponden a *Brachymyrmes depilis* y *Monomorium*

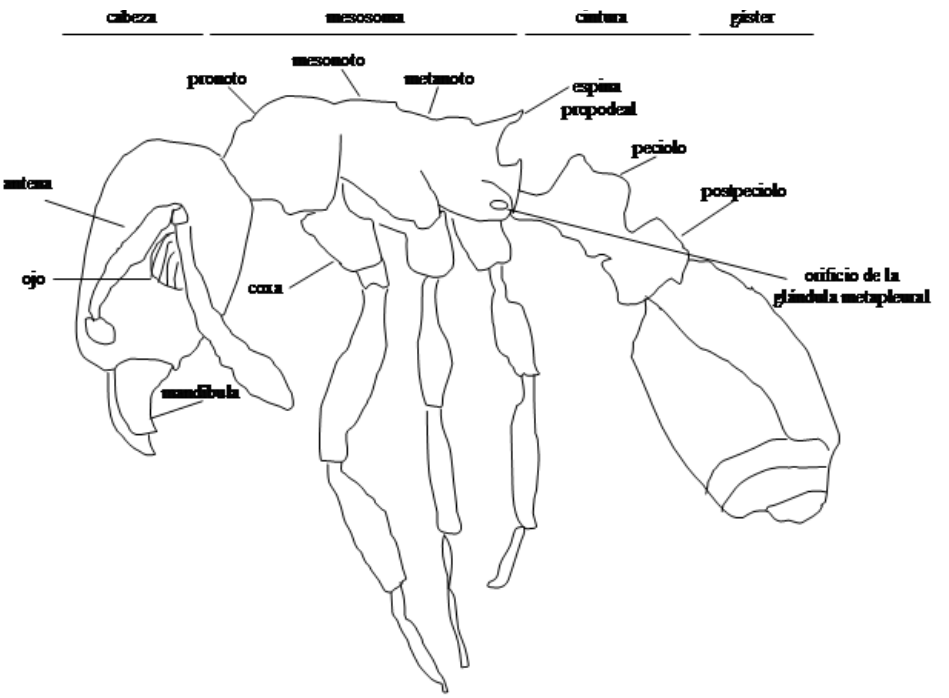


Figura 1. Esquema de las partes del cuerpo de una hormiga obrera.

minimum con menos de medio milímetro de longitud total. Los individuos más grandes pertenecen a *Camponotus atriceps* y *Atta mexicana* (Cuadro 1). Respecto a las colonias, las más grandes podrían ser las de *Atta mexicana*, aunque no se tienen datos muy precisos. Otras especies con colonias muy grandes son las hormigas legionarias como las del género *Eciton*. Entre las colonias más pequeñas se encuentran las de *Megalomyrmex drifti*, y *Pachycondyla stigma* compuestas por menos de 10 individuos que por lo general son de talla grande. En el cuadro 1 se presentan otras especies cuyas colonias o individuos se encuentran en los extremos de tamaño.

Una característica por la cual las hormigas se han considerado como organismos exitosos y ampliamente diversos, es precisamente la gran diversidad de hábitats en los que pueden desarrollarse. Aunque es posible encontrar hormigas en prácticamente cualquier hábitat, suele decirse que son organismos del suelo, sin embargo, de manera secundaria, una gran cantidad de hormigas están adaptadas a la vida arbórea viviendo en troncos, ramas, o cavidades subcorticales (Hölldobler y Wilson, 1991). En cuanto a los ecosistemas mexicanos en los que es posible encontrar hormigas, los desiertos, bosques, selvas, zonas urbanas, campos de cultivo y prácticamente cualquier sitio alberga alguna especie de hormiga. Aunque las hormigas de las zonas tropicales mexicanas han recibido más atención (Quiroz-Robledo y Valenzuela-González, 1995; Rojas y Cartas, 2007; Del Toro et al., 2009), los estudios sobre hormigas realizados en las zonas desérticas (Ríos-Casanova, 2004, 2006; Johnson y Ward, 2006; Guzmán-Mendoza et al., 2010), zonas urbanas (Cupul-Magaña, 2009) y aquellas asociadas a cultivos (Perfecto y Vandermeer, 2002; Philpott, 2005) han permitido conocer un gran número de especies.

Sobre su ciclo de vida, existen muchas variantes de acuerdo con las diferentes especies de hormigas; sin embargo, el ciclo de vida general consiste en 3 estados: el estado de fundación, el cual se lleva a cabo después del vuelo nupcial de las hembras y machos reproductores de la colonia y ocurre cuando la reina busca un lugar adecuado para anidar (suelo o materia vegetal). La reina que ya ha elegido un sitio para anidar produce la primera generación de obreras a las que alimenta con sus reservas. Cuando estas obreras alcanzan el estado adulto, se encargan de forrajear, agrandar el nido y de cuidar a la progenie que la reina sigue produciendo. Poco a poco el tamaño promedio de las obreras aumenta al igual que el número de obreras de la colonia, inclusive pueden añadirse algunas castas nuevas. En este momento en que la colonia sólo se encarga del crecimiento se llama estado ergonómico. Cuando la colonia ha madurado y ha producido nuevas hembras y machos reproductores que saldrán a realizar el vuelo nupcial y a iniciar colonias nuevas se le llama estado reproductivo (Hölldobler y Wilson, 1990).

Cuadro 1. Tamaño de las colonias (número de individuos) y de los individuos (longitud promedio del cuerpo de obreras en mm) de algunas hormigas que viven en México

Especie	*Tamaño de la colonia (Núm. de individuos)*	*Tamaño de los individuos (mm)*	*Referencias*
Entre las más grandes por el tamaño de la colonia:			
Atta mexicana *	≈1x10^6	2-12	Mintzer, 1979; Kaspari y Vargo, 1995; Sánchez-Peña, 2005
Eciton hamatus	150 000 - 700 000	3-12	Hölldobler y Wilson, 1990; Powell y Frankz, 2006
Eciton burchelli	160 000 - 500 000	3-12	Hölldobler y Wilson, 1990; Powell y Frankz, 2006
Solenopsis invicta	250 000	3-6	Hölldobler y Wilson, 1990; Tschinkel et al., 2003
Neivamyrmex nigrescens	80 000 - 140 000	≈ 4	Hölldobler y Wilson, 1990; Du Bois, 1988 AntWeb 2012
Pogononmyrmex rugosus	2 586 - 14 742	7-9.5	Hölldobler y Wilson, 1990; Taber, 1998
Pogonomyrmex barbatus	12 358	7-9.5	Kaspari y Vargo, 1995; Welton 1998
Camponotus atriceps	≈ 10 000	4-15	MacGown, 2003
Monomorium minimum	3 000	0.45	Geraghty et al., 2007
Entre las más pequeñas por el tamaño de la colonia:			
Pachycondyla obscuricornis	57	4-5	Kaspari y Vargo, 1995; ant web
Megalomyrmex silvestrii	36	4.89	Hölldobler y Wilson, 1990; Brandao, 1990
Cyphomyrmex minutus	29	1.2	Kaspari y Vargo, 1995; antWeb
Proceratium silaceum	28	0.68	Hölldobler y Wilson, 1990; ant web
Brachymyrmex depilis	22	0.44	Geraghty et al., 2007
Ephebomyrmex imberbiculus	21	4-4.8	Hölldobler y Wilson, 1990; Taber, 1998
Odontomachus laticeps	15	≈ 7.8	Hölldobler y Wilson, 1990; AntWeb 2012
Acanthognatus ocellatus	10	3.5- 4.6	Hölldobler y Wilson, 1990; Brown y Kempf, 1969
Pachycondyla stigma	9	4-5	Hölldobler y Wilson, 1990; Ant Web 2012
Megalomyrmex drifti	9	2.46	Hölldobler y Wilson, 1990; Brandao, 1990

*Debido a que no hay datos muy precisos para el tamaño de las colonias de *A. mexicana*, se presentan datos de *A. colombica*, aunque para esta especie se ha documentado un máximo de 2.5X10^6 (Hölldobler y Wilson, 1990). Para *A. mexicana* se tiene un registro de más de 17 000 individuos aunque este dato es para colonias en cautiverio (Sánchez-Peña, 2005).

Las revisiones más importantes sobre la familia Formicidae para México son: Rojas-Fernandez (1996, 2001) y Vásquez-Bolaños (2011). Aunque el artículo de Johnson y Ward (2006) no es precisamente una revisión, hace un estudio muy completo de las hormigas de la península de Baja California y menciona la presencia de muchas especies endémicas.

Diversidad

Hasta ahora se sabe que en el mundo hay 12 500 especies de hormigas descritas pertenecientes a 290 géneros incluidos en 21 subfamilias; sin embargo, se cree que existen aún muchas especies que no han sido descubiertas o formalmente descritas, por lo que se sugiere que la inclusión de éstas podría incrementar el número total a más de 30 000 especies (Fisher, 2010; Ward, 2010). De este total, 973 especies se encuentran en México lo cual representa casi el 8% del total mundial. Estas especies pertenecen a 94 géneros en 12 subfamilias, las cuales se encuentran distribuidas en todos los estados de la república incluidas algunas islas.

Para conocer el número de especies de hormigas registradas para México hasta la fecha, se consultaron principalmente la revisión publicada por Vázquez-Bolaños (2011) y los datos para México almacenados en AntWeb, que es la base de datos de hormigas en línea más grande del mundo. En la lista de AntWeb no se incluyeron las especies que no han sido determinadas hasta nivel específico o cuya localidad no estaba especificada hasta estado.

En el cuadro 2 se presenta el número de géneros y especies para cada estado de la República Mexicana. Chiapas es el estado con más especies y géneros seguido de Veracruz e Hidalgo, los estados que tienen menos especies y géneros son Tlaxcala y Aguascalientes (Cuadro 2). El cuadro 3 muestra el número de especies que pertenecen a cada una de las 12 subfamilias que se encuentran en México. Las familias Myrmicinae y Formicinae tienen el mayor número de especies, siguiendo el patrón que ya se ha señalado que presenta la mirmecofauna mundial (Ward, 2000, 2010).

Cuadro 2. Número de géneros y especies de hormigas para cada uno de los estados de la República Mexicana

Estado	*Géneros*	*Especies*
Aguascalientes	6	9
Baja California	36	150
Baja California Sur	27	72
Campeche	17	37
Chiapas	80	387
Chihuahua	29	109
Coahuila	26	51
Colima	21	40
Distrito Federal	11	18
Durango	25	60
Estado de México	11	16
Guanajuato	10	16
Guerrero	32	81
Hidalgo	57	229
Jalisco	39	109
Michoacán	19	36
Morelos	25	91
Nayarit	29	90
Nuevo León	40	116
Oaxaca	27	84
Puebla	29	61
Querétaro	12	17
Quintana Roo	28	93
San Luis Potosí	36	89
Sinaloa	22	48
Sonora	37	138
Tabasco	43	142
Tamaulipas	45	115
Tlaxcala	3	3
Veracruz	71	310
Yucatán	40	91
Zacatecas	15	21

Cuadro 3. Número de especies de hormigas por subfamilia para México

Subfamilia	*Número de especies*
Amblyoponinae	5
Cerapachyinae	11
Dolichoderinae	51
Ectatomminae	18
Ecitoninae	62
Formicinae	200
Heteroponerinae	1
Leptanilloidinae	1
Myrmicinae	498
Ponerinae	69
Proceratiinae	11
Pseudomyrmecinae	46
Total	973

Tomando en cuenta la superficie de cada uno de los estados, es posible suponer que los estados con mayor área tendrán un mayor número de especies en comparación con los estados de menor área. Para poner a prueba esta hipótesis se hizo un análisis de regresión entre la superficie de cada estado (Inegi, 2009) y el número de especies presente en cada uno de ellos. Los resultados sugieren que existe una regresión lineal positiva y significativa (F= 13.51, p= 0.0009; Fig. 2), lo cual apoya la hipótesis planteada. Sin embargo, hay 7 estados que presentan más especies que las que se esperaría de acuerdo con su área, entre ellos se encuentran Chiapas, Veracruz, Hidalgo y Baja Califronia (Fig. 2). En estos estados se ha realizado la mayor parte del trabajo faunístico y ecológico de hormigas en México, por lo que el mayor número de especies encontrado podría deberse a un mayor esfuerzo de colecta.

El conocimiento de las especies de hormigas endémicas de México es escaso. Sin embargo, Johnson y Ward (2006) registran 47 especies de hormigas endémicas de la península de Baja California, entre las que se encuentran *Pogonomyrmex snellingi* y *Pheidole granulata* (Fig. 3). Asimismo, Lattke (2011) describe 8 especies del género *Leptogenys*, las cuales hasta el momento son endémicas de México.

Respecto al conocimiento a nivel poblacional de las especies de hormigas de México, puede decirse que es muy escaso y que ha recibido poca atención. Solamente algunas especies muy conspicuas o que son plagas como

las hormigas arrieras del género *Atta* o las del género *Solenopsis*, han sido estudiadas (Sánchez-Peña, 2005; Sánchez-Peña et al., 2005). Algunas otras como *Azteca* y *Pseudomyrmex*, las cuales establecen interacciones estrechas con árboles en la selva como *Acacia* y *Cecropia*, repectivamente, también han sido objeto de algunos estudios poblacionales (Mintzer y Vinson, 1985; Vandermeer et al., 2002). Hasta el momento, no se ha detectado ninguna especie cuyas poblaciones estén en alguna categoría de riesgo.

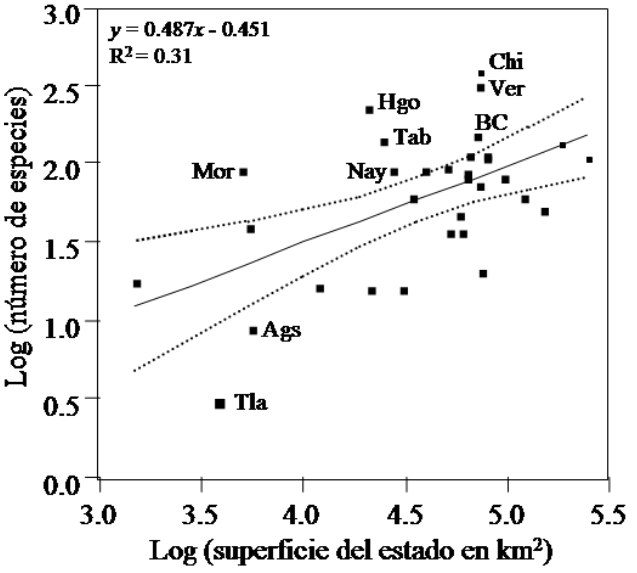


Figura 2. Relación entre el número de especies y la superficie para cada estado de la República Méxicana. Se señalan los estados que tuvieron más (por arriba de la ínea recta) o menos (por debajo de la recta) especies que las que se esperaría de acuerdo con el tamaño del estado. Ags= Aguascalientes, BC= Baja California, Chi= Chiapas, Hgo= Hidalgo, Mor= Morelos, Nay= Nayarit, Tab= Tabasco, Tla= Tlaxcala, Ver= Veracruz.

Para tener una idea del grado de conocimiento que se tiene actualmente de la mirmecofauna mexicana, se graficó una curva de acumulación de especies de acuerdo con el año de descripción de cada una de las 973 especies reportadas para México. Los datos fueron agrupados en intervalos de 5 años, desde 1758 hasta 2011, cuando fue descrita la última especie registrada (Fig. 4). Con estos datos fue posible calcular una curva de acumulación de especies esperadas realizando 100 iteraciones por medio del método Jacknife de primer orden utilizando el programa EstimateS 8.2.0 (Colwell, 1997). La curva de especies esperadas (Fig. 4) indica que para el año 2011 deberían conocerse 1 926 especies, es decir aproximadamente el doble de las especies que conocemos hasta ahora. Si bien se han realizado esfuerzos importantes por conocer la mirmecofauna de México, las curvas de la figura 4 aún no alcanzan una asíntota.

Los datos aportados por el presente trabajo indican que el estudio de las hormigas en México requiere aún abordar muchos tópicos que deberán incluir, no solamente estudios faunísticos, sino estudios poblacionales, de comunidades y conductuales entre otros, además de que muchas regiones todavía inexploradas deberán ser estudiadas.

Agradecimientos

Agradezco la invitación del Dr. Fernando Álvarez Noguera para escribir este artículo. Al Dr. Brian Fisher

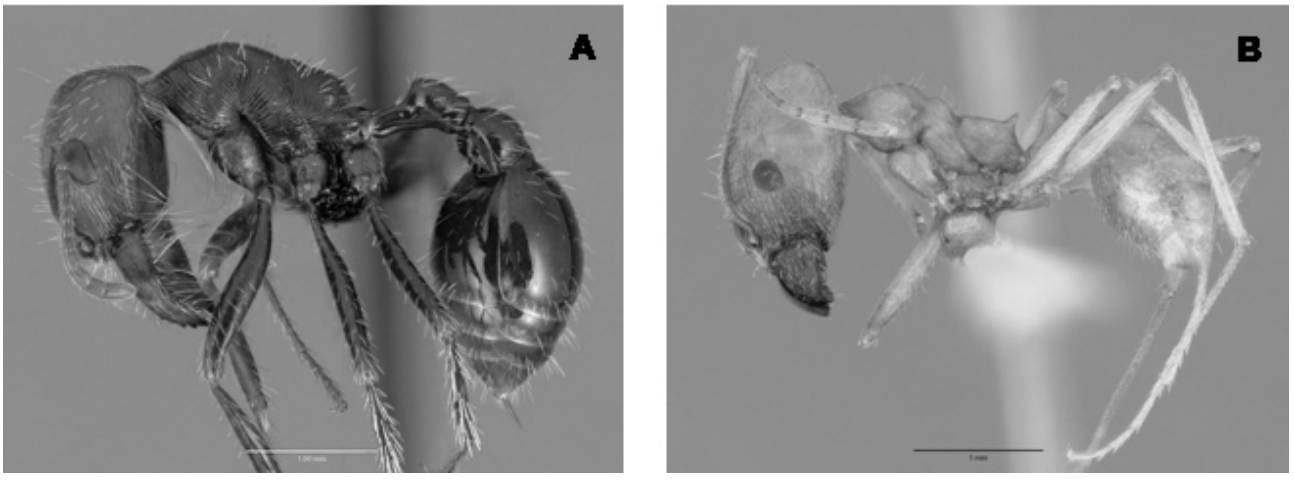


Figura 3. Dos especies endémicas de México. A) *Pogonomyrmex snellingi*, B) *Pheidole granulata* Copyright AntWeb.org, 2000-2009.

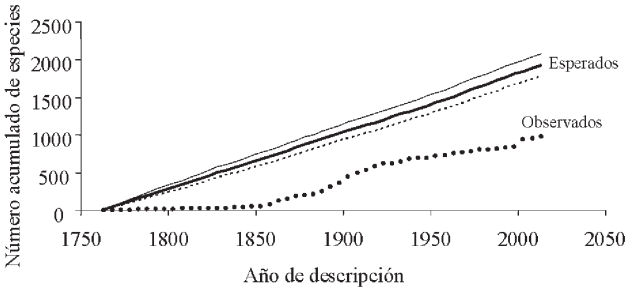


Figura 4. Curvas de acumulación de especies observadas y esperadas (± 1 desviación estandar) para las hormigas de México de acuerdo con el año de descripción.

por permitirme usar las imágenes y por tener disponible la información sobre ejemplares mexicanos en AntWeb y al Dr. Héctor Godínez-Álvarez por la revisión del manuscrito.

Literatura citada

Antweb [http://www.antweb.org] 2102; última consulta: 21.IV.2012.

Brandao, C. R. 1990. Systematic revision of the neotropical ant genus *Megalomyrmex* Forel (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae), with the description of thirteen new species. Arquitos de Zoologia 31:1-91.

Brown, W. L. Jr. y W. W. Kempf. 1969. A revision of the Neotropical dacetine ant genus *Acanthognathus*. Psyche 76:87-109.

Colwell, R. K. 1997. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. User's Guide and application published at: http://viceroy.eeb.unconn.edu/estimates; última consulta: 30.V.2012

Cupul-Magaña, F. G. 2009. Diversidad y abundancia de hormigas (Formicidae) en las viviendas de Puerto Vallarta, Jalisco, México. Ecología Aplicada 8:115-117.

Del Toro, I., M. Vázquez, W. P. MacKay, P. Rojas y R. Zapata-Mata. 2009. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de Tabasco: explorando la diversidad de la mirmecofauna en las selvas tropicales de baja altitud. Dugesiana 16:1-14.

Du Bois, M. E. 1988. Distribution of army ants (Hymenoptera: Formicidae) in Illinois. Entomological News 99:157-160.

Fisher, B. L. 2010. Biogeography. *In* Ant Ecology, L. Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott (eds.). Oxford University Press. Oxford. p. 18-37.

Geraghty, M. J., R. R. Dunn y N. J. Sanders. 2007. Body size, colony size, and range size in ants (Hymenoptera: Formicidae): are patterns along elevational and latitudinal gradients consistent with Bergmann's rule? Myrmecological News 10:51-58.

Guzmán-Mendoza, R., G. Castaño y M. C. Herrera-Fuentes. 2010. Variación espacial y temporal de la diversidad de hormigas en el Jardín Botánico del valle de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:427-435.

Hölldobler, B. y E. Wilson. 1990. The Ants. The Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 732 p.

Inegi (Instituto nacional de estadística, geografía e informática). 2009. Información Geográfica. www.inegi.gob.mx; última consulta: 21.IV.2012

Johnson, R. A. y P. S. Ward. 2002. Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, Mexico: a first overview. Journal of Biogeography 29:1009-1026.

Kaspari, M. y E. L. Vargo. 1995. Colony size as a buffer against seasonality: Bergmann´s rule in social insects. American Naturalist 145:610-632.

Lattke, J. S. 2011. Revision of the New World species of the genus *Leptogenys* Roger (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Ponerinae). Arthropod Systematics and Phylogeny 69:127-264.

Mintzer, A. 1979. Foraging activity of the Mexican leafcutting ant *Atta mexicana* (F. Smith), in a Sonoran Desert habitat (Hymenoptera, Formicidae). Insectes Sociaux 26:364-372.

Mintzer, A. y B. Vinson. 1985. Kinship and incompatibility between colonies of the acacia ant *Pseudomyrmex ferruginea*. Behavioural Ecology Sociobiology 17:75-78.

Perfecto, I. y J. H. Vandermeer. 2002. The quality of the agroecological matrix in a tropical montane landscape: ants in coffee plantations in southern Mexico. Conservation Biology 16:174-182.

Philpott, S. M. 2005. Changes in arboreal ant populations following pruning of coffee shade-trees in Chiapas, Mexico. Agroforestry Systems 64:219-224.

Powell, S. y N. R. Franz. 2006. Ecology and the evolution of worker morphological diversity: a comparative analysis with *Eciton* army ants. Functional Ecology 20:1105-1114

Quiroz-Robledo, L. N. y J. Valenzuela-González. 1995. A comparison of ground ant communities in a tropical rainforest and adjacent grassland in Los Tuxtlas, Veracruz, México. Southwestern Entomologist 20:203-213.

Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2004. Las hormigas del Valle de Tehuacán: comparación con otras zonas áridas de México. Acta Zoológica Mexicana (Nueva Serie) 20:37-54.

Ríos-Casanova, L., A. Valiente-Banuet y V. Rico-Gray. 2006. Ant diversity and its relationship with vegetation and soil factors in an alluvial fan of the Tehuacán Valley, Mexico. Acta Oecologica 29:316-323.

Rojas-Fernández, P. 1996. Hymenoptera: Formicidae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México. Hacia una síntesis de su conocimiento, J. Llorente, A. García y E. González (eds.). Conabio-UNAM, México, D. F. p. 483-500.

Rojas-Fernández, P. 2001. Las hormigas del suelo en México: diversidad, distribución e importancia (Hymenoptera: Formicidae). Acta Zoológica Mexicana (nueva serie) Número especial 1:189-238.

Rojas, P. y A. Cartas. 1997. Ecitoninae (Hymenoptera: Formicidae). *In* Historia natural de Los Tuxtlas, E. González,

R. Dirzo y R. Vogt (eds.). UNAM-Conabio. México, D.F. p. 349-353.

Sánchez-Peña, S. R. 2005. Essays on organismal aspects of the fungus-growing ant symbiosis: ecology, experimental symbiont switches and fitness of *Atta*, and a new theory on the origin of ant fungiculture. Tesis doctoral, The University of Texas at Austin. Austin.170 p.

Sánchez-Peña, S. R., J. W. Patrock y L. A. Gilbert. 2005. The red imported fire ant is now in Mexico: documentation of its wide distribution along the Texas-Mexico border. Entomological News 116:363-366.

Taber, S. W. 1998. The world of the harvester ants. Texas A&M University Press. Austin. 213 p.

Tschinkel, W. R., A. S. Mikheyev y S. R. Storz. 2003. Allometry of workers of the fire ant, *Solenopsis invicta*. Journal of Insect Science 3:1-11.

Vandermeer, J., I. Perfecto, G. Ibarra, S. Phillpott y A. García. 2002. Ants (*Azteca* sp.) as potential biological control agents in shade coffee production in Chiapas, Mexico. Agroforestry Systems 56:271-276.

Vásquez-Bolaños, M. 2011. Lista de especies de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) para México. Dugesiana 18:95-133.

Ward, P. S. 2001. Broad scale patterns of diversity in eaf litter ant communities. *In* Ants, standard methods for measuring and monitoring biodiversity, D. Agosti, J. Majer, L. E. Alonso y T. R. Schultz (eds.). Smithsonian Institution Press. Washington, D. C. p. 99-121.

Ward, P. S. 2010. Taxonomy, phylogenetics, and evolution. *In* Ant ecology, L. Lach, C. L. Parr y K. L. Abbott (eds.). Oxford University Press. Oxford. 3-17 p.

Wheeler, W. M. 1910. The North American ants of the genus *Camponotus* Mayr. Annals of the New York Academy of Sciences 6:295-354.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S399-S407, 2014
DOI: 10.7550/rmb.36160

Biodiversidad de ácaros en México

Biodiversity of Acari in Mexico

Tila M. Pérez[1✉], Carmen Guzmán-Cornejo[2], Griselda Montiel-Parra[1], Ricardo Paredes-León[1] y Gerardo Rivas[2]

[1]*Colección Nacional de Ácaros, Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Tercer circuito exterior s/n, anexo al Jardín Botánico Exterior, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Laboratorio de Acarología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, 04510 México, D. F., México.*
✉ *tilam@ib.unam.mx*

Resumen. Los ácaros constituyen el grupo más diverso de arácnidos con distribución cosmopolita, habitan ambientes terrestres y acuáticos, presentan una gran variedad de hábitos alimentarios y establecen diferentes relaciones con prácticamente todos los seres vivos. La riqueza de ácaros registrada hasta el presente en México es de 2 625 especies de 5 órdenes, lo que representa el 4.8% de la riqueza mundial (54 617 especies). El taxón mejor conocido es el de las garrapatas. Se discute el fenómeno de coextinción de especies.

Palabras clave: Opilioacarida, Mesostigmata, Ixodida, Trombidiformes, Sarcoptiformes, coextinción.

Abstract. Mites and ticks comprise the most diverse group of arachnids with worldwide distribution, living in land, freshwater and marine habitats, having a great variety of food preferences and establishing different symbiosis with almost all the living organisms. The richness of mites recorded in Mexico is 2 625 species in 5 orders representing 4.8% of the world's diversity (54 617). The better known taxon is that of ticks. We discuss the species coextintion process.

Key words: Opilioacarida, Mesostigmata, Ixodida, Trombidiformes, Sarcoptiformes, coextinction.

Introducción

Los ácaros representan el grupo más diverso de arácnidos. Su tamaño es generalmente microscópico, en promedio menores a 1 mm, con distribución cosmopolita, ocupan ambientes terrestres y acuáticos: marinos, salobres y dulceacuícolas. Se encuentran entre los animales terrestres más antiguos, conociéndose fósiles del Devoniano temprano, de hace aproximadamente 400 millones de años (Norton, 1998). Hasta el momento se han registrado a nivel mundial cerca de 54 617 especies (Zhang, 2011).

Los ácaros han fusionado su cuerpo en un sólo tagma, el idiosoma, en el que se presentan 4 pares de patas en adultos y ninfas, y 3 pares en larvas; dichos apéndices cuentan con 6 artejos (coxa, trocánter, fémur, genua, tibia y tarso) en la mayoría de las especies (Evans, 1992). Las coxas de los pedipalpos se encuentran fusionadas para conformar la base del gnatosoma, que contiene también a los quelíceros cuya forma es muy variable y que va correlacionada con las funciones de cortar, triturar, aserrar, succionar o picar (Krantz, 2009a).

Recibido: 05 marzo 2013; aceptado: 02 julio 2013

La excreción es por glándulas coxales y en algunos por túbulos de Malpigio; el intercambio gaseoso es a través de la cutícula o a partir de tráqueas que desembocan al exterior a través de los estigmas. Las estructuras sensoriales principales son las sedas que cubren toda la superficie del cuerpo y de los apéndices, y cuyas funciones son mecanoreceptoras y quimioreceptoras. Son dioicos, el macho con 2 testículos y las hembras usualmente con un sólo ovario; la fecundación es interna a través de órganos copuladores o espermatóforos. El desarrollo postembrionario incluye una larva hexápoda y comúnmente de 1 a 3 estadios ninfales octópodos (protoninfa, deutoninfa y tritoninfa) y adulto. La mayoría son ovíparos aunque también hay especies ovovivíparas y vivíparas (Rivas y Hoffmann, 2007).

La diversidad de los ácaros se ve también reflejada en las relaciones que establecen con otros seres vivos (animales, plantas y hongos) entre las que destacan la foresia, el comensalismo y el parasitismo. Ésta última es el tipo de simbiosis más común y en algunos casos produce graves daños en la agricultura y la ganadería, así como enfermedades en el hombre. Otra gran parte de las especies conocidas es de vida libre, adoptando un amplio espectro

de hábitos alimentarios. Algunos ácaros tienen una función fundamental en el ecosistema al ser depredadores de otros invertebrados que son plagas en cultivos agrícolas. Otros son saprófagos, alimentándose de los tejidos de plantas o animales muertos; finalmente, otros son microbívoros que se alimentan de hifas de hongos, algas, protozoos o bacterias, participando en el reciclado de nutrientes en los suelos forestales (Krantz, 2009b).

Los primeros datos de la acarofauna del Nuevo Mundo fueron recopilados en 1758 por Linneo en su obra "Systema Naturae", en donde 6 de los 30 nombres de ácaros mencionados corresponden a registros para América y aunque algunas de estas especies se distribuyen en México (e. g., *Eutrombicula batatas* y *Amblyomma americanum*) no es posible establecer si parte del material provenía precisamente de nuestro país. En particular para México, los primeros trabajos científicos sobre ácaros fueron realizados por investigadores extranjeros a mediados del siglo XIX, describiendo algunas especies nuevas con base en ejemplares provenientes del país. Sin embargo, el estudio formal de los ácaros en nuestro país comenzó a finales del siglo XIX con las aportaciones de Alfredo Dugès. En los tiempos de este autor también cabe resaltar la obra "Biologia Centrali-Americana" de Stoll (1886-1893) en la cual se mencionan 16 especies para México de las 55 enlistadas. Para mediados del siglo pasado, la acarología mexicana tuvo su mayor impulso gracias a la iniciativa de la Dra. Anita Hoffmann quien a lo largo de su trayectoria académica recopiló y documentó la diversidad de los ácaros de México incluyendo la descripción de aproximadamente 60 taxones.

Recientemente Lindquist et al. (2009a) proponen la clasificación de la subclase Acari en 2 superórdenes: *1)* Parasitiformes (= Anactinotrichida), que incluye a los órdenes: Opilioacarida, Holothyrida, Ixodida y Mesostigmata y *2)* Acariformes (= Actinotrichida) en el cual se incluyen los órdenes: Trombidiformes (con 2 subórdenes: Sphaerolichida y Prostigmata) y Sarcoptiformes (con 2 subórdenes: Endeostigmata y Oribatida y dentro de éste último la Cohorte Astigmatina [Astigmata]).

Diversidad

Los ácaros constituyen sin duda alguna un grupo muy diverso de arácnidos representados en nuestro país por 2 625 especies clasificadas en 5 de los 6 órdenes (excepto Holothyrida): Opilioacarida, Mesostigmata, Ixodida, Trombidiformes y Sarcoptiformes.

Opilioacarida (Fig. 1a). Son ácaros relativamente grandes, aproximadamente entre 1 500 a 2 300 µm de longitud. Habitan en cuevas, hojarasca, troncos podridos o bajo rocas en ambientes semiáridos y bosques tropicales del mundo. Típicamente con las patas alargadas, el cuerpo ovalado y alargado, ambos con franjas de color azul o púrpura (Walter y Harvey, 2009). Se alimentan de polen, esporas de hongos y restos de artrópodos (Walter y Proctor, 1999). A nivel mundial comprende 1 familia, Opilioacaridae, con 35 especies descritas dentro de 10 géneros (Beaulieu et al., 2011).

Hoffmann y Vázquez (1986) registraron la primera especie de opilioacárido para México, *Neocarus texanus* de Baja California Sur. Posteriormente Vázquez y Klompen (2002, 2009) describieron 6 especies del género *Neocarus*; recientemente Vázquez (com. pers.) recolectó una especie del género *Caribeacarus* en isla Cozumel. Esta diversidad (8 especies y 2 géneros) representa el 23% con respecto a la conocida a nivel mundial. Especies de Opilioacarida han sido registradas en los estados de Baja California Sur (2), Campeche (1), Jalisco (1), Quintana Roo (3) y Veracruz (1). Vázquez et al. (2008) mencionan que el país es un centro de diversidad del grupo, además en los últimos años se han hecho nuevos hallazgos en los estados de Colima, Durango, Guerrero, Oaxaca, Querétaro y Tamaulipas, lo que al parecer indica que estos ácaros tienen también una distribución amplia; asimismo los tipos de vegetación y hábitats en los que se han encontrado son muy variados; bosque de pino-encino, selva alta, selva baja caducifolia, entrada de cuevas, matorral xerófilo y dunas. Sin embargo, es necesario continuar con su estudio para conocer la diversidad real del grupo, así como sus preferencias de hábitat y otros aspectos de su biología.

Mesostigmata (Fig. 1b). Agrupa especies con una gran variedad de formas de vida y preferencias de hábitat. Su tamaño va desde los 200 hasta 4 500 µm (Lindquist et al., 2009b). La mayoría son depredadores de vida libre mientras que muchos otros son parásitos o simbiontes de mamíferos, aves, reptiles o artrópodos. Algunos se alimentan de hongos, polen o néctar (Walter y Proctor, 1999). Pueden encontrarse en el suelo, hojarasca, raíces, material en descomposición, nidos, polvo casero y detritos similares (Lindquist et al., 2009b). A nivel mundial se tienen registradas 109 familias, 878 géneros y 11 424 especies (Zhang, 2011). En México se encuentran registradas 50 familias, 158 géneros y 507 especies lo que representa el 4.4% de la riqueza mundial. Destacan las contribuciones que realizó Isabel Bassols con respecto a los mesostigmata de mamíferos en México (Bassols, 1981; Bassols de Barrera, 1979; Bassols-Batalla et al., 1991). Además, los estudios de las familias: Raillietidae (Quintero et al., 1980, 1992) y Spinturnicidae (Morales-Malacara y López, 1998; Morales-Malacara y López-Ortega, 2001).

Ixodida (Fig. 1c). Incluye a las especies conocidas como garrapatas, las cuales se caracterizan por ser, dentro

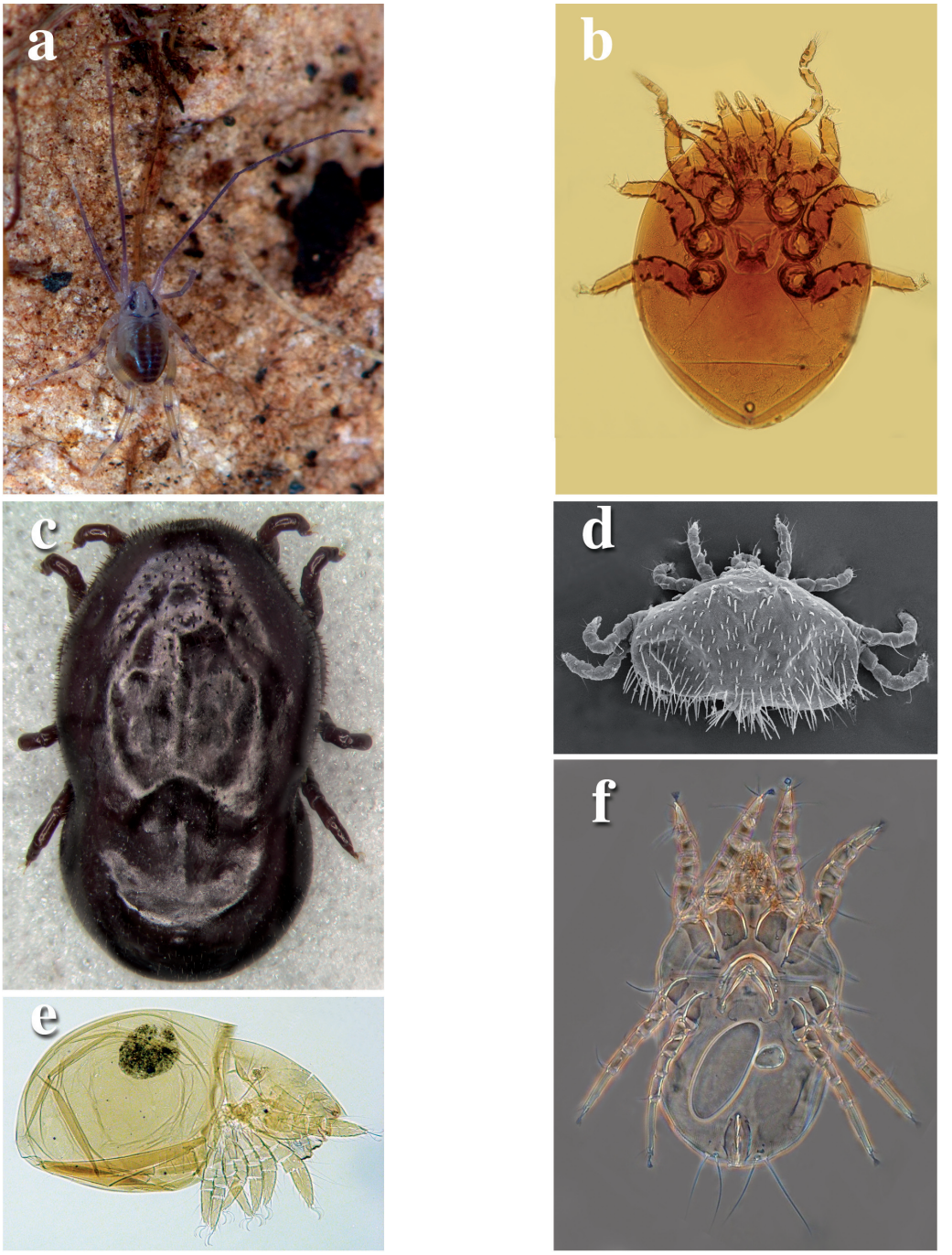


Figura 1. 1a, *Neocarus* sp. (Opilioacarida: Opilioacaridae). 1b, *Klinckowstroemia bifurcata* (Mesostigmata: Klinckowstroemiidae). 1c, *Otobius megnini* (Ixodida: Argasidae). 1d, *Geckobia leonilae* (Trombidiformes: Pterygosomatidae). 1e, *Euphthiracarus* sp. (Sarcoptiformes: Euphthiracaridae). 1f, *Dermatophagoides aureliani* (Sarcoptiformes: Pyroglyphidae).

de los ácaros los de mayores dimensiones (hasta 3 cm en una hembra repleta de huevecillos) y presentar partes bucales modificadas (hipostoma) para sujetarse y alimentarse de sangre; parasitan a todos los grupos de vertebrados terrestres, causando daño directo al huésped y pueden ser vectores de microorganismos patógenos; se distribuyen por todo el mundo (Nava et al., 2009). En nuestro país se han registrado 100 especies, lo que

corresponde a un 11.3% de la diversidad mundial conocida (894 especies, 20 géneros y 3 familias (Guglielmone et al., 2010)). En México, esta diversidad está constituida por 2 familias: Argasidae (garrapatas blandas) e Ixodidae (garrapatas duras). Los argásidos están representados por 32 especies en 5 géneros: *Argas* (6 especies), *Antricola* (3), *Ornithodoros* (20), *Otobius* (2) y *Nothoaspis* (1), mientras que los Ixodidae por 68 especies en 5 géneros: *Ixodes* (26 especies), *Amblyomma* (26), *Dermacentor* (10), *Haemaphysalis* (3) y *Rhipicephalus* (3).

A partir de 1844 se comienzan a registrar las especies de garrapatas que forman parte de la diversidad acarológica de nuestro país, entre las primeras descripciones que se hicieron se incluyen algunas cuyo material tipo fue colectado en México e.g., *Ornithodoros coriaceus*, *Amblyomma dissimile* y *Amblyomma ovale*; posteriormente se fueron acumulando los nuevos registros, 7 de ellos durante el siglo XIX, 68 durante el siglo XX y 25 del año 2000 hasta la fecha (Fig. 2). Actualmente los géneros con mayor riqueza son *Amblyomma* e *Ixodes*; las especies del primero están asociadas con 43 taxones de vertebrados, lo que representa al 1.9% del total de vertebrados terrestres en el país (2 306 especies). Los mamíferos son los principales hospederos seguidos por reptiles, aves y anfibios. Las especies del género *Amblyomma* han sido registradas en 30 de los 32 estados de la República Mexicana, siendo *A. cajennense* la especie de mayor distribución (Guzmán-Cornejo et al., 2011). Las especies del género *Ixodes* han sido registradas en asociación con aves y mamíferos, sólo 6 y 24 especies respectivamente de las 1 050 especies de aves y 525 de mamíferos, han sido referidas como hospederos de estas garrapatas. Las especies incluidas en este género se distribuyen en 26 de los 32 estados de la República Mexicana siendo *Ixodes scapularis* Say, 1821 la especie con la distribución más amplia, en 13 entidades (Guzmán-Cornejo et al., 2007; Guzmán-Cornejo y Robbins, 2010). En contraste, los argásidos han sido poco estudiados en nuestro país, siendo hasta el momento el género *Ornithodoros* el que contiene la mayor riqueza; las especies de éste han sido citadas en asociación con aves y mamíferos, así como en nidos y otros sitios de descanso de estos vertebrados. En particular los géneros *Antricola* y *Nothoaspis* incluyen especies registradas en asociación con murciélagos y sus sitios de descanso (i.e. cuevas). *Nothoaspis reddelli* es una especie que habita cuevas húmedas y con altas temperaturas; ha sido colectada hasta el momento sólo en México, presentando afinidad neotropical (Guglielmone et al., 2003; Nava et al., 2010). *Trombidiformes* (Fig. 1d). Incluye ácaros con una extensa diversidad morfológica, la cual también se evidencia en distintos grados de esclerosamiento de la cutícula y de hábitos alimenticios. En este orden están incluidos 2 subórdenes: Sphaerolichida y Prostigmata. Dentro del primero se reconocen actualmente 21 especies a nivel mundial ubicadas en 2 familias monotípicas (Zhang et al., 2011), algunas especies son micófagas y otras depredadoras (Walter, 1988). En México se encuentra únicamente Lordalycidae (1 género y 1 especie) representando el 50% y el 4.8% de la diversidad mundial de géneros y especies, respectivamente.

Respecto a Prostigmata, este taxón incluye una gran variedad de especies terrestres, acuáticas y marinas, así como diversos tipos de simbiosis con plantas y animales. Este es el grupo de ácaros más diversificado con 25 800 especies descritas a nivel mundial (Zhang et al., 2011), mientras que en el país se han registrado 78 familias, 328

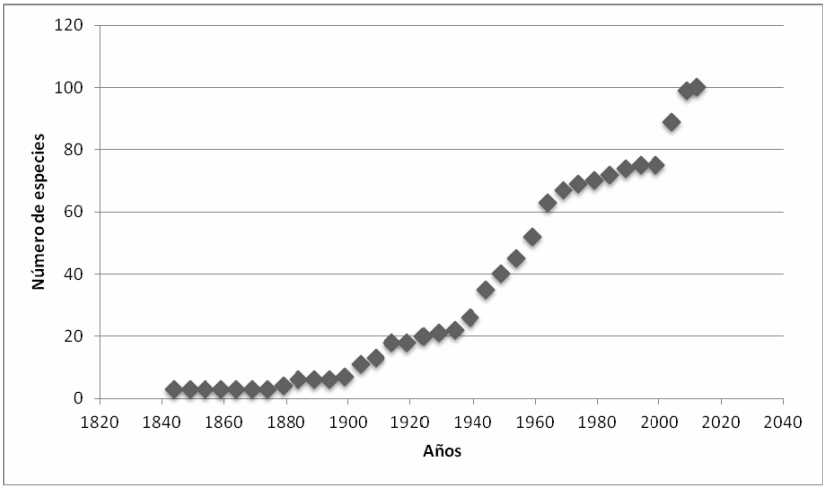


Figura 2. Curva acumulativa de especies por año de descripción para garrapatas (Ixodida) en México.

géneros y 1 208 especies, lo que representa el 4.6% de la riqueza mundial.

El conocimiento taxonómico en nuestro país se ha desarrollado con mayor intensidad en las últimas décadas, con respecto a las familias Trombiculidae (ectoparásitos de vertebrados terrestres) (e.g., Hoffmann, 1990), Pterygosomatidae (ectoparásitos de lagartijas) (e.g., Paredes-León y Pérez, 2008), Cunaxidae (depredadores) (e.g., Mejía- Recamier y Palacios-Vargas, 2007), Aturidae y Arrenuridae, estás 2 últimas con especies acuáticas (e.g., Cramer, 2000; Cramer y Cook, 1992). También se ha registrado la acarofauna de importancia agrícola (e.g., Otero, 1986; Rodríguez y Estébanes, 1998).

Sarcoptiformes. Se caracteriza por tener una amplia heterogeneidad morfológica y en sus hábitos alimenticios; incluye 2 subórdenes: Endeostigmata y Oribatida. El primero con 10 familias, 27 géneros y 108 especies (Walter y Bolton, 2011), de las cuales 6 familias, 11 géneros y 15 especies se distribuyen en México, lo que representa 40.7% y 13.9% de la riqueza mundial de géneros y especies, respectivamente.

Actualmente el taxón Oribatida incluye al grupo Astigmatina que en anteriores esquemas de clasificación conformaba un orden independiente (Astigmata); considerando la alta diversidad de ambos taxones y para fines prácticos, la riqueza de ambos grupos se presenta de forma independiente.

El suborden Oribatida (Fig. 1e), sin incluir Astigmatina, está representado por especies de vida libre que habitan principalmente en el suelo. La diversidad en México está conformada por 105 familias con 251 géneros y 435 especies. Lo anterior representa el 4.2% con respecto a la riqueza mundial que asciende a 174 familias, 259 géneros y 10 312 especies (Schatz et al., 2011). Los estados con mayor riqueza son Quintana Roo, Estado de México, Veracruz, Jalisco y Chiapas, mientras que los estados de donde no se conocen especies son: Aguascalientes, Coahuila, Tamaulipas, Sinaloa, Sonora y Zacatecas (Palacios-Vargas e Iglesias, 2004).

El taxón Astigmatina (Fig. 1f) se encuentra principalmente en hábitats terrestres, aunque cuenta con taxones exclusivamente dulceacuícolas y marinos. Hay especies saprófagas, fungívoras o granívoras. Incluye especies parásitas de aves, mamíferos, crustáceos e insectos; entre las cuales se encuentran las que ocasionan diversos tipos de sarna en el hombre y en los animales domésticos y silvestres (Hoffmann, 1999; OConnor, 1982). Pocas especies son exclusivamente de vida libre durante todo su ciclo de vida habitando una amplia diversidad de microambientes (Hughes, 1976; O'Connor, 1982). En el polvo de las casas son las principales fuentes de alérgenos que provocan asma y otras reacciones alérgicas en los humanos (Fain et al., 1991).

En México, la diversidad de Astigmatina está representada por 43 familias con 140 géneros y 351 especies. Lo anterior representa el 5.7% con respecto a la riqueza mundial que es de 77 familias, 1 128 géneros y 6 150 especies (Schatz et al., 2011). Los estados con mayor riqueza son Veracruz, Chiapas, Guerrero, Estado de México y Distrito Federal. En México su estudio ha sido enfocado a los ácaros asociados a mamíferos (e.g., Fain y Estébanes, 1996; Vargas et al., 1999), así como a las especies asociadas con aves de la familia Psittacidae (e.g., Pérez, 1995).

Consideraciones finales. Los ácaros son considerados como un grupo muy diverso y con una riqueza que supera al resto de taxones de Arachnida. Uno de los argumentos más recurrentes para explicar la gran radiación adaptiva y por ende la alta riqueza de especies del taxón Acari y de otros grupos de microartrópodos, es el tamaño pequeño (García-Barros, 2004). También se consideran otros aspectos como es la división de funciones en las fases del ciclo de vida (e.g., astigmatinos con deutoninfas foréticas, adultos de vida libre con larvas parásitas) o el grado de esclerosamiento que llegan a presentar los mesostigmados y los oribátidos (Moraza, 2004), así como la diversidad de interacciones ecológicas (foresia, comensalismo, parasitismo) que establecen con prácticamente todos los demás seres vivos.

El estudio de los ácaros a nivel mundial en los últimos 50 años ha conllevado a un incremento significativo en la descripción de nuevas especies. Sin embargo, las cerca de 55 000 especies conocidas representan una diversidad que está muy por debajo del millón de especies estimadas (Krantz, 2009c). Existe una situación equivalente para el conocimiento de ácaros en México, en donde muy pocas familias (menos del 50% de las registradas en el país) han sido estudiadas sistemáticamente. Al llevarse a cabo esfuerzos en la recolecta sistematizada para grupos particulares de ácaros, el número de especies (tanto descritas como nuevas para la ciencia), indudablemente se incrementará de manera considerable, como ha ocurrido con los ácaros de la familia Klinckowstroemiidae (Mesostigmata) asociados a escarabajos de la familia Passalidae (Villegas-Guzmán et al., 2009, 2011) o los ácaros Pterygosomatidae (Trombidiformes) ectoparásitos de lagartijas (Paredes-León y Pérez, 2008), por mencionar un par de ejemplos.

La última recopilación de la biodiversidad de todos los grupos de ácaros en México fue realizada por Hoffmann y López-Campos (2000) registrando 2 343 especies. En el presente trabajo, documentamos el registro de 2 625 especies para el territorio nacional, las cuales representan

tan sólo el 4.8% de la riqueza mundial, cifra que no se correlaciona con la característica de megadiverso que tiene México para varios grupos de organismos.

Son varios los factores a considerar, para explicar la baja riqueza de especies del taxón Acari en México respecto a otros grupos de animales. El estudio de los ácaros a diferencia de lo que ocurre con el resto de los arácnidos e incluso con varios grupos de artrópodos, presenta dificultades metodológicas tanto en su recolecta como en su procesamiento para microscopía, provocando una mayor inversión de tiempo en el trabajo faunístico taxonómico. Aunado a ésto, el número de acarólogos en nuestro país es reducido si se compara con el de entomólogos, por citar un ejemplo.

Aún así, los ácaros representan un objeto de estudio con un potencial impresionante en estudios sobre biodiversidad para México, no sólo por el hecho de que las estimaciones sobre el número de especies nuevas por describir sean atractivas, sino también por el conocimiento generado por los niveles jerárquicos en que se pueda manejar su diversidad ecológica, derivada de su asociación con microhábitats específicos dentro de hábitats generales, como es el caso del suelo (Palacios-Vargas e Iglesias, 2004), de los ambientes subterráneos (Hoffmann et al., 2004), los acuáticos (Rivas y Hoffmann, 2000) o asociados con algún grupo particular de organismos como con anfibios y reptiles (Paredes-León et al., 2008), con aves (Pérez, 1995) y con mamíferos (Vargas et al., 1995; Whitaker y Morales-Malacara, 2005).

Aunque no existan especies de ácaros mencionadas en alguna categoría de riesgo en la Nom-059 en México (Semarnat, 2010) y en el mundo (IUCN, 2012), es claro que las especies de ácaros que establecen una asociación (parasitismo o comensalismo) obligatoria y específica con su huésped se encuentran en la misma categoría de riesgo que el hospedero. Este proceso, conocido con el término de coextinción (la pérdida de una especie (afiliada) sobre la pérdida de otra (hospedero)), ha sido discutido y evaluado para algunos sistemas interespecíficos coevolutivos, como el sistema ácaros-aves (Koh et al., 2004). Por otro lado, Mironov et al. (2005) y Cuervo-Pineda y Pérez-Ortiz (2010) describen especies nuevas de ácaros plumícolas, a partir de la revisión de pieles de museo de 2 especies de pericos extintas, *Conuropsis carolinensis* y *Ara tricolor*, sugiriendo que se trata de una acarofauna también extinta. De igual forma, aquellas especies de vida libre que habitan ambientes acuáticos o subterráneos que continuamente son alterados por acciones antropogénicas están sujetas a encontrarse en alguna categoría de riesgo o ya estar extintas, e.g., Durden y Keirans (1996) enlistan a la garrapata habitante de cuevas *Nothoaspis reddelli* como candidata a estar en un estatus de especie amenazada. Esta especie de la que se tienen pocos registros, sólo ha sido referida para México (Guzmán-Cornejo et al., 2012).

El trabajo multidisciplinario que involucre acarólogos con especialistas en diversos grupos que fungen como hospederos o incluso aquellos dedicados a la conservación y manejo de ecosistemas, permitirá en el futuro incrementar el conocimiento de este importante grupo de artrópodos. También serán trascendentales las políticas institucionales sobre el adecuado manejo de las colecciones científicas, que aunque las que se refieren a ácaros son pocas en nuestro país, existe una cantidad considerable de material aún sin procesar y del cual seguramente surgirán nuevos taxones para la ciencia.

Agradecimientos

A la Soc. Georgina Ortega Leite por su apoyo en la búsqueda bibliográfica. Al Dr. Gonzalo Giribet por la fotografía de Opilioacarida. A la M. en C. Berenit Mendoza-Garfías por el apoyo en la obtención de la fotografía en el microscopio electrónico de barrido.

Literatura citada

Bassols-Batalla, I., M. T. Quintero, J. A. Moreno-Moreno y T. Vessi-Lobato. 1991. Ácaros del género *Hirstionyssus* Fonseca, en México, con descripción de una nueva especie (Mesostigmata, Laelapidae). Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 34:145-157.

Bassols, I. 1981. Catálogo de los ácaros Mesostigmata de los mamíferos de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 24:9-49.

Bassols de Barrera, I. 1979. Mesostigmatid ectoparasites of mammals in Mexico. *In* Recent advances in Acarology, Vol. II, J. G. Rodriguez (ed.). Academic Press, Nueva York. p. 475-480.

Beaulieu, F., A. P. G. Dowling, H. Klompen, G. J. De Moraes y D. E. Walter. 2011. Superorder Parasitiformes Reuter, 1909. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang, (ed.). Zootaxa (Special issue) 3148:123-128.

Cramer, C. 2000. New species of the water mite genus *Kongsbergia* (Acari: Hydrachnida: Aturidae) from Mexico. International Journal of Acarology 26:271-278.

Cramer, C. y D. R. Cook. 1992. New species of *Arrenurus* (Acari, Arrenuridae) from Mexican lakes. Acarologia 23:349-366.

Cuervo-Pineda, N. y T. M. Pérez-Ortiz. 2010. Nueva especie del género *Distigmesikya* Atyeo, Gaud & Pérez, 1984 (Acari: Pterolichidae), del Guacamayo Cubano, *Ara tricolor* (Aves, Psittacidae). Poeyana 499:13-18.

Durden, L. A. y J. E. Keirans. 1996. Host-parasite coextinction and the plight of tick conservation. American Entomologist 42:87-91.

Evans, G. O. 1992. Principles of Acarology. CAB International,

Wallingford. 563 p.

Fain, A. y M. L. Estébanes. 1996. New fur mites of the family Listrophoridae (Acari: Astigmata) from Mexico. International Journal of Acarology 22:181-186.

Fain, A., B. Guerin y B. J. Hart. 1991. Mites and Allergic Disease. Allerbio, Varennes en Argonne, France. 190 p.

García-Barros, E. 2004. Implicaciones ecológicas y evolutivas del tamaño de los artrópodos. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. E. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, O. Yañez Ordoñez e I. Vargas (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. p. 203-228.

Guglielmone, A. A., A. Estrada-Peña, J. E. Keirans y R. G. Robbins. 2003. Ticks (Acari: Ixodidae) of the Neotropical Zoogeographic Region. Special Publication, International Consortium on Ticks and Tick-borne Diseases, Atalanta, Houten, The Netherlands. 173 p.

Guglielmone, A. A., R. G. Robbins, D. A. Apanaskevich, T. N. Petney, A. Estrada-Peña, I. G. Horak, R. Shao y S. C. Barker. 2010. The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida) of the world: a list of valid species names. Zootaxa 2528:1-28.

Guzmán-Cornejo, C. y R. G. Robbins. 2010. The genus *Ixodes* (Acari: Ixodidae) in Mexico: adult identification keys, diagnoses, hosts, and distribution. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:289-298.

Guzmán-Cornejo, C., R. G. Robbins, A. A. Guglielmone, G. Montiel-Parra y T. M. Pérez. 2011. The *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) of Mexico: identification keys, distribution and hosts. Zootaxa 2998:16-38.

Guzmán-Cornejo, C., R. Paredes-León, M. B. Labruna, S. Nava y J. M. Venzal. 2012. Molecular identification and description of the female of *Nothoaspis reddelli* (Ixodida: Argasidae) from a cave in southeastern Mexico. Journal of Parasitology 98:918-923.

Guzmán-Cornejo, C., R. G. Robbins y T. M. Pérez. 2007. The *Ixodes* (Acari: Ixodidae) of Mexico: parasite-host and host-parasite checklists. Zootaxa 1553:47-58.

Hoffmann, A. 1990. Los trombicúlidos de México (Acarida: Trombiculidae). Publicaciones Especiales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 2:1-275.

Hoffmann, A. 1999. Animales desconocidos. Relatos acarológicos. Fondo de Cultura Económica, 2ª edición, México, D. F. 127 p.

Hoffmann, A. y G. López-Campos. 2000. Biodiversidad de los ácaros en México. Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. 230 p.

Hoffmann, A., M. G. López-Campos e I. M. Vázquez-Rojas. 2004. Los artrópodos de las cavernas de México. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. E. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, O. Yañez Ordoñez e I. Vargas (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. p. 229-326.

Hoffmann, A. y M. Vázquez. 1986. Los primitivos ácaros opilioacaridos en México. Folia Entomológica Mexicana 67:53-60.

Hughes, A. M. 1976. The mites of stored food and houses. Second edition. Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Technical Bulletin No. 9., Her Majesty's Stationery Office, London. 400 p.

IUCN (International Union for Conservation of Nature). 2012. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2012.2. http://www.iucnredlist.org; última consulta: 01.XII.2012.

Koh, L. P., R. R. Dunn, N. S. Sodhi, R. K. Colwell, H. C. Proctor y V. S. Smith. 2004. Species coextinctions and the biodiversity crisis. Science 305:1632-1634.

Krantz, G. W. 2009a. Form and function. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 5-53.

Krantz, G. W. 2009b. Habits and habitats. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 64-82.

Krantz, G. W. 2009c. Introduction. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 1-2.

Lindquist, E. E., G. W. Krantz y D. E. Walter. 2009a. Classification. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 97-103.

Lindquist, E. E., G. W. Krantz y D. E. Walter. 2009b. Order Mesostigmata. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 124-232.

Mejía-Recamier, B. E. y J. G. Palacios-Vargas. 2007. Three new species of *Neoscirula* (Prostigmata: Cunaxidae) from a tropical dry forest in Jalisco, Mexico. Zootaxa 1545:17-31.

Mironov, S. V., J. Dabert y R. Ehrnsberger. 2005. Six new feather mite species (Acari: Astigmata) from the Carolina parakeet *Conuropsis carolinensis* (Psittaciformes: Psittacidae), an extinct parrot of North America. Journal of Natural History 39:2257-2278.

Morales-Malacara, J. B. y G. López-Ortega. 2001. A new species of the genus *Periglischus* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) on *Choeronycteris mexicana* (Chiroptera: Phyllostomidae) in central Mexico. Journal of Medical Entomology 38:153-160.

Morales-Malacara, J. B. y R. López. 1998. New species of the genus *Spinturnix* (Acari: Mesostigmata: Spinturnicidae) on *Corynorhinus mexicanus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in central Mexico. Journal of Medical Entomology 35:543-550.

Moraza, M. L. 2004. Los ácaros: Origen, evolución y filogenia. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. E. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, O. Yañez Ordoñez e I. Vargas (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. p. 75-91.

Nava, S., A. A. Guglielmone y A. J. Mangold. 2009. An overview

of systematics and evolution of ticks. Frontiers in Bioscience 14:2857-2877.

Nava, S., J. M. Venzal, F. A. Terassini, A. J. Mandgold, L. M. A. Camargo y M. Labruna. 2010. Description of a new argasid tick (Acari: Ixodida) from bat caves in Brazilian Amazon. Journal of Parasitology 96:1089-1101.

Norton, R. A. 1998. Morphological evidence for the evolutionary origin of Astigmata (Acari: Acariformes). Experimental and Applied Acarology 22:559-594.

O'Connor, B. M. 1982. Acari: Astigmata. *In* Synopsis and classification of living organisms, S. Parker (ed.). McGraw-Hill, New York. p. 146-169.

Otero, C. G. 1986. Ácaros colectados sobre plantas cultivadas en el estado de Tabasco, México y su importancia. Folia Entomológica Mexicana 69:127-147.

Palacios-Vargas, J. G. y R. Iglesias. 2004. Oribatei (Acari). *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, vol. IV, J. E. Llorente Bousquets, J. J. Morrone, O. Yañez Ordoñez e I. Vargas (eds.). Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. p. 431-468.

Paredes-León, R., L. García-Prieto, C. Guzmán-Cornejo, V. León Règagnon y T. M. Pérez. 2008. Metazoan parasites of Mexican amphibians and reptiles. Zootaxa 1904:1-166.

Paredes-León, R. y T. M. Pérez. 2008. Pterygosomatid mites from Mexico. *In* Integrative Acarology, M. Bertrand, S. Kreiter, K. D. McCoy, A. Migeon, M. Navajas, M. S. Tixier y L. Vial (eds.). European Association of Acarologists, Montpellier. p. 229-236.

Pérez, T. M. 1995. Seven species of *Fainalges* Gaud and Berla (Analgoidea, Xolalgidae) from *Aratinga holochlora* (Sclater) (Aves, Psittacidae). Zoologica Scripta 24:203-223.

Quintero, M. T., I. Bassols y A. Acevedo. 1980. Hallazgo y descripción de *Raillietia caprae* sp. nov. (Acari: Mesostigmata: Raillietidae) en caprinos de Sinaloa, México. Veterinaria Mexicana 2:17-20.

Quintero, M. T., I. Bassols y J. A. Damaza. 1992. Descripción de una especie nueva de *Raillietia*; *Raillietia acevedoi* sp. nov. (Acari, Mesostigmata, Raillietidae de *Capra ibex ibex*. Veterinaria Mexicana 23:235-238.

Rivas, G. y A. Hoffmann. 2000. Los ácaros acuáticos de México. Estado actual de su conocimiento. Mexicoa 2:33-39.

Rivas, G. y A. Hoffmann. 2007. Phylum Arthropoda. *In* Niveles de organización en animales, M. A. Fernández-Álamo y G. Rivas (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. p. 233-253.

Rodríguez, N. S. y M. L. Estébanez. 1998. Acarofauna asociada a vegetales de importancia agrícola y económica en México. Serie Académicos CBS No. 27, Universidad Autónoma Metropolitana. 103 p.

Schatz, H., V. M. Behan-Pelletier, B. M. O'Connor y R. A. Norton. 2011. Suborder Oribatida van der Hammen, 1968. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa (Special issue) 3148:141-148.

Semarnat. 2010. Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010, Protección ambiental– especies nativas de México de flora y fauna silvestres – categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio – Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Stoll, M. D. 1886-1893. Arachnida-Acaridea. Biologia Centrali-Americana. Taylor and Francis, London. 55 p.

Vargas, M., I. Bassols, C. Desch, M. T. Quintero y O. J. Polaco. 1995. Description of two new species of the genus *Demodex* Owen, 1843 (Acari: Demodicidae) associated with Mexican bats. International Journal of Acarology 21:75-82.

Vargas, M., T. M. Pérez y O. J. Polaco. 1999. The genus *Geomylichus* Fain (Acari: Listrophoridae) from Mexico, with descriptions of four new species. International Journal of Acarology 25:3-12.

Vázquez, M. M. y H. Klompen. 2002. The family Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) in North and Central America, with description of four new species. Acarologia 42:299-322.

Vázquez, M. M. y H. Klompen. 2009. New species of New World Opilioacaridae (Acari: Parasitiformes) with the description of a new genus from the Caribbean region. Zootaxa 2061:23-44.

Vázquez, M., G. Montiel, H. Montaño y H. Klomplen. 2008. Mexico, a center of diversity for Opilioacarida (Acari: Parasitiformes). Memorias del 15th International Colloquium on Soil Zoology. Curitiba, Brasil (CD).

Villegas-Guzmán, G. A., T. M. Pérez y P. Reyes-Castillo. 2009. New species of the genus *Klinckowstroemia* Baker & Wharton from Mexico (Acari: Mesostigmata: Trigynaspida: Klickowstroemiidae). Zootaxa 2248:1-46.

Villegas-Guzmán, G. A., P. Reyes-Castillo y T. M. Pérez. 2011. New species of *Klinckowstroemia* Baker & Wharton, 1952 (Acari: Klickowstroemiidae), asssociated with passalid beetles from Mexico and Panama. Zootaxa 2747:19-36.

Walter, D. E. 1988. Predation and mycophagy by endeostigmatid mites (Acariformes: Prostigmata). Experimental and Applied Acarology 4:159-166.

Walter, D. E. y S. Bolton. 2011. Suborder Endeostigmata Reuter, 1909. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa (Special issue) 3148:139-140.

Walter, D. F. y M. S. Harvey. 2009. Order Opilioacarida. *In* A manual of Acarology, G. W. Krantz y D. E. Walter (eds.). Texas Tech University Press, Lubbock, Texas. p. 104-105.

Walter, D. E. y H. C. Proctor. 1999. Mites. Ecology, evolution and behaviour. CABI Publishing, Wallingford, Oxon. 322 p.

Whitaker, J. O. Jr. y J. B. Morales-Malacara. 2005. Ectoparasites and other associates (Ectodytes) of mammals of Mexico. *In* Contribuciones mastozoológicas en homenaje a Bernardo Villa, V. Sánchez-Cordero y R. A. Medellín (eds.). Instituto de Biología e Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México y Conabio, México, D. F. p. 535-666.

Zhang, Z. Q. 2011. Phylum Arthropoda von Siebold, 1848. *In*

Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa (Special issue) 3148:99-103.

Zhang, Z. Q., Q. H. Fan, V. Pesic, H. Smit, A. V. Bochkov, A. A. Khaustov, A. Baker, A. Wohltmann, T. Wen, J. W. Amrine, P. Beron, J. Lin, G. Gabrys y R. Husband. 2011. Order Trombidiformes Reuter, 1909. *In* Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness, Z. Q. Zhang (ed.). Zootaxa (Special issue) 3148:129-138.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S408-S418, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31914

Biodiversidad de Arthropoda (Chelicerata: Arachnida ex Acari) en México

Biodiversity of Arthropoda (Chelicerata: Arachnida ex Acari) in Mexico

Oscar F. Francke✉

Colección Nacional de Arácnidos, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apartado Postal 70-153, México 04510, D. F., México.
✉ *offb@ib.unam.mx*

Resumen. Se exploran brevemente la morfología, talla, ciclo de vida, clasificación y diversidad de la clase Arachnida (excl. Acari) y de los 10 órdenes presentes en México. México se considera megadiverso en el nivel de clase puesto que es uno de 6 países en el mundo donde todos los órdenes de arácnidos se encuentran representados. Actualmente para México se han reportado 3 127 especies, que es tan sólo el 6.2% de la diversidad mundial de 50 607 especies. Si se considera que México debe tener el 10% de la diversidad mundial esperada de arácnidos, se esperaría encontrar 12 129 especies; es decir que hasta ahora conocemos el 25.8% de la diversidad esperada/predicha para el país.

Palabras clave: México, biodiversidad de arácnidos, porcentaje mundial, diversidad esperada.

Abstract. The morphology, size, life cycle, classification and diversity of the Class Arachnida (excl. Acari) and the 10 orders present in Mexico are briefly reviewed. Mexico is considered megadiverse at the class level because it is one of 6 countries where all the orders have been reported. From Mexico 3 127 species have been reported, which represents 6.2% of the global diversity presently known of 50 607 species. Assuming that Mexico has 10% of the expected global diversity we would anticipate finding 12 129 species; thus, we only know 25.8% of the expected/predicted diversity in Mexico.

Key words: Mexico, biodiversity of arachnids, global percentage, expected diversity.

Introducción

La clase Arachnida pertenece al phylum Arthropoda que son organismos protostomados, esquizocelomados, triploblásticos, segmentados metaméricamente, con simetría bilateral y con apéndices uniramios multisegmentados. Un par de apéndices tiene como función primaria la alimentación y de acuerdo con el origen y forma de tales apéndices, el phylum es dividido en 2: el subphylum Mandibulata, para aquellos que poseen mandíbulas (insectos, crustáceos y miriápodos) y el subphylum Chelicerata, aquellos que poseen quelíceros para alimentarse (arácnidos, picnogónidos y cacerolitas de mar o xifosúros), y los extintos euriptéridos.

Morfología. El cuerpo está dividido en 2 regiones o tagmatas: el prosoma (anterior) y el opistosoma (posterior), unidos por una estructura llamada pedicelo, que puede ser una marcada constricción en algunos órdenes de arácnidos (unión caulogaster, ej. arañas y amblipígidos), o una unión amplia de ambos tagmas (unión hologaster, ej. escorpiones y opiliones). El prosoma tiene 6 pares de apéndices: quelíceros (2-3 segmentos), pedipalpos (máximo 6 segmentos) y 4 pares de patas ambulatorias (7 segmentos que pueden estar subdivididos o fusionados dependiendo del orden). La parte dorsal del prosoma está generalmente cubierto por un escudo o caparazón, que carece de antenas y donde se encuentran los ocelos, que pueden ser desde cero en el caso de especies troglobias o que habitan en cuevas, 2, 4, 6 y hasta 8 ocelos, siempre en números pares. El opistosoma puede estar o no segmentado y generalmente carece de apéndices segmentados (o están muy modificados); además, en esta región se encuentran las estructuras reproductivas y respiratorias.

Tallas. La longitud total (prosoma+opistosoma) varía de 0.1 mm hasta 20 cm en las especies actuales; aunque existe un escorpión fósil, *Brontoscorpius anglicus* Kjellesvig-Waering 1972, con una longitud estimada de más de 90 cm.

Hábitats. Los arácnidos han explotado gran diversidad de nichos ecológicos, siendo de vida libre o parásitos; depredadores, herbívoros (fitófagos), omnívoros e incluso necrófagos; de hábitos diurnos y nocturnos; terrestres (epigeos y hipogeos) y acuáticos; siendo además habitantes comunes dentro de cuevas y grutas (trogloxenos, troglófilos y troglobios).

Recibido: 16 mayo 2012; aceptado: 26 noviembre 2012

Ciclo de vida. Los estadios más comunes entre los arácnidos (ex Acari) son: huevo, larva, varios estadios ninfales y adulto. Dichos ciclos pueden ser completados desde unas cuantas semanas hasta tener una duración de varios años. La vida del estadio adulto también varía de semanas hasta muchos años. Existen especies ovíparas, ovovivíparas y vivíparas; también existe la partenogénesis (facultativa y obligatoria) en algunas especies de diferentes órdenes de arácnidos.

Clasificación. La clase Arachnida esta dividida en 11 órdenes, que en orden alfabético son: Acari (ácaros y garrapatas), Amblypygi (arañas látigo, arañas corazón, tendarapos o canclos), Araneae (arañas y tarántulas), Opiliones (patones, papaítos piernas largas o segadores), Palpigradi (palpígrados), Pseudoscorpionida (falsos escorpiones o escorpiones de los libros), Ricinulei (ricinúlidos o garrapatas encapuchadas), Schizomida (esquizómidos, mini-vinagrillos o escorpión látigo de cola corta), Scorpiones (escorpiones o alacranes), Solifugae (matavenados, arañas sol o arañas camello, madres de alacrán) y Thelyphonida (uropígidos, vinagrillos, madres de escorpión, vinagreras o escorpiones látigo) (Brusca y Brusca, 2005; Savory, 1964; Wheeler y Hayashi, 1998; Harvey, 2002; Beccaloni, 2009; Francke, 2011).

A continuación se presenta una breve caracterización de cada uno de los órdenes.

Amblypygi. Cuerpo aplanado. Caparazón entero, con 8 ojos: 1 par medio y 3 pares laterales. Quelíceros con 2 segmentos, uncados (terminando en una uña o colmillo). Pedipalpos muy desarrollados, raptoriales, prensores, armados con numerosas espinas fuertes para sujetar a sus presas. Primer par de patas muy largos y delgados, con funciones sensoriales. Prosoma y opistosoma unidos por un pedicelo delgado. Opistosoma con 12 segmentos y sin telson. El cuerpo varía de 5 a 45 mm; el primer par de patas extendidas abarcan hasta 40 cm.

Terrestres, de vida libre, depredadores de otros artrópodos; usualmente de hábitos nocturnos; frecuentemente hallados en cuevas y algunas especies presentan modificaciones troglomórficas. En general tienden a ser raros en colecciones y sus densidades generalmente son bajas, ocasionalmente en ciertas cuevas hay poblaciones grandes.

En su ciclo de vida la transferencia espermática es indirecta, mediante un espermatóforo que el macho deposita en el sustrato, usualmente en el suelo o en la corteza de los árboles, seguido de una danza nupcial cuyo objetivo es posicionar la apertura genital de la hembra directamente sobre el espermatóforo. La hembra deposita los huevos en un ovisaco mucoso pegado a su vientre y cuando las larvas nacen se suben al dorso de la madre hasta la primera muda. El número de estadios ninfales varía y la madurez sexual se alcanza en unos 2 años. Los amblipígidos, y algunas tarántulas, son los únicos arácnidos que continúan mudando y por ende creciendo en tamaño después de alcanzar la madurez sexual. En el mundo se conocen 5 familias, con una distribución pantropical.

Araneae. Caparazón entero, de 0 a 8 pares de ojos cuya distribución es muy útil en la taxonomía del grupo. Quelíceros bisegmentados; uncados, el colmillo con un conducto para la inyección del veneno utilizado para inmovilizar a sus presas, excepto en la familia Uloboridae. Los pedipalpos de los machos adultos están modificados para realizar la transferencia espermática al epiginio de la hembra y ambos pedipalpos y epiginio son utilizados en la taxonomía del grupo. El opistosoma carece de segmentación aparente y está unido al prosoma por un pedicelo angosto. Ventralmente, en el opistosoma se encuentran las hileras, donde secretan la seda producida por glándulas especiales que caracterizan al grupo y que son utilizadas para diferentes fines: reproducción, refugio, caza, protección para depredación. La longitud corporal varía desde 0.4 mm hasta 15 cm.

Terrestres, de vida libre, depredadoras, de hábitos diurnos y nocturnos. Muchas tejen telas especializadas para capturar diversos tipos de insectos voladores, otras son errantes, o pueden ser sedentarias y ocupar la misma galería o refugio de por vida.

La transferencia espermática es indirecta: el macho "carga" los pedipalpos de esperma directamente de la apertura genital o utilizando una tela de seda construida específicamente para esa función, deposita la esperma sobre dicha tela y la succiona con las estructuras modificadas en el ápice de los pedipalpos. El cortejo puede ser muy elaborado y concluye con la inserción del ápice de los pedipalpos en el epiginio de la hembra. La cópula puede durar de unos cuantos segundos hasta 2 o 3 horas dependiendo de la especie. Son ovíparos y la hembra deposita los huevos en un ovisaco hecho de seda y en muchas especies hay cuidado maternal. En algunas familias (ej. Araneidae, Theridiidae), existe un marcado dimorfismo sexual, generalmente los machos son más chicos que las hembras y requieren de menos mudas para alcanzar la madurez sexual. Las especies de menor talla requieren de menos mudas para madurar y tienden a ser univoltinas, mientras que las de talla grande requieren más mudas y por ende tienden a madurar después de varios años.

La riqueza mundial es de 42 751 especies distribuidas en 3 859 géneros y 110 familias. Existen 2 subórdenes: Mygalomorphae (tarántulas) y Araneomorphae (arañas), separables principalmente por la orientación de las uñas de los quelíceros (paraxiales o diaxiales).

Opiliones. Caparazón entero con un par de ojos medios. Quelíceros de 3 segmentos, quelados. El prosoma y

opistosoma están ampliamente unidos, sin pedicelo; opistosoma con un máximo de 9 segmentos. Las patas en algunas especies son sumamente largas y de ahí se originan los nombres comunes. Muchas especies exhiben autotomía. Transferencia espermática directa: los machos tienen un pene extruible, muy útil en la taxonomía del orden; las hembras poseen un ovopositor. Poseen glándulas repugnatorias que producen sustancias odoríferas desagradables como medio defensivo. La longitud del cuerpo varía de 1 a 22 mm.

Los opiliones se encuentran en todo tipo de hábitat, desde la tundra hasta selvas tropicales y subtropicales; el principal factor limitante en su distribución es la humedad, que preferentemente debe ser mayor al 50%. Muchas especies se encuentran entre la hojarasca o debajo de troncos en descomposición donde la humedad relativa es alta y además por sus hábitos omnívoros encuentran mayor cantidad de alimento. Existen bastantes especies troglófilas y troglobias asociadas a cuevas en diversos continentes.

Los opiliones son ovíparos y el desarrollo embrionario lleva 1-2 meses. Hay especies con cuidado maternal, con cuidado paternal y otras sin él. El desarrollo postembrionario varía de unos cuantos meses en especies univoltinas en climas templados y fríos, hasta 3 años en especies tropicales. El número de estadios ninfales varía entre 4 y 8.

Hay aproximadamente 6 411 especies, lo que hace que los opiliones sea el tercer orden más diverso de arácnidos, después de Acari y Araneae. Hay 45 familias agrupadas en 4 subórdenes: Eupnoi (6 familias y 1 800 especies), Dyspnoi (7 familias y 375 especies), Laniatores (26 familias y 4 085 especies) y Cyphophthalmi (6 familias y 143 especies).

Palpigradi. Caparazón divido en 3 segmentos, sin ojos. Unión del prosoma con el opistosoma algo reducida sin llegar a ser un pedicelo. El opistosoma está compuesto por 11 segmentos, los 3 finales son angostos y terminan en un flagelo largo y segmentado. Quelíceros con 3 segmentos, quelados. Pedipalpo con 6 segmentos, similar a las patas; primer par de patas alargado y con función sensorial táctil. Ambos sexos tienen placas genitales complejas, compuestas de 3 láminas. Carentes de pigmentación, en vida son blancos translúcidos. Diminutos, de 1 a 3 mm de longitud total.

Hipogeos, viven en la tierra, entre las partículas de suelo, o troglobios, en cuevas; requieren de humedad relativa alta y en el caso de las especies hipogeas se supone que buscan refugio en lo más profundo del perfil del suelo durante las épocas secas del año realizando una migración vertical. Se encuentran presentes en todos los continentes. Hay especies que se especula que fueron transportadas por el hombre a varios continentes, pero los hábitos hipogeos de estos arácnidos hace ésto sumamente improbable y es más factible que se trate de identificaciones incorrectas. Recientemente en México se han recolectado numerosos ejemplares en varias localidades y aparentemente su "rareza" deriva de la combinación de su pequeño tamaño, su relativa rapidez para escapar lo cual dificulta la captura y sus hábitos hipogeos, por lo que se requiere de una técnica y mayor esfuerzo enfocados para ubicarlos y atraparlos. Últimamente se han recolectado en zonas áridas y calurosas como son Baja California Sur y la depresión del Balsas en Guerrero, siempre en épocas de lluvias y debajo de piedras en lugares húmedos como los oasis y cañadas.

Aparentemente los machos producen un espermatóforo y la transferencia espermática es indirecta. Las hembras ponen de 1 a 4 huevos y el ciclo de vida consta de 3 ó 4 estadios dependiendo de la familia: Eukoeneniidae con 3 estadios y Prokoeneniidae con 4. Sólo se conocen las hembras de varias especies (algunas con más de 100 ejemplares) por lo que se supone que son partenogenéticas obligatorias; de otras especies la proporción macho:hembra es de 1:50 por lo que se sospecha que tienen partenogénesis facultativa; de otras especies la proporción sexual es 1:1 por lo que se consideran totalmente bisexuales. A nivel mundial se reconocen las 2 familias mencionadas, con un total de 6 géneros y 83 especies.

Pseudoscorpionida. Caparazón completo, con no más de 2 pares de ocelos laterales y sin ojos medios. Prosoma y opistosoma ampliamente unidos. Quelíceros trisegmentados, quelados; con una glándula de seda asociada al segmento distal. Pedipalpos quelados, grandes, similares a los de un escorpión, de ahí el nombre común de estos pequeños arácnidos que carecen de "cola". La quela del pedipalpo contiene una glándula de veneno que puede terminar en un orificio en la parte distal del dedo fijo, del dedo móvil o de ambos dedos. Opistosoma con 11-12 segmentos, sin un telson o "cola" y sin aguijón. Longitud total del cuerpo de 0.7 a 12 mm.

Terrestres, de vida libre, depredadores de artrópodos pequeños como ácaros y colémbolos. Tienen una distribución tropical a templada en todos los continentes. Utilizan la seda producida por las glándulas quelicerales para construir pequeñas cámaras para hibernación y protección durante las mudas y para ovoposición (como nidos). Se encuentran entre la hojarasca, debajo de piedras y troncos caídos, bajo la corteza de los árboles, en nidos de aves y roedores. Utilizan a otros animales, tanto vertebrados como invertebrados, para movilizarse de un lugar a otro (= dispersión) en una relación simbiótica conocida como foresia.

La transferencia espermática es indirecta mediante un espermatóforo producido por el macho: en algunas

especies el espermatóforo es muy simple y los machos simplemente los depositan en aquellos lugares frecuentados por las hembras; en otras especies el espermatóforo es más complejo y la transferencia se realiza durante una danza nupcial. Las hembras depositan de 3 a 40 huevecillos, los cuales ellas acarrean en un receptáculo o "marsupio" ventral. Tienen varios estadios postembrionarios: las pre-larvas y larvas que reciben cuidado maternal; las protoninfas que se dispersan algunos días después de haber mudado y llevan una vida libre como las deutoninfas y tritoninfas. La madurez sexual se alcanza en varios meses dependiendo de la frecuencia de las mudas, que a su vez están ligadas a la cantidad de alimentación disponible.

El orden esta compuesto por 3 380 especies descritas, clasificadas en 439 géneros repartidos en 25 familias.

Ricinulei. Caparazón entero, sin ojos pero con manchas oculares, con un "cucullus" o capuchón anterior que cubre los quelíceros. Quelíceros bisegmentados y quelados. Prosoma unido al opistosoma por un pedicelo angosto; opistosoma de 9 segmentos, el primero muy reducido y los últimos 3 formando un pigidio estrecho. Pedipalpos quelados, más cortos que las patas. En machos adultos el tercer par de patas está modificado para realizar la transferencia espermática mediante un espermatóforo pequeño. Tamaño total de 4 a 10 mm.

Son depredadores criptozoicos, aunque se ha observado que pueden ser carroñeros, prefieren lugares húmedos y obscuros bajo piedras grandes y troncos en descomposición. Algunas especies son abundantes en cuevas, y unas cuantas exhiben troglomorfismos marcados. Ocurren en zonas tropicales de América y África.

Las hembras depositan de 1-2 huevos y los acarrean con sus quelíceros y pedipalpos hasta la eclosión de la larva, que es hexápoda. Siguen 3 estadios ninfales, que se pueden reconocer por el número de segmentos en los tarsos y el estadio adulto. Se requieren 1-2 años para completar el ciclo de vida. Las 60 especies vivas se clasifican en una sola familia (Ricinoididae) con 3 géneros. Se consideran animales raros y poco diversos.

Schizomida. El prosoma está dividido dorsalmente en 3 placas: pro-, meso- y metapeltidio; generalmente el propeltidio sin ojos medios o laterales, pero puede presentar un par de manchas más claras de función desconocida. El prosoma y opistosoma están unidos por un pedicelo estrecho. El opistosoma está segmentado y dividido, con un pequeño telson terminal (= pigidio) que en machos adultos está modificado para su participación en el cortejo nupcial. Quelíceros bisegmentados, quelados. Pedipalpos raptoriales, engrosados y fuertes para capturar sus presas. Las primeras patas están alargadas y son sensoriales. Tienen glándulas repugnatorias que producen ácido acético como defensa. Adultos de 3 a 10 mm de longitud.

Son básicamente habitantes de zonas tropicales y subtropicales, con pocas especies en climas templados. Prefieren la obscuridad y se encuentran frecuentemente bajo rocas, troncos caídos, entre la hojarasca y en cuevas.

La transferencia espermática es indirecta por medio de un espermatóforo que el macho deposita en el substrato durante la marcha nupcial; la hembra se sujeta del pigidio del macho con sus quelíceros y pedipalpos para ser guiada sobre el espermatóforo hasta que éste penetra la apertura genital. Son ovíparos y las hembras ponen de 6 a 30 huevecillos que se adhieren a la parte ventral del opistosoma. Las larvas, embriológicamente poco desarrolladas nacen después de 30 a 40 días y son transportadas en el dorso de la madre. Tienen 5 mudas antes de alcanzar el estadio adulto a la edad de 2-3 años. Algunas especies exhiben partenogénesis obligatoria y otras especies partenogénesis facultativa.

Actualmente existen 2 familias: Protoschizomidae, con 2 géneros y 12 especies; y Hubbardidae con 36 géneros y 225 especies.

Scorpiones. Prosoma con un caparazón completo, con un par de ojos medios y de 2 a 5 pares de ocelos laterales. El prosoma y opistosoma están ampliamente unidos; el opistosoma está diferenciado en 2 secciones: el mesosoma de 7 segmentos y el metasoma o cola de 5 segmentos más un telson post-anal donde se encuentran las 2 glándulas de veneno y el aguijón. Ventralmente, en la parte anterior del mesosoma se encuentran los peines, estructuras sensoriales pareadas. Los quelíceros tienen 3 segmentos y son quelados; sirven para desgarrar el alimento. Los pedipalpos tienen 6 segmentos; los últimos 2 son quelados y forman las pinzas o quelas que sirven para capturar a las presas. Los adultos de las especies actuales varían de 1 a 20 cm de longitud; pero se conoce una quela fósil de 9 cm de longitud por lo cual se ha extrapolado que el adulto media más de 90 cm.

Los alacranes o escorpiones son un grupo muy diverso y tienen una distribución mundial, desde los trópicos hasta las zonas templadas y frías. Habitan en grietas, bajo troncos y rocas, en galerías que ellos mismos cavan, bajo la corteza de los árboles, etc. Se encuentran en todo tipo de hábitats terrestres, desde los bosques hasta los desiertos y desde el nivel del mar hasta casi 5 000 m de altitud. Se conocen varias especies troglobias, principalmente en México.

La transferencia espermática es indirecta mediante un espermatóforo esclerosado fijado al substrato durante la danza nupcial. En algunas especies parte del espermatóforo se desprende y funciona como un tapón post-copulatorio que previene una segunda cópula y la consecuente competencia espermática. Todas las especies son vivíparas y las hembras paren de 4 a 95 crías

después de una gestación variable. En algunas especies las hembras pueden producir varias camadas a partir de una cópula, ya sea mediante implantación demorada o almacenamiento de espermatozoides. Se conocen varias especies partenogenéticas. Las preninfas nacen antes de completar el desarrollo embrionario y se suben al dorso de la madre; ahí duran de 7 a 21 días, completan el desarrollo, efectúan la primera muda y varios días después se dispersan. Requieren de 4 a 8 mudas adicionales y varios años para alcanzar la madurez sexual.

Actualmente se conocen unos 170 géneros, agrupados de 15 a 20 familias dependiendo de la "autoridad" que se consulte; hay unas 2 000 especies descritas en el mundo.

Solifugae. El prosoma está cubierto dorsalmente por 3 placas primarias (pro-, meso y metapeltidio) y hacia los lados por otros 3 pares de placas más pequeñas. Propeltidio con un par de ojos medios anteriores. Prosoma y opistosoma ampliamente unidos, el opistosoma con 11 segmentos, sin telson o flagelo. Quelíceros bisegmentados, quelados, muy robustos. Pedipalpos de 6 segmentos, similares a las patas, pero con función quimiorreceptora. Primer par de patas endeble, con función sensorial. Los trocánteres del cuarto par de patas con órganos raqueta o malleoli, con función quimiorreceptora. Carecen de glándulas de veneno a pesar de que en ciertas regiones se les considera peligrosos. Adultos de 8 a 80 mm de longitud.

Prefieren zonas secas en climas tropicales a templados, y pueden ser comúnmente recolectados en zonas desérticas. Son de hábitos nocturnos (Solifugae significa que evitan o se fugan del sol), depredadores voraces que se alimentan principalmente de otros artrópodos y de pequeños vertebrados. Notoriamente ausentes en Australia y Madagascar.

La transferencia espermática es indirecta; después de un breve cortejo donde el macho utiliza sus quelíceros para masajear la región genital de la hembra para calmarla, el macho entonces toma el espermatóforo (blando) con sus quelíceros y lo introduce directamente en la apertura genital. Son ovíparas y las hembras generalmente cavan una galería donde depositan de 20 a 200 huevecillos en el suelo. En algunas especies las hembras abandonan el nido maternal mientras que otras se quedan a proteger a las crías. Las larvas al eclosionar aun no están totalmente desarrolladas, son inmóviles y no se alimentan. La primera muda ocurre después de una semana y la primera ninfa es activa pero tampoco se alimenta. La segunda ninfa ya está totalmente desarrollada y abandona el nido para llevar una vida independiente. Requieren de 8-10 mudas para alcanzar la madurez sexual. Se cree que la mayoría de las especies son univoltinas y que el ciclo de vida se completa en un año. A nivel mundial se conocen 1 115 especies agrupadas en 141 géneros y 12 familias.

Thelyphonida. Prosoma cubierto por un caparazón completo, con un par de ojos medios y de 3 a 5 pares de ocelos laterales. Prosoma unido al opistosoma por un pedicelo angosto. Opistosoma con 12 segmentos, los últimos 3 muy reducidos en tamaño; con un flagelo o látigo terminal muy flexible. Quelíceros bisegmentados, uncados. Pedipalpos raptoriales prensiles, robustos, semiquelados, con función prensil depredatoria. Primer par de patas anteniformes, con funciones sensoriales. Poseen glándulas en el opistosoma que producen ácidos (principalmente fórmico y acético) usados para repeler atacantes, de ahí el nombre común de "vinagrillos". Adultos de 2.5 a10 cm de longitud.

Se les encuentra principalmente en regiones tropicales y húmedas de América y del sureste de Asia; ausentes en África y Australia. Principalmente de hábitos nocturnos, durante el día se encuentran en refugios bajo piedras y troncos en el suelo.

Transferencia espermática indirecta, por medio de un espermatóforo que el macho adhiere al substrato y luego utiliza sus pedipalpos para abrazar a la hembra e introducirlo en la apertura genital. Son ovíparas y la hembra transporta los huevecillos en un ovisaco membranoso adherido a su vientre. La camada consta de 7 a 35 huevecillos y cuando las larvas nacen se suben al dorso de la madre. Se requieren al menos 4 mudas para alcanzar la madurez sexual y en las especies de talla grande lleva de 3 a 4 años. A nivel mundial se conocen 108 especies, en 18 géneros pertenecientes a una sola familia.

Diversidad

Amblypygi. En México se encuentra una familia (20% de la diversidad mundial); 3 géneros de 17 conocidos (17.6%) y 27 de 142 especies (19.0%). Ocho especies han sido reportadas también de países vecinos y 19 (70.4%) son endémicas de México. Se considera que quedan pocas especies nuevas por descubrir y describir (Cuadro 3), aunque la curva de acumulación de especies en el país (Fig. 1) no se acerca a la asíntota. Los amblipígidos han sido reportados en 26 estados de las 32 entidades federativas del país (Cuadro 4) (Harvey, 2002, 2003; Ballesteros, 2006, 2010; Beccaloni, 2009; Francke, 2011).

Araneae. En el país hay 66 familias (59.1%), 534 géneros (13.8%) y 2 295 especies (5.36%) representadas (Cuadro 1); 218 de esas especies son cosmopolitas (9.50%) y el resto son de Norte América y un alto porcentaje son endémicas del país. Sólo el 3.7% de la araneofauna nacional ha sido descrita por autores mexicanos (Cuadro 2), y aún falta muchísimo trabajo taxonómico. Estimamos que se conoce el 22.9% de la riqueza nacional (Cuadro 3) y la curva de acumulación de especies en el país (Fig.

Cuadro 1. Órdenes de la clase Arácnida (excl. Acari) en orden alfabético, nombre común, riqueza actual en México, riqueza mundial conocida y el porcentaje de la riqueza mundial presente en México

		RIQUEZA		
Orden	*Nombre común*	*México*	*Mundial*	*Porcentaje*
Amblypygi	Tendarapos	27	142	19
Araneae	Arañas	2 295	37 596	6.1
Opiliones	Patones	238	6 000	3.9
Palpigradi	ninguno	18	82	21.9
Pseudoscorpionida	Falsos escorpiones	159	3 385	4.7
Ricinulei	ninguno	14	60	23.3
Schizomida	Mini-vinagrillos	35	237	14.7
Scorpiones	Alacranes o escorpiones	258	1 913	13.5
Solifugae	solpugidos o matavenados	79	1 087	7.3
Thelyphonida	vinagrillos	4	105	3.8
Total		3 127	50 607	6.2

2) muestra una tendencia uniforme de crecimiento. Las arañas están presentes en las 32 entidades federativas (Cuadro 4) (Platnick, 2012; Bristowe, 1939; Comstock, 1940; Gertsch, 1979; Kaston, 1972; Jiménez, 1996; Ubick et al., 2005; Beccaloni, 2009; Hoffmann, 1976; Francke, 2011).

Dos especies de tarántulas del género *Brachypelma* (*B. emilia* y *B. smithi*) están protegidas por la Nom-059-Semarnat-2010 y se consideran "amenazadas" ya que son codiciadas como mascotas en todo el mundo.

Opiliones. En México están representados los 4 subórdenes: Eupnoi con 4 familias (66.6% de la riqueza mundial) y unas 136 especies (7.59%); Dyspnoi con 1 familia (14.3%) y 8 especies (2.13%); Laniatores con 6 familias (23.07%) y unas 138 especies (3.38%); y Cyphophthalmi con 1 familia (16.6%) y una especie (0.70%). Sólo el 1.7% de la opiliofauna nacional ha sido descrita por autores mexicanos (Cuadro 2). Actualmente México tiene sólo el 3.9% de la riqueza mundial (Cuadro 1) y se estima que se conoce sólo el 23.8% de la riqueza potencial del país (Cuadro 3). La

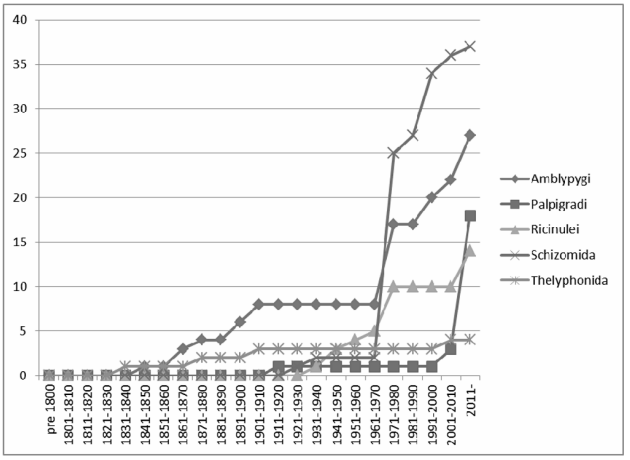


Figura 1. Curvas de acumulación de especies descritas para México de los siguientes 5 órdenes de Arachnida: Amblypygi (◊), Palpigradi (■), Ricinulei (▲), Schizomida (X) y Thelyphonida (*).

Cuadro 2. Número de especies de arácnidos de cada orden de Arachnida (excl. Acari) de México descritas por autores mexicanos

	Especies		
Orden	*En México*	*Por mexicanos*	*Porcentaje*
Amblypygi	27	6	22.2
Araneae	2 295	86	3.7
Opiliones	238	4	1.7
Palpigradi	18	17	94.4
Pseudoscorpionida	159	2	1.3
Ricinulei	14	8	57.1
Schizomida	35	2	5.7
Scorpiones	258	73	28.3
Solifugae	79	2	2.5
Thelyphonida	4	1	25
Total	3 127	201	6.4

Cuadro 3. Riqueza estimada a nivel mundial (Coddington et al., 2004), riqueza estimada para México contemplando el 10% de la riqueza mundial, la diferencia y el porcentaje estimado de la riqueza conocida de cada orden de Arachnida

Orden	*Mundial*	*10%*	*México*	*Diferencia*	*% conocido*
Amblypygi	280	28	27	1	96.4
Araneae	100 000	10 000	2 295	7 705	22.9
Opiliones	10 000	1 000	238	762	23.8
Palpigradi	100	10	18	–8	180
Pseudoscorpionida	5 000	500	159	341	31.8
Ricinulei	85	9	14	–5	155.5
Schizomida	500	50	35	15	70
Scorpiones	4 000	400	258	142	64.5
Solifugae	1 115	112	79	33	71
Thelyphonida	200	20	4	16	20
TOTAL	121 280	12 129	3 127	9 002	25.8

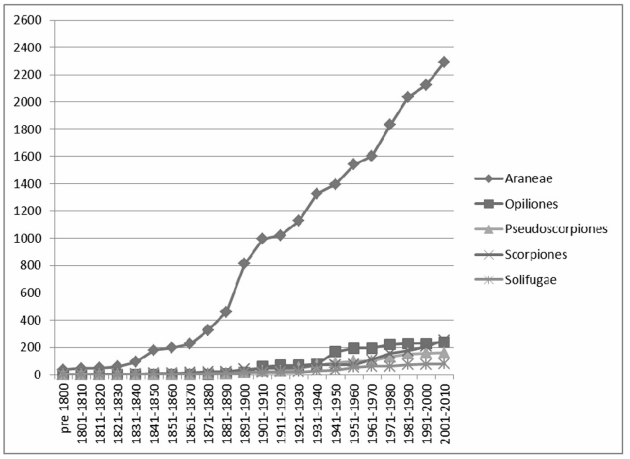


Figura 2. Curvas de acumulación de especies descritas para México de los siguientes 5 órdenes de Arachnida: Araneae (◊), Opiliones (■), Pseudoscorpiones (▲), Scorpiones(X) y Solifugae (*).

curva de acumulación de especies en el país (Fig. 2) indica una pauta en el incremento de la diversidad nacional, esto se debe principalmente a la falta de taxónomos de este orden en México. Los opiliones has sido registrados de las 32 entidades federativas (Cuadro 4) (Roewer, 1923; Kuri y Cokendolpher, 2000; Pinto-da-Rocha et al., 2007; Beccaloni, 2009; Francke, 2011).

Palpigradi. Hasta hace pocos años se conocía en México una sola especie, supuestamente ampliamente distribuida. En estudios recientes, se ha revelado una riqueza mucho mayor, con al menos 5 géneros (2 de ellos nuevos) y 20 especies (17 nuevas) en México, siendo el país con mayor riqueza de palpígrados en el mundo. La riqueza mundial está muy subestimada, por lo que las cifras actuales sugieren que ya se "agotó" la riqueza de especies en México. Sin embargo, se continúa con las recolectas en diversas localidades del país para incrementar su riqueza. La curva de acumulación de especies en México (Fig. 1) indica crecimiento continuo acelerado. Todas las especies, y morfoespecies, hasta ahora estudiadas, son micro endémicas y exclusivas de México. Se han encontrado en los 19 estados donde se han buscado (Cuadro 4) por lo que es muy probable que también se encuentren en aquellas entidades que no han sido muestreadas. El 94% de las especies conocidas en el país han sido descritas por autores mexicanos (Cuadro 2) (Coddington et al., 2004; Harvey, 2002, 2003; Montaño-Moreno, 2006, 2009; Mayoral y Barranco, 2002; Francke, 2011).

Pseudoscorpionida. En México se distribuyen 18 familias (72% de la riqueza mundial), con 62 géneros (14.1%) y 159 especies (4.7%). Este grupo ha sido poco estudiado por aracnólogos mexicanos y tan sólo el 1.3% de las especies en el país han sido descritas por autores mexicanos (Cuadro 2). Se estima que se conoce poco menos de la tercera parte de la diversidad real que hay en el país (Cuadro 3). La curva de acumulación de especies (Fig. 2) parece acercarse a la asíntota, pero esa pauta en el crecimiento se debe a la falta de taxónomos mexicanos que trabajen con este grupo. Por sus hábitos foréticos muchas especies están ampliamente distribuidas y compartidas entre México y los EUA. Se han reportado de 26 entidades federativas (Cuadro 4) (Weygoldt, 1969; Harvey, 2002, 2003; Ceballos, 2004; Beccaloni, 2009; Francke, 2011).

Ricinulei. En México tenemos un sólo género (*Pseudocellus* Platnick), con 14 especies descritas (23.3% de la diversidad

Cuadro 4. Entidades federativas donde ha sido reportado cada uno de los órdenes de Arachnida en México

	Amblypygi	*Araneae*	*Opiliones*	*Palpigradi*	*Pseudoscorpionida*	*Ricinulei*	*Schizomida*	*Scorpiones*	*Solifugae*	*Thelyphonida*
Aguascalientes		●	●					●		
Baja California	●	●	●	●	●			●	●	
Baja California Sur	●	●	●	●	●			●	●	
Campeche	●	●	●	●	●		●	●		
Coahuila		●	●		●	●		●	●	
Colima	●	●	●	●	●		●	●		
Chiapas	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Chihuahua		●	●		●			●	●	●
Durango	●	●	●		●	●		●	●	●
Guanajuato	●	●	●					●	●	●
Guerrero	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Hidalgo	●	●	●	●	●		●	●	●	●
Jalisco	●	●	●	●	●		●	●	●	●
México	●	●	●	●	●			●	●	●
Michoacán	●	●	●	●	●			●	●	●
Morelos	●	●	●	●	●			●	●	●
Nayarit	●	●	●		●			●	●	●
Nuevo León	●	●	●	●	●		●	●	●	●
Oaxaca	●	●	●	●	●		●	●	●	●
Puebla		●	●	●	●	●	●	●	●	●
Querétaro		●	●	●	●			●		●
Quintana Roo	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
San Luis Potosí	●	●	●		●	●	●	●	●	
Sinaloa	●	●	●		●			●	●	●
Sonora	●	●	●		●			●	●	●
Tabasco	●	●	●	●	●	●	●	●	●	
Tamaulipas	●	●	●		●	●	●	●	●	●
Tlaxcala		●	●					●		
Veracruz	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Yucatán	●	●	●	●	●	●	●	●		
Zacatecas	●	●	●		●			●		●
Distrito Federal	●	●	●	●	●			●	●	
Total (32)	26	32	32	19	26	11	15	32	25	19

mundial) y varias especies nuevas pendientes por describir, lo cual hace que el país sea el de mayor diversidad en estos arácnidos a nivel mundial. La diversidad mundial de estos arácnidos ha sido subestimada por Coddington et al. (2004) por lo cual las proyecciones (Cuadro 3) sugieren una sobreabundancia en el país. La curva de acumulación de especies en México (Fig. 1) muestra crecimiento escalonado con una pauta de 3 décadas a finales del siglo pasado, pero la tendencia general es de crecimiento continuo. Ocho de las 14 especies (57.1%) han sido descritas por autores o co-autores mexicanos (Cuadro 2). Se han reportado en sólo 11 de las 36 entidades federativas del país (Cuadro 4) (Harvey, 2002, 2003; Beccaloni, 2009; Francke, 2011; Valdez-Mondragón y Francke, 2011).

Schizomida. La familia Protoschizomidae es endémica de México y todas las especies han sido reportadas exclusivamente de cuevas. La familia Hubardiidae esta representada en México por 4 géneros (3 de ellos endémicos) y 23 especies, muchas de las cuales también habitan en cuevas. Tan sólo 2 de las 35 especies mexicanas han sido descritas por autores nacionales (Cuadro 2), y la riqueza en México representa el 14.7% de la diversidad mundial. Recientemente este orden ha recibido más atención por aracnólogos mexicanos y se estima que se conoce el 70% de la riqueza real (Cuadro 3). La curva de acumulación de especies (Fig. 1) muestra una pauta larga a mediados del siglo pasado, seguida de un crecimiento acelerado el la década de los 80 y posteriormente crecimiento continuo. Los esquizómidos han sido reportados de 15 de las 36 entidades federativas (Cuadro 4) (Harvey, 2002, 2003; Beccaloni, 2009; Montaño-Moreno y Francke, 2006; Francke, 2011; Monjaraz-Ruedas, 2012).

Scorpiones. En México hay 258 especies (13.5% de la diversidad mundial), agrupadas en 26 géneros (15.3% de la diversidad mundial) de 6 familias. La gran mayoría de las especies son endémicas y aproximadamente 73 (28.3%) de las especies han sido descritas por autores mexicanos (Cuadro 2). Se estima que se conoce el 64.5% de la riqueza nacional y se estima que hay unas 142 especies por descubrir y describir (Cuadro 3). La curva de acumulación de especies en el país (Fig. 2) corrobora que la diversidad conocida continua creciendo. Los alacranes están presentes en todas las entidades federativas de la República Mexicana (Cuadro 4) (Polis, 1990; Fet et al., 2000; Brownell y Polis, 2001; Beccaloni, 2009; Francke, 2008, 2011).

Solifugae. En México se conocen 79 especies (7.3% del total mundial), en 12 géneros (8.5%) y 2 familias (16.6%). Tan sólo 2 especies (2.5%) han sido descritas por autores nacionales (Cuadro 2) y se estima que actualmente se conoce aproximadamente el 71% de la riqueza real del país (Cuadro 3); la curva de acumulación de especies no muestra señal de agotamiento. Aproximadamente la mitad de las especies descritas se conocen sólo de México y el resto están compartidas con EUA. Los solífugos han sido reportados de 25 entidades federativas (Cuadro 4) (Harvey, 2002, 2003; Ballesteros, 2006; Ballesteros y Francke, 2008; Beccaloni, 2009; Francke, 2011).

Thelyphonida. En México se conocen 4 taxones específicos (uno con 3 subespecies) (3.8% de la diversidad mundial) pertenecientes a 2 géneros (11.1% del mundial). Uno de los 4 taxones (el 25%) conocidos en México es descrito por autores nacionales. Se estima que se conoce el 20% de la diversidad esperada para México (Cuadro 3) y la curva de acumulación de especies en el país (Fig. 2) es poco informativa en este respecto. Se tiene conocimiento de 2 especies nuevas pero por falta de material adecuado no han sido descritas porque provienen de localidades de difícil acceso. Los vinagrillos han sido reportados de 19 de las 32 entidades federativas (Cuadro 4) (Harvey, 2002, 2003; Ballesteros, 2006; Ballesteros y Francke, 2006; Francke, 2011).

Diversidad de arácnidos en México. México es uno de los 6 países en el mundo (además de Brasil, Colombia, Cuba, Guyana y EUA) donde se han reportado los 11 órdenes de arácnidos. Excluyendo a los Acari de México se han reportado 3 127 especies, que es tan solo el 6.2% de la diversidad mundial de un total de 50 607 especies (Cuadro 1). Si consideramos que México debiera tener el 10% de la diversidad mundial de arácnidos, entonces se esperaría encontrar 12 129 especies; es decir que tan sólo conocemos un 25.8% de la diversidad esperada en el país. El número de especies descritas por autores mexicanos es de sólo 201, es decir el 6.42% de las especies conocidas en el país. Afortunadamente, hay una nueva generación de jóvenes aracnólogos mexicanos que contribuirá de manera importante al estudio y conocimiento de la diversidad de estos fascinantes animales en el país.

Agradecimientos

Al Instituto de Biología por el apoyo logístico en el trabajo de campo de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN), UNAM. Al Instituto Bioclon y Laboratorio Silanes por el apoyo económico brindado en años recientes para actividades de campo y el estudio de la aracnofauna de México. A los organizadores del 3er Congreso Latinoamericano de Aracnología particularmente a Eduardo Flórez y Ricardo Botero-Trujillo por la invitación a dar una Conferencia Magistral (Francke 2011) de donde se derivó mucha de la información presentada en este trabajo. Al Dr. Fernando Álvarez por la invitación a participar en este suplemento sobre la Biodiversidad de México. A mis alumnos y colaboradores en la Colecciones Nacionales de

Ácaros y de Arácnidos por su ayuda en la recopilación de la información aquí presentada. A Carlos E. Santibáñez-López por la ayuda en la elaboración de las gráficas y Alejandro Valdez-Mondragón por la revisión y comentarios sugeridos para este trabajo. A dos revisores anónimos por sus valiosas sugerencias y recomendaciones.

Literatura citada

Ballesteros, J. A. 2006. Catálogo de Amblipígidos, Uropígidos y Solífugos (Arachnida) de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN). Tesis, Instituto Politécnico Nacional. México, D. F. 100 p.

Ballesteros, J. A. 2010. Sistemática filogenética del género *Paraphrynus* Moreno (Arachnida: Amblypygi: Phrynidae). Tesis maestría, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 160 p.

Ballesteros, J. A. y O. F. Francke. 2006. *Mastogoproctus lacandonesis*, especie nueva de vinagrillo (Thelyphonida: Arachnida) de la selva lacandona, Chiapas, México. Entomología Mexicana 5:156-161.

Ballesteros, J. A. y O. F. Francke. 2008. A new species of sun-spider from sand dunes in Coahuila, Mexico (Arachnida: Solifugae: Eremobatidae). Zootaxa 1665:61-68.

Beccaloni, J. 2009. Arachnids. CSIRO Publishing. Londres. 320 p.

Bristowe, W. S. 1939. The Comity of Spiders. Printed for the Ray Society, Londres, 560 p.

Brownell, P. y G. Polis. 2001. Scorpion Biology and Research. Oxford University Press, Nueva York. 431 p.

Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 2005. Invertebrados. 2ª edición. McGraw-Hill/Interamericana de España, S. A. U., Madrid. 1005 p.

Ceballos, A. 2004. Pseudoscorpionida. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento, Vol. IV, J. E. Llorente, J. J. Morrone, O. Yáñez e I. Vargas (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. p. 417-429.

Coddington, J. A., G. Giribet, M. S. Harvey, L. Prendini y D. E. Walter. 2004. Arachnida. *In* Assembling the tree of life, J. Cracraft y M. J. Donoghue (eds.). New York, Oxford University Press. 592 p.

Comstock, J. H. 1940. The Spider Book. Cornell University Press, Ithaca, Nueva York. 729 p.

Fet, V., W. D. Sissom, G. Lowe y M. E. Braunwalder. 2000. Catalog of the Scorpions of the World (1758-1998). The New York Entomological Society, Nueva York. 690 p.

Francke, O. F. 2008. A critical review of published reports on parthenogenesis in scorpions (Arachnida). Revista Ibérica de Aracnología 16:93-104.

Francke, O. F. 2011. La aracnología en México: pasado, presente, futuro. *In* Memorias y resúmenes, III Congreso Latinoamericano de Aracnología, E. Flórez y C. Perafán (eds.). Sistecrom Limitada, Colombia. p. 43-50.

Gertsch, W. J. 1979. American Spiders. 2a. edición. Van Nostrands Reinhold Co., Nueva York. 274 p.

Harvey, M. S. 2002. The neglected cousins: what do we know about the smaller arachnid orders? Journal of Arachnology 30:357-372.

Harvey, M. S. 2003. Catalogue of the smaller Arachnid orders of the world. CSIRO Publishing, Melbourne, Australia. 385 p.

Hoffmann, A. 1976. Relación bibliográfica preliminar de las arañas de México (Arachnida: Araneae). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 117 p.

Jiménez, M. L. 1996. Araneae. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. III, J. Llorente, A. N. García Aldrete y E. González-Soriano (eds.). Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. p. 83-101.

Kaston, B. J. 1972. How to know the spiders. 3a edición. The Pictured Key Nature Series. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa. 272 p.

Kuri, A. B. y J. C. Cokendolpher. 2000. Opiliones. *In* Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. II., J. Llorente, E. González Soriano y N. Papavero (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. p. 137-158.

Mayoral, J. G. y P. Barranco. 2002. Palpígrados: grandes desconocidos. Revista Ibérica de Aracnología. 5:103-110.

Monjaraz-Ruedas, R. 2012. Catálogo de esquizómidos (Arachnida: Schizomida) de la Colección Nacional de Arácnidos (CNAN), UNAM; con la descripción de una especie nueva de *Stenochrus* Chamberlin, 1922 (Schizomida: Hubbardiidae) de México. Tesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 119 p.

Montaño-Moreno, H. 2006. Contribución al estudio de la taxonomía y distribución de los palpígrados (Arachnida: Palpigradi) en México. Tesis, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 111 p.

Montaño-Moreno, H. 2009. Revisión taxonómica de los palpígrados (Arachnida: Palpigradi) de México. Tesis. Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 178 p.

Montaño-Moreno, H. y O. F. Francke. 2006. Descripción de una nueva especie de palpígrado (Arachnida: Palpigradi) del género *Eukoenenia*, colectado en la selva Lacandona en México. Entomología Mexicana 5:162-166.

Pinto-da-Rocha, R., G. Machado y G. Giribet (eds.). 2007. Harvestmen: the biology of Opiliones. Harvard University Press. Cambridge, Mass. y Londres. 597 p.

Platnick, N. I. 2012. The world spider catalog, version 12.0. American Museum of Natural History, online at http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog. DOI: 10.5531/db.iz.0001.

Polis, G. 1990. (ed.) The Biology of Scorpions. Stanford University Press. Stanford, California. 587 p.

Roewer, C. F. 1923. Die Weberknechte der Erde. Verlag von Gustav Fischer. Jena. 1116 p.

Savory, T. 1964. Arachnida. Academic Press, Nueva York y Londres. 261 p.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Ubick, D., P. Paquin, P. E. Cushing y V. Roth (eds.). 2005. Spiders of North America: an identification manual. American Arachnological Society. 377 p.

Valdez-Mondragón, A. y O. F. Francke. 2011. Four new species of the genus *Pseudocellus* (Arachnida: Ricinulei: Ricinoididae) from Mexico. Journal of Arachnology 39:365-377.

Weygoldt, P. 1969. The biology of pseudoscorpions. Harvard University Press, Cambridge, Mass. 145 p.

Wheeler, W. C. y C. Y. Hayashi. 1998. The phylogeny of the extant chelicerate orders. Cladistics 14:173-192.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S419-S430, 2014
DOI: 10.7550/rmb.33003

Biodiversidad de moluscos marinos en México

Biodiversity of marine mollusks in Mexico

Zoila Graciela Castillo-Rodríguez✉

Departamento de Ecología y Biodiversidad acuática, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México D. F., México.
✉ *zgcr@cmarl.unam.mx*

Resumen. La diversidad del phyllum Mollusca distribuida en la extensa costa de México, ha sido difícil de precisar, pero debido a que la riqueza de especies es la principal variable descriptiva de la biodiversidad de un país, el presente trabajo tiene como objetivo primario estimar el número de especies clasificadas en las costas mexicanas. Se hizo una revisión de fuentes de información nacional e internacional, concibiendo su referencia a nivel global y en algunos países del Caribe. La diversidad de moluscos marinos en México se estimó en 4 643 especies, de las cuales 2 576 corresponden a la costa del Pacífico y 2 067 a la del golfo de México y Caribe mexicanos. Se brindan datos sobre la descripción morfológica, nutrición y hábitat, así como componentes endémicos. Se muestra la historiografía de 250 años de las descripciones de especies nuevas de la costa mexicana, las cuales reflejan una gran aportación de especialistas extranjeros. Aún falta mucho por explorar en mares profundos, así como en surgencias hidrotermales, islas, lagunas costeras y arrecifes coralinos.

Palabras clave: diversidad, fauna, taxonomía, Pacífico, golfo de México, Caribe.

Abstract. Assessing the patterns of diversity of the phylum Mollusca along the extensive Mexico's littoral zones represent a challenging task. However, one can argue that the biodiversity of a country can properly be expressed using descriptive variables such as species richness. With this in mind, the present study attempts to estimate the total number of species composing the marine Mexican mollusk fauna. For this purpose, an extensive literature search was conducted, consulting both national and international sources. This effort revealed the existence of a total of 4 643 marine mollusk species distributed as follows: 2 576 in the Pacific and 2 067 in the Gulf of Mexico and the Caribbean. It is herein included a brief morphological description, nutritional and habitat characteristics, as well as endemic components. The historical records of new species of marine mollusk described in Mexico, mostly made by foreign scientist, dating back 250 years were reviewed. Undoubtedly, the marine mollusk fauna diversity of Mexico would be significantly enriched with the explorations of the deep sea, hidrothermal vents, islands, and with the increasing sampling effort in coastal lagoons and coral reef habitats.

Key words: diversity, fauna, taxonomy, Pacific, Gulf of Mexico, Caribbean.

Introducción

La biodiversidad de nuestro planeta ha dejado huella a través de los fósiles desde el pre-Cámbrico y son los moluscos los que con esa larga historia existencial, a pesar de impresionantes extinciones masivas, se convierten actualmente en un recurso ventajoso para la comprensión de los esquemas de diversidad, así como de los mecanismos que ha aprovechado en el juego de la supervivencia. En el periodo Cámbrico (~520-505 millones de años) muchos de los grupos modernos de moluscos se encuentran en formas primitivas como fósiles. La dureza de su concha ha permitido condiciones idóneas de fosilización, lo que les convierte en una herramienta básica en la investigación de las ciencias de la tierra, particularmente en la bioestratigrafía.

Por otro lado, la exitosa radiación evolutiva ha permitido situarlos en casi todos los ambientes del planeta y, a su vez estar incorporados en tramas tróficas, ejerciendo un papel fundamental en los flujos de energía entre las comunidades planctónicas, bentónicas, neríticas y pelágicas marinas. Del mismo modo, se reconocen testimonios arqueológicos confirmando que el hombre ha usado a los moluscos desde los albores de su existencia, como moneda, material industrial y de construcción, ritos religiosos, ornato y alimentación. En las últimas décadas se ha puesto de relieve su valor en los diseños de biónica y muy particularmente, en la asociación con enfermedades sanitarias por bivalvos, así como por su potencial a través de especies venenosas como los gasterópodos

Recibido: 03 septiembre 2012; aceptado: 15 septiembre 2013

túrridos (Santibañez et al., 2013), las del género *Conus* y opistobranquios, debido al descubrimiento de fármacos que constituyen un recurso vasto y esencialmente sin explotar sobre nuevas moléculas farmacológicamente activas (Terlau y Olivera, 2004; Escoubas y King, 2009).

El phylum Mollusca representa a una gran diversidad de especies en el reino animal; Zhi-Qiang (2011) estima 117 358 especies descritas en una clasificación evolutiva-descriptiva. Estos invertebrados poseen mayor número de especies que los vertebrados (64 832), en los que están incluidos los peces (31 000) y secunda a los artrópodos (1 242 042) (Zhi-Qiang, 2011).

El estudio de los moluscos marinos es atractivo para paleontólogos, zoólogos, biólogos y arqueólogos marinos, coleccionistas y genetistas entre otras especialidades, debido a la vasta complejidad de tipos de características que contribuyen al éxito en su colonización en bosques de manglar, lagunas costeras y zonas arrecifales, estableciendo nichos ecológicos, desde la zona intermareal hasta taludes y profundidades oceánicas, incluyendo las ventilas hidrotermales y trincheras de más de 5 000 m de profundidad.

Formalizar un inventario de la diversidad biológica de un phylum tan diverso en los ecosistemas marinos como es el de los moluscos, en la extensa zona costera de México, es una encomiable iniciativa, por un lado, porque la riqueza de especies es la principal variable descriptiva de la biodiversidad de un país y por otro, porque los crecientes impactos a los ambientes marinos se están acelerando y la pérdida de comunidades con ellos. Más allá de un conteo, la importancia de un estudio de biodiversidad también radica en su papel ecológico en los hábitats de ámbito nacional. Por todo lo anterior, se accedió a la idea de desarrollar el presente trabajo, precisamente porque hasta el momento existe una confusión en el recuento estimado de las especies de moluscos marinos en México, reconociendo esta necesidad a efectos de un monitoreo en la conservación de las especies.

El acopio de la información de moluscos en los escenarios costeros de la República Mexicana se llevó a cabo con el uso de literatura especializada y de grandes compiladores, para el Pacífico mexicano (Morris, 1966; Keen, 1971; Skoglund, 2001, 2001a, 2002; Hendrickx et al., 2005; Coan y Valentich-Scott, 2012) y para el golfo de México y Caribe (Morris, 1973; Abbott, 1974; Vokes y Vokes, 1983; Bolívar-de Carranza e Hidalgo-Escalante, 1990; González et al., 1991; Felder y Camp, 2009; Rosenberg, 2009; Tunnell et al., 2010). Se ajustaron los lineamientos de nomenclatura siguiendo a Bouchet y Rocroi (2010) y a Guido y Tagaro (2006). Paralelo a todo lo anterior, se compararon datos con publicaciones especializadas, algunas tesis y mediante comunicación personal de algunos responsables de colecciones malacológicas nacionales, oficiales y privadas.

Características morfológicas relevantes de moluscos marinos. Desde hace 20 años numerosas son las "aportaciones de nueva generación" sobre la morfología de los moluscos con enfoque filogenético molecular y adaptativo de especialistas como A. Wanninger, D. Lindberg, G. Vermeij, G. Giribert, G. Haszprunar, W. Ponder, W. Wheeler, R. Bieler y P. Mikkelsen.

Aún con el sorprendente grado de diversidad de formas externas que les otorga una apariencia desigual, los individuos que conforman el grupo mantienen un plan básico de estructura uniforme y funcional, que sustenta la unificación dentro del phylum Mollusca, (*μαλακός*, "blando") nombre acuñado por Linnaeus (1758) y ubicado como uno de los grupos principales del reino animal por Cuvier (1788-1800). Nielsen (2001) determinó básicamente 5 sinapomorfías que identifican básicamente al phylum: manto, pie, rádula, sistema nervioso único y branquias pectinadas.

Clases de moluscos. El phylum Mollusca se divide en 8 clases con representantes actuales y 2 extintas. Las denominadas clases menores comprenden a los Solenogastres, Caudofoveata, Monoplacophora y Scaphopoda, las 2 primeras agrupadas tradicionalmente en la clase Aplacophora. Las clases mayores comprenden a los Polyplacophora, Gastropoda, Bivalvia y Cephalopoda, mientras que las clases extintas son Rostroconchia, probable ancestro de bivalvos y Helcionelloida, similar a *Latouchella*, una especie marina extinta. Todas las clases de moluscos están representadas en el mar. Información detallada y adicional sobre datos morfológicos que a continuación se describen se pueden consultar en: Morton (1968), Wilbur y Yonge (1966), Hyman (1967), Purchon (1968), Meglistsch (1972), Yonge y Thompson (1976), Fretter y Graham (1994), Brusca y Brusca (2005), Sturm et al. (2006) y Ponder y Lindberg (2008).

Solenogastres (Neomeniomorpha). Vermiforme, cuerpo cubierto con una cutícula quitinosa y espinas de aragonita. Papilas sensoriales sobre la boca, sin branquias, cavidad paleal rudimentaria, con pliegues respiratorios, tracto digestivo simple que incluye funciones de: glándula digestiva, área de selección e intestino. Dieta preferencial de cnidarios e hidroideos. Habitan en colonias de cnidarios y en ambientes intersticiales. Talla de 1 mm a 30 cm. Aproximadamente 280 especies marinas en el mundo.

Caudofoveata (Chaetodermomorpha). Vermiforme, cuerpo cubierto con cutícula y espículas (escleritas). Con escudo oral para excavar en la arena, no presentan pie. Estrecha cavidad paleal con un par de branquias. Presentan una rádula, y el estómago está ubicado anterior a la glándula digestiva y a la gónada. Son carnívoros y omnívoros, su

alimentación preferente son los foraminíferos. Dioicos, infaunales de 3 a 20 mm. Aproximadamente 180 especies marinas en el mundo.

Monoplacophora (Tryblida). Especies atractivas por encontrarse en aguas marinas profundas asociadas con fósiles vivientes, descubriéndose el primer ejemplar vivo en 1952. Son univalvos, semejantes a las lapas, su protección es de una concha verdadera, que lleva huellas de múltiples musculaturas internas, presentan varios ctenidios y nefridios, lo que llevó a interpretar una segmentación de un molusco ancestral. Según Nielsen (2001) los "segmentos" de los moluscos no se originan en una zona de crecimiento teloblástico como ocurre en anélidos. Este grupo conserva un pie fuerte. El tracto digestivo formado por una boca con palpos, una rádula, un estómago cónico con saco del estilo sin escudo gástrico y la sección intestinal, que es sinuosa. Herbívoros y filtradores. Habitan aguas profundas y frías de hasta 7 000 m de profundidad, en sustratos arcillosos y duros. Sexos separados. Talla de 1 a 40 mm. Grupo poco estudiado. Existen 29 especies descritas de las cuales 11 se distribuyen en las Américas y 3 en México (Haszprunar, 2008).

Scaphopoda. Concha de tubo cónico curveado similar al colmillo de un elefante, con aberturas en ambos extremos. Pie excavador. Cavidad del manto reducida y sin branquias, osfradio y glándula hipobranquial. Ventilación mediante cilios. Sistema sensorial simple con receptores alrededor del manto. Tienen hasta 80 tentáculos (captáculos) para manipular a sus presas que son preferentemente foraminíferos y que son triturados por la rádula, también son omnívoros. Cavidad bucal con cilios que conducen a un esófago con glándulas esofágicas y glándulas digestivas posteriores. Tienen un ventrículo reducido sin aurículas. Cavidad pericárdica y órgano excretor asociado con la conducción de los gametos. Sexos separados, ocasionalmente hermafroditas, con larvas trocófora y veliger. Todos son marinos, con distribución mundial, infaunales desde la zona intermareal a profundidad abisal. Talla de 2 mm a 20 cm. Existen unas 730 especies en el mundo.

Polyplacophora (Loricata). Los quitones son aplanados dorso-ventralmente a manera de lapa con un pie ciliado musculoso y ancho, que se adhiere fuertemente al sustrato. Sin cabeza definida. Superficie dorsal protegida con una concha dividida en 8 placas de aragonita sujetadas por un cinturón (perinotum), que porta escamas de aragonita y espículas. Las placas de la concha poseen "aesthetes" portadores de fotoreceptores asociados a ojos. Son típicos ramoneadores a través de su rádula "steroglossa". Son herbívoros y detritívoros. Su fertilización es externa con presencia de larva trocófora. Habitan el ambiente intermareal y algunos miembros pueden soportar mayores profundidades. Talla de 3 mm a 30 cm. Existen aproximadamente 922 especies en el mundo.

Gastropoda. Es el grupo más diverso del phylum y por ello existe un gran número de variables tanto en su morfología y comportamiento, como en su distribución en casi todos los escenarios marinos. Este grupo se caracteriza por tener una concha de forma espiral levógira o dextrógira (Fig. 1), que puede ser desde plana como las lapas hasta tubulares como las turritelas, escasas son bivalvadas. El pie es fuerte, en especies pelágicas se ha modificado en parapodio. Generalmente presentan opérculo. Un carácter importante del grupo es la torsión durante el desarrollo de 180° con respecto a la cabeza y el pie, la influencia de esta torsión queda reflejada en la masa visceral. Las especies que no presentan concha la pueden llevar internamente o ser reminiscente, en este grupo se encuentran los opistobranquios (heterobranchia) (Fig. 2). Las especies muestran una cavidad paleal bien desarrollada, que alberga a branquias, osfradios y cámara hipobranquial. Tienen una cabeza definida con tentáculos y ojos. Generalmente, su boca es estrecha y conduce a un esófago con glándulas esofágicas y/o salivales, le sigue un estómago que varía en su complejidad dependiendo de sus hábitos alimenticios. La rádula tiene connotaciones específicas de acuerdo a la disposición de la hilera de dientes que la conforman (rhipidoglossa, docoglossa, taenioglossa, ptenoglossa, rachiglossa, toxoglossa). La alimentación es de amplio rango encontrándose los tipos detritívora, filtradora, herbívora, omnívora, carnívora, carroñera y parásita. El sistema sensorial llega a ser peculiar como en el caso de los rinóforos en opistobranquios que se presume estén asociados en la búsqueda de alimento o pareja; en el caso

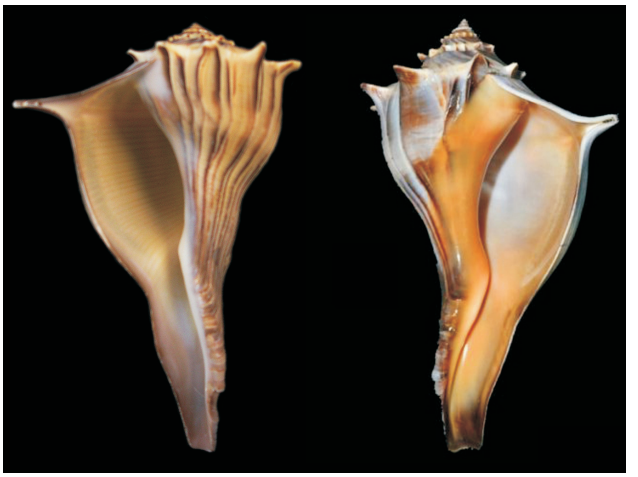


Figura 1. *Busycon contrarium* Conrad, 1840 y *Busycon carica* Gmelin, 1791.

de los cephalaspidea que carecen de ellos tienen el órgano de Hancock. En este grupo la coloración aposemática advierte a los depredadores de su defensa química (Fig. 3). El sistema de circulación es abierto, adaptado para especies sin concha como esqueleto hidrostático. Varias especies son dioicas, numerosas con fertilización interna, los pulmonados son hermafroditas simultáneos o protándricos, y tienen una gónada. Presentan larva trocófora y veliger. Su hábitat se extiende desde la zona de salpicaduras de oleaje, sobre vegetación costera, hasta profundidades abisales, también penetran en estuarios y lagunas costeras. Este grupo contiene especies sumamente valoradas en el mundo para su consumo, ocupando un lugar especial los abulones (Fig. 4). La talla va de algunos milímetros hasta los 50 cm. Existen unas 130 000 especies en el mundo (Geiger, 2006).

Figura 2. *Flabellina telja* Marcus y Marcus, 1967 y *Mexichromis antonii* Bertsch, 1976.

Figura 3. *Chromodoris marislae* Bertsch, 1973.

Figura 4. *Haliotis fulgens* Philippi, 1845.

Bivalvia. Estos ocupan el segundo lugar en diversidad del grupo. Son bilateralmente simétricos, presentan 2 valvas articuladas por una charnela dentada y un ligamento opistodético o anfidético, ambas fundamentales en la taxonomía, por las huellas de los músculos paleales y pedales impresas internamente. Con base en estos caracteres se reconoce a los: taxodonta, dysodonta, isodonta, asthenodonta, anodonta y lithodesmodonta. El umbo, extremo superior de la concha, muestra el carácter de la prodisoconcha y de acuerdo a su posición puede ser ortogiro, prosogiro y opistogiro. No poseen cabeza, rádula, glándulas salivales y esofágicas. La cavidad paleal está formada por un amplio manto con diferentes grados de fusión, asociado con la formación de sifones inhalantes y exhalantes. Esta clase posee grandes branquias cuya organización básica separa a los grupos: demibranchia, filibranchia, pseudolamellibranquia, eulamelibranquia. El pie es extensible para proyectarse fuera de la concha, ya sea reptando, excavando o desarrollando una presión hidrostática, cuando está ausente la concha es cementante/fija al sustrato como las ostras; otras especies cuentan con un biso como los mejillones, que usan para fijarse localmente a un sustrato duro, sin quebranto o deformación de la morfología de las valvas. Generalmente la ranura bucal y el esófago son cortos y conducen a un estómago complejo, asociado a una digestión intra y extracelular, con saco del estilo e intestino generalmente largos por su condición alimentaria. Son filtradores, detritívoros, carnívoros y succionadores (Anomalodesmata). El corazón consta de un pericardio y 2 aurículas, de circulación abierta porque el sistema de circulación fluye a través de un sistema de senos, la hemocianina es el pigmento respiratorio y en algunas especies contiene hemoglobina

que da el color rojizo, como es el caso de los heterodonta. Presentan celoma pericárdico, aberturas renopericárdicas y nefridioporos. El sistema sensorial se encuentra preferentemente en el borde del manto. Se les considera infaunales y por su condición de tipo bentónica habitan una gama amplia de sustratos desde la zona intermareal hasta sustratos de mar profundo. Muchos son dioicos y pocos son hermafroditas. Muestran un par de gónadas, y desarrollan larvas trocófora y veliger. Miden de escasos milímetros a 150 cm. Varias especies de este grupo tienen importancia económica por ser comestibles. Existen en el mundo más de 20 000 especies.

Cephalopoda. Comprenden a nautiloideos, sepias, calamares y octopus o pulpos. Dentro de los 2 últimos la concha es interna o reminiscente, tratando de resolver su protección y los problemas de flotación y desplazamiento a través de la presión hidrostática. La morfología de este grupo difiere considerablemente de las otras clases de moluscos básicamente por: un sistema táctil, fibras motoras gigantes que con la ayuda de un sifón son responsables de su capacidad de expulsión rápida, una glándula y reservorio de tinta para protección y escape, una capacidad visual y un sistema nervioso complejo que los conduce a tener diversos patrones de comportamiento inteligentes. El pie ha sido transformado en apéndices/tentáculos adhesivos con los que manejan a sus presas, y de acuerdo a su número son divididos en Decabrachia (10) y Octobrachia (8), en los primeros 2 brazos están modificados. Los tentáculos alrededor de la cabeza son un carácter típico de los cefalópodos, así como la presencia en los calamares de un brazo hectocotilizado encargado de conducir los espermatóforos a la hembra. El sistema circulatorio es cerrado con vasos sanguíneos periféricos. El sistema nervioso es el mejor desarrollado dentro de los invertebrados, cuenta con un cerebro y lóbulos ópticos. Tienen estatocistos responsables de su orientación. La coloración de la mayoría de los cefalópodos se debe a los cromatóforos controlados por el sistema nervioso. Varias especies son bioluminiscentes por la presencia de fotóforos y otros por la asociación con bacterias simbiontes. El tracto digestivo incluye una boca con un pico y una rádula adaptados a su comportamiento depredador, tienen mandíbulas y la cavidad estomacal e intestino son estructuras relativamente complejas. Generalmente son dioicos y la fecundación es mediante la copula, con desarrollo embrionario directo. Todos son marinos, algunos se introducen en lagunas costeras. Habitan una gran diversidad de ecosistemas en el mundo, se encuentran especies de poca profundidad hasta zonas profundas. Los calamares son un importante recurso pesquero. Existen unas 1 000 especies en el mundo.

Síntesis histórica del descubrimiento de especies. La cronología de las descripciones de las especies a lo largo de 250 años nos muestra 2 tendencias de máximos de aportaciones a la biodiversidad malacológica, aquí cabe destacar la labor en tiempos pasados de autores extranjeros. Para la costa del Pacífico mexicano las tendencias de máximas aportaciones son de 1831-1835, 1856-1860, 1906-1910, 1916-1920 y 1966-1970 (Fig. 5). Cerca del 90% de especies han sido reconocidas desde 1970. Para el golfo de México y Caribe las grandes aportaciones fueron en 1841-1850 y 1881-1890 (Fig. 6). A principios del siglo XIX, en nuestras costas ya se habían examinado el 80% de las especies ahora reconocidas. Las tendencias después de estos máximos han ido a la baja. Quizás exista un repunte con nuevas especies descritas en especies de

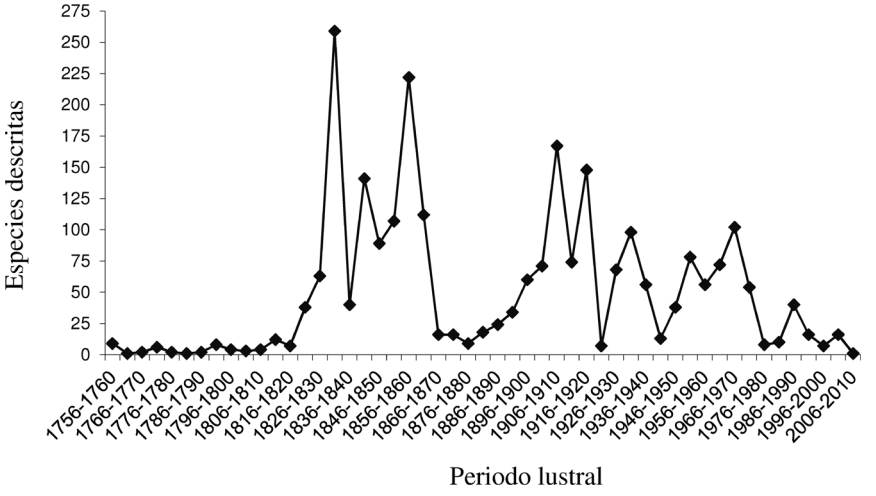


Figura 5. Curva acumulativa de las descripciones de nuevas especies para la costa del Pacífico mexicano.

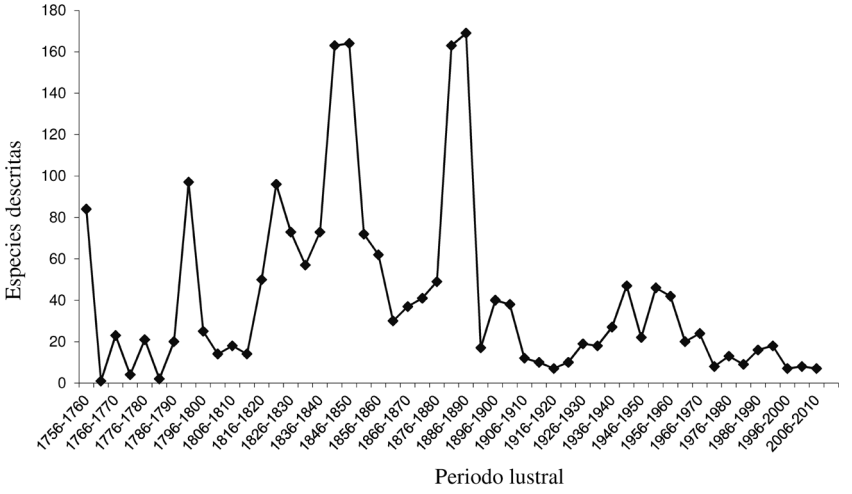


Figura 6. Curva acumulativa de las descripciones de nuevas especies para la costa mexicana del golfo de México y del Caribe.

opistobranquios, holoplanctónicas, micromoluscos y de mar profundo.

Diversidad

Se estima que el número de especies de moluscos en las costas mexicanas del Pacífico, golfo de México y Caribe es de 4 643, en gran parte para fondos someros hasta 100 m de profundidad, con menor número de datos para especies de mayor profundidad, capturadas a través de cruceros oceanográficos (escafópodos, aplacóforos y monoplacóforos).

Pacífico. La suma estimada de moluscos marinos en esta región fue de 2 576 especies (Cuadro 1). Los gasterópodos y los bivalvos, como en otras regiones del mundo, representan las cifras más numerosas, su porcentaje entre taxa se muestran en el cuadro 2. Destacan por la riqueza de sus especies las familias: Pyramidellidae, Columbellidae, Muricidae, Pseudomelatomidae, Epitoniidae, Buccinidae, Drilliidae, Terebridae, Eulimidae, Tornidae, Turridae, Olividae, Conidae, Cancellariidae, Caecidae, Turbinidae, Calyptraeidae, Mangeliidae, Dorididae, Rissoinidae, Naticidae, Fasciolariidae, Fissurellidae, Nassaridae y Trochidae. Para los bivalvos son: Veneridae, Tellinidae, Mytilidae, Arcidae, Semelidae, Pectinidae y Lucinidae.

Keen (1971) reconoció 792 bivalvos para la provincia Panámica y 4 décadas después Coan y Valentine (2012) registraron 890 especies, lo que permite vislumbrar la necesidad de explorar cuidadosamente otros sustratos y áreas. Hendrickx y Brusca (2007) señalaron para el golfo de California 2 196 especies de las cuales 1 529 son gasterópodos, 566 bivalvos, 59 poliplacóforos, 21 escafópodos, 20 cefalópodos y un monóplacóforo. Este trabajo obtuvo casi la misma proporción en bivalvos (26%), levemente menor en gasterópodos (66.4%), mayor en cefalópodos y casi el doble en poliplacóforos (5.16%).

Cuadro 1. Estimación de moluscos marinos en México y porcentaje del total mundial

Taxa	*Pacífico de México*	*Golfo de México y Caribe*	*Núm. total de especies*	*% del total mundial*
Gasterópodos	1 712	1 415	3 127	2.4
Bivalvos	670	532	1 202	6.01
Poliplacóforos	133	26	159	17.24
Cefalópodos	37	74	111	1.11
Escafópodos	20	20	40	5.48
Monoplacóforos	3	0	3	10.34
Aplacóforos	1	0	1	0.22
Total	2 576	2 067	4 643	3.03

Cuadro 2. Estimación del porcentaje de moluscos marinos en la costa mexicana del Pacífico, golfo de México y Caribe

Taxa	*Pacífico*	*Golfo de México y Caribe*
Gasterópodos	66.45	68.45
Bivalvos	26.00	25.73
Poliplacóforos	5.16	1.26
Cefalópodos	1.43	3.58
Escafópodos	0.77	0.96
Monoplacóforos	0.11	0

El análisis riguroso de la distribución geográfica, factor importante en estas estimaciones, puede reflejar tendencias de distribución latitudinal aún imprecisas a nivel global. Los porcentajes elevados para la costa de California pueden indicar que el esfuerzo de captura se ha concentrado sobre la región norte del país, a diferencia de los estados del sur, sin embargo, algunas familias declinan su riqueza hacia el sur.

Hendrickx y Brusca (2007) estiman un 21% de endemismos para moluscos en el golfo de California. De acuerdo a González (1993), existen 920 taxa endémicos para el Pacífico mexicano, revelando que la proporción de endémicos en el Pacífico y golfo de California hasta Nayarit es elevada (83.7%) mientras que de Nayarit a Chiapas es del 16.2%. De acuerdo a estos datos y los del presente trabajo, para toda la costa del Pacífico mexicano incluyendo el golfo de California, se estima un endemismo del 35.7%.

Golfo de México y Caribe. Para esta región se estimaron 2 067 especies de moluscos (Cuadro 1) y su proporción entre los taxa se muestra en el cuadro 2. Las familias de gasterópodos mejor representadas son: Pyramidellidae, Columbellidae, Fissurelidae, Tornidae, Muricidae, Marginellidae, Epitoniidae, Conidae, Buccinidae, Drilliidae, Fasciolariidae, Rissoidae, Triphoridae, Caecidae, Cavoliniidae, Naticidae, Eulimidae, Pseudomelatomidae, Ranellidae y Terebridae. Las de bivalvos: Tellinidae Veneridae Lucinidae Mytilidae Arcidae y Cardiidae.

Felder y Camp (2009) que incluyeron a Yucatán y Quintana Roo, y el presente trabajo coinciden mucho en el número de bivalvos y también en la ausencia de los monoplacoforos; sin embargo, nuestro trabajo registró menores cifras para gasterópodos (-327), poliplacóforos (-15) y escafópodos (-21) y sólo para cefalópodos se incrementó la cifra a más de 19 especies. La diferencia de 388 especies menos en el presente trabajo puede deberse a citas inaccesibles, reacomodo y/o criterios taxonómicos, de nomenclatura, y/o a la omisión de las especies, que aun cuando la distribución las supone en costas mexicanas, aquí se omitieron las no referidas en territorio nacional.

Felder y Camp (2009) registraron 259 especies endémicas para el golfo de México, considerando especies de Yucatán y Quintana Roo; cotejando con el número estimado en este trabajo, las especies endémicas ocupan el 12.5% para la región. De acuerdo con Hendrickx y Brusca (2007) y Felder y Camp (2009), ambos golfos suman un total estimado de 719 especies endémicas que corresponde en promedio al 16.8%. Considerando a toda la costa del Pacífico mexicano y el golfo de México y el Caribe, se estima en 15.5% las especies endémicas.

En relación con la importancia económica de los moluscos, la norma mexicana (2011) establece 44 especies explotadas en México. Baqueiro-Cárdenas y Aldana (2003) señalan 80 especies de bivalvos y gasterópodos, y con datos personales de la autora, se estiman casi 100 especies de moluscos en centros de venta del país para su consumo. Esto indica que la actividad económica de los moluscos en México se sostiene con el 2.1% de las especies.

Referencias de la diversidad a nivel mundial. Se considera, que los centros más importantes de concentración de riqueza y alta diversidad en las costa de México, principalmente para aguas someras son: el golfo de California y para la costa atlántica y caribeña, los estados de Campeche, Yucatán y Quintana Roo.

De acuerdo a Miloslavich et al. (2010), los moluscos en el Caribe se componen de la siguiente manera: las Antillas constituidas por Cuba, Puerto Rico, Hispaniola, Jamaica e islas Cayman con 3 843 especies y Belice al occidente del Caribe con 595 especies. Al suroeste del Caribe: Nicaragua, Panamá, Colombia y San Andrés 2 613 especies. Al sureste: Venezuela, Aruba-Bonaire-Curacao registran 1 139 y las Antillas menores 1 994. Según Prado (2007), Guatemala tiene 1 200 especies caribeñas y de acuerdo con Mijail et al. (2003), Nicaragua cuenta con poco más de 400 especies en su costa atlántica caribeña.

De acuerdo con la riqueza de especies en la región, Quintana Roo ocupa el primer lugar y le siguen Campeche, Yucatán y Veracruz con clara influencia caribeña. Los conjuntos arrecifales de la península de Yucatán registran 256 especies (González y Torruco-Gómez, 2010) y para el banco Chinchorro, Quintana Roo, se registran 82 especies, la mayoría de micromoluscos (González, 1998).

El golfo de México y Caribe de México con aproximadamente 2 067 especies de moluscos y Cuba con 1 440 especies expresan en la región caribeña una alta diversidad, destacándose el segundo por un alto endemismo. En el Atlántico, México tiene menor diversidad frente a Florida, USA, Cuba y Brasil, pero mayor frente a Belice, Nicaragua, Guatemala, Costa Rica, Panamá, Colombia y Argentina.

Perspectivas del incremento de especies nuevas y zonas de exploración. México alberga 371 islas, arrecifes y cayos Sarukhán et al., (2009), en donde se espera un gran endemismo y es en estas áreas donde se registran lagunas de información en la zona profunda del mar territorial. Se espera que sean descritas a1 menos 1 500 especies más. En el caso del territorio marino del Pacífico, en una provincia geográfica tan definida como la Panámica, es necesario expandir la búsqueda de aquellas regiones, ámbitos y sustratos poco estudiados y con mayor diversidad y riqueza de especies, que acogen micromoluscos, fauna críptica y parásita asociada (familias Pyramidellidae y Eulimidae de gran complejidad taxonómica).

Es importante que los estudios futuros contemplen reconocer especies descritas hace más de un siglo y dar seguimiento a su identificación actual, corregir identificaciones y nomenclatura, así como realizar trabajo taxonómico a nivel alfa Bertsch (1993).

Salcedo-Vargas (2002) y Reyes-Gómez (2004) han aportado información sustancial sobre los poliplacóforos (quitones). Holguin-Quiñones (1994), Mille et al. (1994), Sánchez (2000), Flores-Campaña et al. (2007), González (2007) y Holguín-Quiñones et al. (2008) han estudiado áreas insulares; Zamorano (2006), Zamorano et al. (2006, 2007, 2010) y Zamorano y Hendrickx (2009, 2011) han acumulado información sobre aguas profundas; Schwabe (2008) y Haszprunar (2008) estudiaron monoplacóforos en zonas batiales y hadales, encontrando a 280 y 769 m de profundidad respectivamente, especies en territorio nacional.

Especies holoplanctónicas pelágicas y en micromoluscos como los escafópodos se han estudiado recientemente (Ríos-Jara et al., 2003), así como muchas especies de opistobranquios (Bertsch, 1973, 1979, 1990, 1993; Hermosillo, 2003, 2009, 2011; Behrens, 2004; Hermosillo y Valdés, 2004, 2007, 2008; Behrens y Hermosillo, 2005; Hermosillo et al., 2006; Millen y Hermosillo, 2007; Hermosillo y Gosliner, 2008; Zamora-Silva y Naranjo-García, 2008; Behrens et al., 2009; Angulo-Campillo et al., 2011).

Entre 1970 y 1990 no se encuentran aportes sustanciales en la descripción de nuevas especies de lagunas costeras y estuarios. En las costas de Nayarit, Tamaulipas y Campeche, no se han obtenido datos de comunidades vivas. En Veracruz y Sinaloa con lagunas diseminadas por todo el litoral de tamaño mediano, varios estudios malacológicos son referidos con un alto porcentaje de ejemplares muertos, por lo que la comunidad representada mediante conchas vacías refleja comunidades parciales en el área o que han sido arrastradas, sin aportación de nuevos datos geográficos. Esto podría estar reflejando problemas de contaminación, dragado, hipersalinidad o incremento de temperaturas por la instalación de termoeléctricas. Stuardo y Villarroel (1976) seguido por García-Cubas (1981) son los iniciadores de la recolecta de moluscos en las lagunas costeras, en Guerrero y laguna de Términos, respectivamente. Posteriormente, Landa-Jaime (2003), Zamorano et al. (2010) y Félix-Pico et al. (2011) revisaron estas áreas y proporcionaron registros importantes.

Normas oficiales mexicanas y especies en riesgo. Conjuntamente con los muestreos científicos, debe respetarse una normatividad que asegure los niveles de protección adecuados para la biodiversidad, incluyendo, pero no restringido a especies endémicas, que incluya montañas submarinas, corales, macizos de esponjas, cañones submarinos y otras singularidades submarinas que puedan proveer un hábitat para especies poco abundantes, frágiles y vulnerables en México.

Muchas especies de moluscos marinos en México están siendo afectados directa e indirectamente por el cúmulo de deshecho humano, hidrocarburos y plaguicidas, competencia con especies invasoras, daños genéticos y la sobreexplotación por alimento. Todos estos son factores que en conjunto están restringiendo y/o modificando día a día la distribución de las especies.

En el 2007, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) estimó el 44% de especies de moluscos amenazadas, pero no se detallan nombres, sólo se incluyen en el grupo de los invertebrados. En México la Nom-059-Semarnat-2001 incluye a los moluscos en 4 categorías: extinta (E), en peligro de extinción (P), amenazada (A) y sujeta a protección especial (Pr). Gasterópodos: *Spondylus calcifer* Pr., *Plicopurpura pansa* Pr. y *Crucibulum scutellatum* Pr.; bivalvos: *Pinctada mazatlanica* Pr., *Polymesoda caroliniana* Pr., *Isognomon alatus* Pr., y *Tivela stultorum* Pr.

González (1993), de acuerdo con el diario oficial de Sedue (1991), registró especies que actualmente ya no continúan en la norma como: *Ancistromesus mexicanus*= *Scutellastra mexicana*, *Pteria sterna*, *Chione gnidia*, *Pinna rugosa* y *Atrina maura*. Sólo en el caso de la última especie, junto con *A. oldroydii*, se han registrado bancos importantes de recursos en Nayarit y Sinaloa (Castillo-Rodríguez y Amezcua, 2009), lo que puede explicar su eliminación. La talla tan pequeña de especies de moluscos de importancia comercial a la venta y en diversas presentaciones de ornato, reflejan la presión de sobreexplotación sobre todo en aquellas que no están contempladas en actividades de cultivo.

Colecciones de moluscos. De acuerdo a información recabada de los miles de ejemplares de moluscos capturados en costas mexicanas y resguardadas en colecciones, más del 50% ha sido producto de una captura incidental más que programada. Por ello varias colecciones contienen un

alto porcentaje de material incompleto, sin información geográfica exacta, con conchas vacías sin partes blandas de resguardo. Existen colecciones de moluscos privadas que son más numerosas que las oficiales. De las colecciones nacionales de moluscos registradas, a la fecha ninguna puede consultarse en línea. En México existen pocos catálogos de moluscos respaldados con una colección científica, entre ellos los de Hendrickx y Toledano-Granados (1994) con número de catálogo, secuencia y siglas de la colección.

Las colecciones científicas son entidades dinámicas directamente relacionadas con la generación y validación del conocimiento científico, cuyo acervo está constituido por bienes de la nación que la comunidad científica mexicana tiene la obligación de difundir y divulgar (Cristín y Perrilliat, 2011). Es recomendable el mantenimiento de las partes blandas de los ejemplares de moluscos, porque constituyen una parte fundamental para el estudio de tipo anatómico, que apoye al conocimiento taxonómico, filogenético, ecológico, evolutivo, ambiental, fisiológico, genético, genómico, biogeográfico y de adaptación en los ecosistemas.

Las colecciones de moluscos mexicanos más importantes son: EMU, dentro de la Colección de Invertebrados de la estación Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM; Colección Antonio García-Cubas del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM; Colección Nacional de Moluscos (CNMO) del Instituto de Biología, UNAM; Colección de Invertebrados Marinos del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, CICIMAR del Instituto Politécnico Nacional, Baja California Sur; colección de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas "María Guadalupe López Magallón" del Instituto Politécnico Nacional (CLEMGLM); Colección Malacológica del Laboratorio de Zoología del Instituto Tecnológico de Ciudad Victoria, Tamaulipas (ITCV); Colección de Moluscos de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, área de Biología (FE-IBZ-UNAM); Colección de Moluscos de la Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa (COMUAS); colección de referencia regional del Centro de Investigaciones de Quintana Roo (ECOSUR); colección de la Secretaría de Marina en Manzanillo, Colima; colección de moluscos en el Museo de Historia Natural, Villahermosa, Tabasco; colección malacológica en Ecología Marina de la Universidad Autónoma de Guerrero; colección del Laboratorio de Ecosistemas Marinos y Acuicultura, Universidad de Guadalajara (LEMA); colección privada de Luis Octavio Vela Pérez en el Museo del Mar, Yucatán; Colección de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM y colección malacológica del Laboratorio de Arqueozoología M. en C. Ticul Álvarez Solórzano del Instituto Nacional de Antropología e Historia. Con respecto a bases de datos, se tiene la colección biológica de la Secretaría de Marina Armada de México. En el extranjero las colecciones científicas importantes que albergan moluscos capturados en aguas marinas mexicanas son: Museo de Historia Natural del Condado de los Ángeles (LACM), Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsoniano, Washington D.C., (NMNH), Academia de Ciencias de California (CAS) y el Museo de Historia Natural en Santa Barbara (SBMNH). Colecciones relevantes de Centro y Sudamérica son: colección del Instituto Nacional de Biodiversidad (INBIO) y Museo de Zoología de la Universidad de Costa Rica, Costa Rica, colección de moluscos del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN), Santiago de Chile y Colección de Malacología del Museo de la Plata, Argentina (FCNyM-UNLP).

Agradecimientos

A Felipe Amezcua Linares, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, un reconocimiento a Nelia Zambrano por su valiosa colaboración en la captura de datos, a José Templado del Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC) y a Edna Naranjo-García del Instituto de Biología, por sus apreciables comentarios, a Ángel Valdés de California State Polytechnic University, Pomona, California y Alicia Hermosillo de la Universidad de Guadalajara, por su contribución con las fotografías de opistobranquios, a León F. Álvarez Sánchez por su asistencia en el diseño de fotografías y a los árbitros por su contribución a una mejora sustancial del artículo.

Literatura citada

Abbott, R. T. 1974. American Seashells. Van Nostrand Reinhold, New York. 663 p.

Angulo-Campillo, O., G. Aceves-Medina y R. Avendaño-Ibarra. 2011. Holoplanktonic mollusks (Mollusca: Gastropoda) from the Gulf of California, México. Checklist 7:337-342.

Baqueiro-Cárdenas, E. y D. Aldana. 2003. Patrones en la biología poblacional de moluscos de importancia comercial en México. Revista de Biología Tropical 51, supl. 4:97-107.

Behrens, D. W. 2004. Pacific coast nudibranchs, Supplement II, New species to the Pacific coast and new information on the oldies. Proceeding of the California Academy of Sciences 55:11-54.

Behrens, D. W. y A. Hermosillo. 2005. Eastern Pacific nudibranchs: a guide to the opisthobranchs from Alaska to Central America. Sea Challengers, California 137 p.

Behrens, D.W., T. M. Gosliner y A. Hermosillo. 2009. A new species of dorid nudibranch (Mollusca) from the Revillagigedo Islands of the Mexican Pacific. Proceedings of the California Academy of Sciences, Series 4, 60:423-429.

Bertsch, H. 1973. Zoogeography of opisthobranchs from tropical west America. The Echo (Western Society of Malacologists) 5:47-54.

Bertsch, H. 1979. Tropical faunal affinities of opisthobranchs from the Panamic province (eastern Pacific). Nautilus 93:57-61.

Bertsch, H. 1990. Biodiversity of the dorid nudibranch (Mollusca: Opisthobranchia) fauna of the Pacific coast of three Californias: systematic and zoogeographic comments. *In* Proceedings of the VIII International Symposium of Marine Biology, D. Murray y H. Bertsch (eds.). Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada. p. 107-115.

Bertsch, H. 1993. Opistobranquios (Mollusca) de la costa occidental de México. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio y CIQRO, México, D. F. p. 253-270.

Bolívar-de Carranza, A. M. y E. Hidalgo-Escalante. 1990. Lista de moluscos gasterópodos y pelecípodos del golfo de México y mar Caribe. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas 33:53-72.

Bouchet, P. y J. P. Rocroi. 2010. Nomenclator of bivalve families. Malacologia 52:1-84.

Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 2005. Invertebrados. 2da. edición. McGraw-Hill Interamericana México, D. F. 1005 p.

Castillo-Rodríguez, Z. G. y F. Amezcua-Linares. 2009. Poblaciones silvestres de *Atrina oldroydii* Dall, 1901 "Callo de hacha" un recurso inusual en la costa central del Pacífico. Boletín de la Sociedad Internacional de Malacología Médica y Aplicada 16:4-6.

Coan, E. V. y P. Valentich-Scott. 2012. Bivalve seashells of tropical West America: marine bivalve mollusks from Baja California to Northern Peru. Santa Barbara Museum of Natural History Monographs 6, Studies in Biodiversity. Santa Barbara, California. 1258 p.

Contreras-Espinosa, F. y O. Castañeda (comps.). 1993. Ecosistemas costeros mexicanos. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Conabio. México, D. F. 415 p.

Cristín, A. y M. C. Perrilliat. 2011. Las colecciones científicas y la protección del patrimonio paleontológico. Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana 63:421-427.

Escoubas, P. y G. F. King. 2009. Venomics as a drug discovery platform. Experts Review of Proteomics 6:221-224.

Felder, D. L. y D. K. Camp (eds.). 2009. Gulf of Mexico-origins, waters, and biota. *1. Biodiversity.* Texas A&M University Press, College Station. 1393 p.

Félix-Pico, E. F., O. E. Holguín-Quiñones y R. Escamilla-Montes. 2011. Macroinvertebrados marinos asociados al manglar. *In* Los manglares de la península de Baja California, E. F. Felix-Pico, E. Serviere, R. Riosmena y J. L. León. (eds.). Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C. Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, Baja California Sur, México. 8:203-232.

Flores-Campaña, L. M., M. A. Ortiz-Arellano, J. F. González-Medina, E. Cortés-Acosta y D. Rodríguez-García. 2007. Los quitones de las islas de las costas de Sinaloa, México. *In* Estudios sobre la malacología y conquiliología en México, E. Ríos-Jara, M. C. Esqueda-González y C. M. Galván-Villa (eds). Universidad de Guadalajara, Guadalajara. p. 42-44.

Fretter, V. y A. Graham. 1994. British prosobranch molluscs. Their functional anatomy and ecology. Ed. Ray Society, London. 820 p.

García-Cubas, A. 1981. Moluscos de un sistema lagunar tropical en el sur del golfo de México (Laguna de Términos, Campeche). Publicación Especial Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 181 p.

Geiger, D. L. 2006. Marine Gastropoda. Chapter 24. *In* The Mollusks. A Guide to their study, collection, and preservation, C. F. Sturm, T. A. Pearce y A. Valdés (eds.). Universal Publishers, Boca Raton. p. 295-312.

González, S. A. y D. Torruco-Gómez. 2010. Estado actual de los moluscos. *In* Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, G. R. Durán y M. Méndez (eds.). CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. Mérida. p. 213-215.

González, M. A., E. Chávez, G. de la Cruz y D. Torruco. 1991. Patrones de distribución de gasterópodos y bivalvos en la Península de Yucatán, México. Ciencias Marinas 17:147-172.

González, N. E. 1993. Moluscos endémicos del Pacífico de México. *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio y CIQRO, México, D. F. p. 223-252.

González, N. E. 1998. Moluscos de la expedición del R/V Edwin Link en las costas del Caribe mexicano. Revista de Biología Tropical 46:625-631.

González, N. E. 2007. Quitones comunes (Mollusca: Polyplacophora). *In* Biodiversidad acuática de la Isla Cozumel, L. M. Mejía-Ortíz (ed.). Universidad de Quintana Roo, Chetumal. p. 215-224.

Guido, T. P. y S. P. Tagaro. 2005. The new classification of gastropods according to Bouchet y Rocroi. VISAYA NET. Febrero 2006. Conchology, Inc., Cebu, Philippines. p. 1-11.

Haszprunar, G. 2008. Monoplacophora (Tryblidia). *In* Phylogeny and evolution of the Mollusca, W. F. Ponder y D. R. Lindberg (eds.). University of California Press, Berkeley. p. 97-104.

Hendrickx, M. E. y A. Toledano-Granados. 1994. Catálogo de moluscos pelecypodos, gasterópodos y poliplacóforos. Colección de Referencia, Estación Mazatlán, ICML, UNAM. Conabio e Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, México, D. F. 71 p.

Hendrickx, M. E. y R. C. Brusca. 2007. Distribución de invertebrados marinos endémicos en el golfo de California, México. Memorias del XII Congreso Latino-Américano de Ciências do Mar XII COLACMAR, 15-19 abril, Florianópolis. p. 1-4.

Hendrickx, M. E., R. C. Brusca y L. T. Findley. 2005. Mollusca. *In* A distributional checklist of the macrofauna of the Gulf of California, Mexico. Part I. Invertebrates, M. E. Hendrickx, R. C. Brusca y L. T. Findley (eds.). Arizona-Sonora Desert Museum. Arizona. p. 195-310.

Hermosillo, A. 2003. New distributional records of opisthobranch mollusks from Bahía de Banderas, México (Tropical Eastern Pacific). The Festivus 35:21-28.

Hermosillo, A. 2009. The opisthobranch fauna of Islas Tres Marias, Mexican Pacific. The Festivus 41:3-9.

Hermosillo, A. 2011. Species list of opisthobranch mollusks from Bahía de Banderas (Jalisco-Nayarit), Pacific coast of Mexico. The Festivus 43:39-49.

Hermosillo, A. y A. Valdés. 2004. Two new dorids (Mollusca: Opisthobranchia) of Bahía de Banderas and La Paz, México. Proceedings of the California Academy of Sciences 55:550-560.

Hermosillo, A. y A. Valdés. 2007. Five new species of Aeolid nudibranchs (Mollusca, Opisthobranchia) from the Tropical Eastern Pacific. American Malacological Bulletin 22:119-137.

Hermosillo, A. y A. Valdés. 2008. Two new species of opisthobranch from the Tropical Eastern Pacific. Proceedings of the California Academy of Sciences 59:521-532.

Hermosillo, A. y T. Gosliner. 2008. The Opisthobranch fauna of the Revillagigedo Archipelago, Mexican Pacific. The Festivus 40:25-34.

Hermosillo, A., D. W. Behrens y E. Ríos-Jara. 2006. Opistobranquios de México. Guía de babosas marinas del Pacífico, golfo de California y las islas oceánicas. Dirección de Artes Escénicas y Literatura, Universidad de Guadalajara, Conabio, Guadalajara. 143 p.

Holguín-Quiñones, O. 1994. Comunidades marinas bentónicas. *In* La Isla Socorro, reserva de la biósfera, Archipiélago de Revillagigedo, México, A. Ortega-Rubio y A. Castellanos-Vera (eds.). Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, CIBNOR, La Paz, Baja California Sur, México. 8:225-245.

Holguín-Quiñones, O., F. J. González, F. A. Solís-Marín y E. F. Félix-Pico. 2008. Variación espacio temporal de algunos macroinvertebrados (Scleractinia, Gorgonacea, Gastropoda, Bivalvia, Asteroidea, Echinoidea y Holothuroidea) de fondos someros de la isla San José, golfo de California. Revista de Biología Tropical 56:1189-1199.

Hyman, L. H. 1967. The invertebrates: Mollusca I (Vol.VI). McGraw-Hill, Nueva York. 792 p.

Keen, A. M. 1971. Sea shells of tropical West America. Marine mollusks from Baja California to Peru. 2nd ed. Stanford University Press, Stanford. 1064 p.

Landa-Jaime, V. 2003. Asociación de moluscos bentónicos del sistema lagunar estuarino Agua Dulce/El Ermitaño, Jalisco, México. Ciencias Marinas 29:169-184.

Meglistsch, P. A. 1972. Invertebrate Zoology. Oxford University Press. 906 p.

Mijail, A., A. López, J. Urcuyo y M. Sotelo. 2003. Sinopsis cuantitativa de la malacofauna de Nicaragua. Revista de Biología Tropical 51:401-404.

Mille, P., A. Pérez y O. Holguín-Quiñones. 1994. Fauna malacológica bentónica del litoral de la Isla Socorro, Revillagigedo, México. Ciencias Marinas 20:467-486.

Millen, S. y A. Hermosillo. 2007. The genus *Flabellina* Voight, 1834 (Mollusca: Opisthobranchia) from Bahía de Banderas (Pacific Coast of Mexico) with ecological observations, the description of a new species and the redescription of *Flabellina cynara*. Proceedings of the California Academy of Sciences 58:543-559.

Miloslavich, P., J. M. Díaz, E. Alvarado y J. J. Diaz. 2010. Marine biodiversity in the Caribbean: Regional estimates and distribution patterns. PLoS ONE 5:11916. doi:10.1371/journal.pone.0011916.

Morris, P. A. 1966. A field guide to the Pacific coast shells including shells of Hawaii and the Gulf of California. Houghton Mifflin, Boston. 297 p.

Morris, P. A. 1973. A field guide to shells of the Atlantic and Gulf coasts and the West Indies. Houghton Mifflin, Boston. 330 p.

Morton, J. E. 1968. Molluscs. Hutchinson and Co. Ltd., London. 244 p.

Nielsen, C. 2001. Animal evolution: interrelationships of the living phyla. 2nd edition, Oxford University Press, Oxford. 563 p.

Ponder, W. F. y D. R. Lindberg. 2008. Phylogeny and evolution of the Mollusca. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 469 p.

Prado, C. L. M. 2007. Sistema guatemalteco de información sobre biodiversidad (SGIB), Fase II: moluscos. Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONCYT, Secretaría Nacional de Ciencia y Tecnología, FONACYT. Museo de Historia Natural, Guatemala.

Purchon, R. D. 1968. The biology of the Mollusca. Pergamon Press, New York. 560 p.

Reyes-Gómez, A. 2004. Chitons in Mexican waters. Boletino Malacologico de la Società Italiana di Malacologia, Roma, Suplemento 5:69-82.

Reyes-Gómez, A. y M. A. Salcedo-Vargas. 2002. The recent Mexican chiton (Mollusca: Polyplacophora) species. The Festivus 34:17-27.

Ríos-Jara, E., E. López-Uriarte, M. Pérez-Peña y E. Juárez-Carrillo. 2003. Nuevos registros de escafópodos para las costas de Jalisco y Colima, México. Hidrobiológica 13:167-170.

Rosenberg, G. 2009. Malacolog. 4.1.1: a database of western Atlantic Marine Mollusca. [WWW database (version 4.1.1)] URL http://www.malacolog.org/; última consulta: 30.VI.2012.

Sánchez Ortíz, C. A. 2000. Biodiversidad de moluscos opistobranquios (Mollusca: Opisthobranchiata), del Pacífico mexicano: isla Cedros-Vizcaíno e islas del golfo de California parte Sur. Universidad Autónoma de Baja California Sur. Informe final Snib-Conabio proyecto No. L136. México, D. F.

Santibañez, A. N., O. E. Ortíz, A. A. Falcón y E. Heimer. 2013. Estudio histológico del tubo digestivo y aparato venenoso de *Gemmula periscelida* (Gastropoda: Turridae). International Journal of Morphology 31:7-14.

Sarukhán, J., P. Koleff, J. Carabias, J. Soberón, R. Dirzo, J. Llorente-Bousquets, G. Halffter, R. González, I. March, A. Mohar, S. Anta y J. de la Maza. 2009. Capital natural

de México. Síntesis: conocimiento actual evaluación y perspectivas de sustentabilidad. Conabio, México, D. F. 100 p.

Schwabe, A. 2008. Summary of reports of abyssal and hadal Monoplacophora and Polyplacophora (Mollusca). Zootaxa 2005:222.

Secretaría de Economía (SE). 2011. Norma Mexicana NMX-FF-056-SCFI-2011. Productos de la pesca moluscos-especies comestibles de importancia comercial-nomenclatura (cancela a la NMX-FF-056-1985).

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Skoglund, C. 2001. Panamic province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2000. I. Bivalvia. The Festivus 32:1-119.

Skoglund, C. 2001a. Panamic province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2000. II. Polyplacophora. The Festivus 32:1-20.

Skoglund, C. 2002. Panamic province molluscan literature. Additions and changes from 1971 through 2001. III. Gastropoda. The Festivus 33:1-286.

Stuardo, J. y M. Villarroel. 1976. Aspectos ecológicos y distribución de los moluscos en las lagunas costeras de Guerrero, México. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 3:65-91.

Sturm, C. F., T. A. Pearce y A. Valdés. 2006. The mollusks: a guide to their study, collection, and preservation. American Malacological Society, Pittsburgh, Universal Pub., Florida. 445 p.

Terlau, H. y B. M. Olivera. 2004. *Conus* venoms: a rich source of novel ion channel-targeted peptides. Physiological Reviews 84:41-68.

Tunnell, J. W, J. Andrews, N. C. Barrera y F. Moretzsohn. 2010. Encyclopedia of Texas seashells: identification, ecology, distribution, and history. Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies Series, Kindle Edition Edition. Manufactured in China by Everbest Printing Co., FCI Print group.

Vokes, H. E. y E. H. Vokes. 1983. Distribution of shallow-water marine Mollusca, Yucatan Peninsula, Mexico. Mesoamerican Ecology Institute, Middle American Research Institute, Tulane University. 183 p.

Wilbur, K. M. y C. M. Yonge. 1966. Physiology of Mollusca. 2. Academic Press, New York and London. 645 p.

Yonge. C. M. y T. E. Thompson. 1976. Living Marine Molluscs. Collins, London. 288 p.

Zamorano, P. 2006. Biocenosis y distribución de los moluscos asociados al talud continental del Pacífico mexicano. Tesis Maestría, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. 124 p.

Zamorano, P. y M. E. Hendrickx. 2009. Análisis latitudinal y batimétrico de la comunidad de moluscos de mar profundo en el golfo de California, México. Brenesia 71-72:41-54.

Zamorano, P. y M. E. Hendrickx. 2011. A comparative analysis of deep-water mollusks from both sides of the Baja California Peninsula, Mexico. Cahiers de Biologie Marine 52:13-22.

Zamorano, P., M. E. Hendrickx y A. Toledano-Granados. 2006. Distribution and ecology of deep water mollusks from the continental slope, southeastern Gulf of California, Mexico. Marine Biology 150:883-892.

Zamorano, P., M. E. Hendrickx y A. Toledano-Granados. 2007. Nuevos registros geográficos y batimétricos para moluscos de mar profundo en el golfo de California, México. Revista Mexicana de Biodiversidad 78:311-318.

Zamorano, P., N. A. Barrientos-Luján y M. A. Ahumada-Sempoal. 2010. Moluscos bentónicos de dos sistemas lagunares de la costa chica de Oaxaca, México y su relación con parámetros fisicoquímicos. Ciencia y Mar 42:13-28.

Zamora-Silva, A. y E. Naranjo-García. 2008. Los opistobranquios de la Colección Nacional de Moluscos. Revista Mexicana de Biodiversidad 79:333-342.

Zhi-Qiang, Z. 2011. Animal biodiversity: an introduction to higher-level classification and taxonomic richness. Zootaxa 3148:7-12.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S431-S440, 2014
DOI: 10.7550/rmb.40089

Biodiversidad de moluscos terrestres en México

Biodiversity of terrestrial mollusks in Mexico

Edna Naranjo-García✉

Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *naranjo@unam.mx*

Resumen. Los Mollusca terrestres pertenecen exclusivamente a la clase Gastropoda. Son muy diversos en formas, tamaños (1 a 200-300 mm), hábitos, ambientes (por clima y vegetación), ciclos de vida y en la edad que alcanzan. Prosobranchia, con pocos representantes; los Pulmonata son los exitosos. Son presas o depredadores. Hacia el final del siglo XIX e inicios del XX obras colosales conjuntaron la diversidad conocida entonces. Reconocemos 8 familias en Prosobranchia y 39 en Pulmonata, con 5 familias agregadas recientemente: Cerionidae, Eucalodiidae, Holospiridae, Epirobiidae y Echinichidae. El endemismo alcanza 62% en las familias pequeñas; las 1 184 especies terrestres mexicanas representan el 3.4% del total mundial y por hallarse habrá 2 200 más. Los patrones poblacionales de las familias Holospiridae y Epirobiidae están bien definidos pues se rigen por el tipo de suelo con caliza y/o dolomita. Los moluscos terrestres americanos son solitarios; empero, florecen poblaciones abundantes (*Xerarionta*, *Praticolella*, *Humboldtiana*). Bajo explotación local como alimento está *Lysinoe ghiesbreghti*. Nueve familias son las más diversas: Spiraxidae, Orthalicidae, Holospiridae, Helicinidae, Eucalodiidae, Helminthoglyptidae, Vertiginidae (= Pupillidae), Polygyridae y Humboldtianidae. La riqueza por estados es desigual, la de Veracruz es más conocida, mientras Aguascalientes y Tlaxcala carecen de registros. Entre 1891-1895 y 1926-1930 se describió un alto número de especies. En el grupo hacen falta estudios sobre los ciclos de vida, conducta y ecología.

Palabras clave: Gastropoda terrestres, ciclos de vida, malacofauna, estadísticas, distribución.

Abstract. The land Mollusca are exclusively from the class Gastropoda. They are diverse in shapes, sizes (1 to 200-300 mm), habits, environments (by climate and vegetation), life cycles and life spans. Prosobranchia has the least number of species, Pulmonata is the richest. They are either preys or predators. Towards the end of the 19th century and beginning of the 20th century comprehensive works compiled the known diversity. We recognize 8 families in Prosobranchia, and 39 in Pulmonata, with 5 families: Cerionidae, Eucalodiidae, Holospiridae, Epirobiidae, Echinichidae, recently added. Endemism among the lesser families attains 62%; the 1 184 known Mexican terrestrial species represent 3.4% of the global molluscan diversity; 2 200 additional species are estimated yet to be found. The population patterns of the families Holospiridae and Epirobiidae are well established since they are defined by the presence of calcite and /or dolomite in the soil. Land American mollusks are solitary; however, some develop abundant populations (*Xerarionta*, *Praticolella*, *Humboldtiana*). *Lysinoe ghiesbreghti* is utilized locally for food consumption. Nine families are the most diverse: Spiraxidae, Orthalicidae, Holospiridae, Helicinidae, Eucalodiidae, Helminthoglyptidae, Vertiginidae, Polygyridae and Humboldtianidae. Richness per state is unequal; Veracruz is the best known, whereas Aguascalientes and Tlaxcala possess no records. Between the years 1891-1895 and 1926-1930, a great number of species were described. Studies on life cycles, behavior and ecology are still needed in the group.

Key words: land Gastropoda, life cycles, malacofauna, status statistics, distribution,.

Introducción

Descripción morfológica del grupo. Los animales invertebrados del phylum Mollusca son de cuerpo blando, bilateral, poseen el manto que es el tejido que secreta la concha. El manto y la rádula, aparato raspador de los alimentos, son caracteres únicos de los moluscos. Se agrupan en 7 clases, de ellas la clase Gastropoda es la más diversa (Herbert y Kilburn, 2004) y la única con representantes terrestres, caracoles y babosas. Los gastropodos son univalvos, con una concha enrollada en espiral secundariamente asimétrica (Thiele, 1993), el cuerpo está formado por la cabeza bien definida con tentáculos, ojos, un pie ancho y la masa visceral, donde se aloja la gónada, la glándula digestiva, el estómago y el intestino (Solem, 1974; Fretter, 1975) (Figs. 1-4).

Recibido: 20 junio 2013; aceptado: 04 octubre 2013

Figura 1. *Tryonigens remondi* (Tryon, 1863), familia Helminthoglyptidae CNMO 2829 Guerrero, Las Juntas cerca de Acahuizotla, Col. Felipe Noguera, 2 agosto 2008. Foto: Carmen Loyola, Instituto de Biología.

Los moluscos pueden tener o no tener concha, o tener concha interna reducida. La concha está constituida por cristales de carbonato de calcio en forma de aragonita (Solem, 1974), además es la estructura protectora del molusco y es altamente diversa en morfología y ornamentación (Solem, 1974; Barker, 2001). La concha puede ser discoidal, globosa, coniforme, turriforme, en forma de huso o de pupa. Unas son relativamente delgadas (terrestres), muy delgadas (pulmonados dulceacuícolas) o fuertes (prosobranquios terrestres y dulceacuícolas). El color de la concha tiende a ser claro en las especies que habitan en sitios muy soleados, lo cual les permite disipar la energía y refrescarse (Burch y Pearce, 1990), de un solo color en especies que habitan el suelo y las arborícolas tienen patrones de coloración con líneas o vetas (Thompson, 1987).

Las babosas terrestres se distinguen por el contorno del cuerpo, el tamaño del manto que cubre casi la mitad del cuerpo -Limacidae- o lo cubre por completo en Veronicellidae y Phylomicidae, la posición del poro respiratorio en la mitad frontal o posterior, la presencia o ausencia de surco en el borde del pie, el color del cuerpo y del mucus (Burch y Pearce, 1990) y con o sin prolongaciones de la piel -Echinichidae (Thompson y Naranjo-García, 2012). Cuando los moluscos lograron vivir sobre los continentes se dio una gran evolución dentro del grupo, radiaron y ocuparon diferentes hábitats entonces vacantes (Burch y Pearce, 1990).

Los moluscos terrestres de la subclase Prosobranchia, con pocas especies en el medio terrestre (Hyman, 1967), poseen un par de tentáculos y los ojos en su base, los sexos están separados; llevan sobre el dorso del cuerpo el opérculo, que cierra la apertura cuando el animal se retrae en la concha (Burch y Pearce, 1990), han perdido las branquias y el interior del manto se ha vascularizado (Hyman, 1967).

Los animales de la subclase Pulmonata no poseen opérculo, exhiben 2 pares de tentáculos y el par superior con los ojos, respiran a través del manto vascularizado en la cavidad paleal -pulmón- y son hermafroditas. Los Succineidae son casi anfibios, pues gustan de ambientes muy húmedos a las orillas de cuerpos de agua o viven

Figura 2. *Choanopoma* (*Choanopomops*) *largillierti* (Pfeiffer, 1846), familia Annulariidae CNMO 4668 Yucatán, municipio de Dzazanteral, predio del Sr. Roberto Pereira Saldívar, Col. Arcenio J. Oxte T. 17 agosto 2011. Foto: Carmen Loyola, Instituto de Biología.

sobre plantas acuáticas. Los Pulmonata están representados por los Carychiidae (orden Acteophila), los Veronicellidae (orden Gymnophila) y los del orden Geophila. Este último orden concentra la mayoría de las familias de moluscos terrestres (Burch y Pearce, 1990).

Tallas. Los moluscos terrestres alcanzan tallas de 1 a 5 mm, los pequeños o micromoluscos, de 5 a 25 mm, los de talla mediana y de 25 a 300 mm, los de talla grande. La concha de los caracoles gigantes mexicanos alcanza 109 mm de altura y 46 de ancho (*Euglandina*) (Naranjo-García, 2005). Se calcula que más del 80% de los moluscos son menores de 5 cm, y quizás 5% son mayores a los 8 cm (Solem, 1974).

Hábitats. Los caracoles son únicos pues colonizaron exitosamente la tierra y el agua dulce (Solem, 1974). Tanto prosobranquios como pulmonados habitan en las regiones templadas, subtropicales y tropicales (Burch y Pearce, 1990), incluyendo los desiertos (Herbert y Kilburn, 2004); sin embargo, los pulmonados viven en todos los continentes e islas (Pilsbry, 1948), en gran diversidad de microhábitats, son más diversos y más numerosos dominando a los prosobranquios (Solem, 1974). Su hábitat son sitios protegidos con humedad apropiada y alimento (Burch y Pearce, 1990): el suelo, las cavernas, el humus, los arbustos; además, gustan de posarse debajo de las hojas y de rocas, algunos viven entre las hojas de palmas, en epífitas como bromelias y orquídeas y en el dosel de los árboles (Heller, 2001). Prefieren los suelos de humus y hojarasca madura no en franco proceso de descomposición, debajo, alrededor o sobre rocas o troncos (Burch y Pearce, 1990), debajo de hojas anchas en ambientes húmedos, o debajo de hojas secas de plantas en roseta. Las especies arborícolas eligen árboles con hojas que retengan o no el agua y la mayoría opta por sitios con vegetación decidua; aunque también existen moluscos en los bosques de coníferas (Burch y Pearce, 1990).

El calcio para la construcción de su concha lo toman del medio, por lo que se les localiza en suelos cuyo origen fue roca caliza, o ricos en carbonato de calcio. En ambientes pobres en calcio se encuentran en relación con árboles capaces de concentrar calcio (Burch, 1955); este mismo autor informó que el 94% de los caracoles recolectados en

Figura 3. *Drymaeus* (*Mesembrinus*) *sulcosus* (Pfeiffer, 1841), familia Orthalicidae CNMO 3447 Distrito Federal, Desierto de Los Leones, ca. 2 km de La Venta hacia el convento, a los lados de la carretera. Col. E. Naranjo García, 11 agosto 2010. Foto: Carmen Loyola, Instituto de Biología.

Figura 4. *Euglandina* (*Euglandina*) *vanuxemensis* (Lea, 1834), familia Spiraxidae CNMO 4666, estado de Morelos, Tepoztlán. Col. William López Forment, 19 octubre 2011. Foto: Carmen Loyola, Instituto de Biología.

3 condados del estado de Virginia, USA, se localizaron en sitios donde la materia orgánica en el suelo es mayor al 3%. Estudios recientes señalan como los factores del suelo más importantes para los moluscos terrestres al calcio, el pH y la textura. Algunos, prefieren suelos ácidos, con textura gruesa, otros prefieren suelos menos ácidos, con textura más fina y húmeda y, otros moluscos son indiferentes a tales factores (Ondina et al., 2004).

Ciclos de vida. Los moluscos terrestres son alimento para varios animales, invertebrados y vertebrados; al mismo tiempo, participan en la rotación de la materia orgánica de las plantas al fragmentarlas y en el reciclaje de nutrientes elaborando partículas orgánicas más pequeñas y accesibles a los micro-organismos encargados de la descomposición; otros moluscos terrestres son carroñeros y otros más depredadores de otros moluscos, gusanos y de milpiés (Herbert y Kilburn, 2004).

Los ciclos de vida de los moluscos pueden ser de pocos meses a varios años. La especie *Bunnya naranjoae*, tiene un ciclo de vida corto: el pequeño caracol (2 mm) después de haber estivado durante los meses de sequía, en la temporada de lluvias se desarrolla a adulto en 3 o 4 meses, pone sus huevecillos y muere; los recién nacidos se van a estivar hasta la siguiente temporada de lluvias (Miller, 1987).

Ciclos largos se dan en especies de talla media a grande (*Orthalicus*, *Euglandina*), en sitios altamente estacionales alcanzan el estado adulto en varios años (Walter B. Miller com. pers.), por ejemplo la edad media de *Allogona townsendiana* (Lea, 1839) de Oregon es de 5 años (Steensma et al., 2009).

En los prosobranquios, hembras y machos, la reproducción es por cruzamiento; lo mismo sucede en los pulmonados siendo éstos hermafroditas. En la mayoría de los pulmonados el cortejo y el cruzamiento es equitativo, donde la pareja actúa como macho y como hembra simultáneamente. Existen casos, en donde la pareja actúa, uno como macho (papel activo) y el otro como hembra (conducta pasiva); otros pulmonados pueden autofecundarse, Heller (1993) reconoce al menos 19 géneros de 12 familias con esa cualidad. La autofecundación es poco frecuente y además tiene una baja tasa de productividad, está ausente o rara vez ocurre en algunas especies, en otras ocurre esporádicamente y en otras sucede de forma sistemática, como en los Succineidae. En teoría la cruza puede ser indiscriminada o implicar la búsqueda de pareja (Heller, 2001); en los moluscos terrestres mexicanos, de vida solitaria, es posible que la búsqueda y cruza se efectúe con la primera pareja que encuentren en su camino.

Es fundamental que el sitio de oviposición sea húmedo, entre 10 y 75% de humedad, con una temperatura promedio de 20°C. Los zonitidos ponen sus huevos sobre hierba o entre el musgo; el depredador facultativo *Zonitoides arboreous* pone un huevo en diferentes sitios, y se especula que lo hace para evitar o minimizar el canibalismo (Heller, 2001). Algunos moluscos ocupan huecos o grietas naturales para ovipositar. Otros excavan hoyuelos con el pie, cuando el último huevo es depositado tapan el nido con tierra. La profundidad a la que excavan varía con la especie, puede ser de 3-4 cm o hasta 10-15 cm. Otros moluscos excavan diversos hoyos hasta que finalmente encuentran la tierra apropiada. Los moluscos con hábitos arborícolas depositan sus huevos en el dosel, en las bifurcaciones de las ramas de árboles que colectan agua.

El tamaño de los huevos está en relación con el tamaño del organismo, se encuentra entre 0.4 mm y 51 x 35 mm [en el gigante americano *Megabulimus popelairianus* (Nyst)] (Heller, 2001). El contenido de calcio en la cubierta de los huevos tiene diversas variantes; existen casos de huevos sin calcio y la gama alcanza a los altamente calcificados. Está ausente el cuidado parental de los huevos (Heller, 2001). Ocurren casos donde el progenitor retiene los huevos y pasan dentro de él diversos estadios de desarrollo, son puestos en una etapa avanzada, o son retenidos hasta su completo desarrollo (ovoviviparidad), saliendo del huevo dentro del progenitor y nacen como ejemplares juveniles autónomos. De las 80 familias de moluscos terrestres conocidas, en 30 se conocen especies que retienen a su progenie (Heller, 2001).

Referencias de los estudios generales o de revisión más importantes. Algunos de los trabajos relevantes para el conocimiento de los moluscos terrestres de México comprende principalmente obras antiguas de finales del siglo XIX e inicios del XX, en donde se intentó describir y/o ilustrar todas las especies conocidas para su época; los científicos de varios países europeos y de los Estados Unidos coincidieron por separado en estas ideas. En años recientes han aparecido obras de revisión, ejemplos de ambos son los siguientes: Reeve (1843-1878), Morelet (1849, 1851), Strebel (1873-1882), Tryon y Pilsbry (1879-1835), Martens (1890-191), Díaz de León (1910), Fischer y Crosse (1870-1902), Henderson y Bartsch (1921), Köhler (2007), Naranjo-García et al. (2007), Naranjo-García y Fahy (2010) y Thompson (2011).

Diversidad

Se ha estimado que los organismos invertebrados representan entre el 95 y 99% de la diversidad conocida (Herbert y Kilbrun, 2004). Los moluscos terrestres son criaturas poco visibles pues la mayoría de ellos son pequeños, menores a 5 mm; sin embargo, son un grupo muy exitoso y diverso (Barker, 2001). La diversidad de

los moluscos terrestres tiene que ver con la estabilidad del clima (Tillier, 1989).

Se calcula que existen 35 mil especies terrestres de la clase Gastropoda, el grupo es tan diverso que se han reconocido 4 linajes de donde surgieron los moluscos terrestres: Neritopsina, Architaenioglossa, Sorbeoconcha y Euthyneura (Barker, 2001).

Las familias de prosobranquios terrestres en México (Cuadro 1) son: Ceresidae, Neocyclotidae (= Cyclophoridae), Helicinidae, Megalomastomidae, Diplommatinidae, Annulariidae y Truncatellidae (Naranjo-García y Fahy, 2010; Thompson, 2011b). Dentro de los pulmonados existen 40 familias de moluscos terrestres mexicanos (Naranjo-García y Fahy, 2010; Thompson, 2011b); 9 son las más diversas: Spiraxidae, Orthalicidae, Holospiridae, Helicinidae, Eucalodidae, Helminthoglyptidae, Vertiginidae, Polygyridae y Humboldtianidae (Cuadro 2) (Naranjo-García y Fahy, 2010; Thompson, 2011b).

Naranjo-García y Fahy (2010) contabilizaron el número de especies y subespecies para México en 1 178 en 42 familias, recientemente se han agregado 5 familias más a esa lista ya que investigaciones basadas en la anatomía y estudios moleculares separan moluscos que integraban la familia Urocoptidae (Cuadro 3) (Thompson, 2012), finalmente pocas especies permanecen dentro de Urocoptidae. Asimismo, hallazgos recientes informan de la presencia de la familia Cerionidae en el país (Thompson, 2011a), hasta ese momento sólo conocida de Florida y de Las Antillas. Se agrega a la lista la familia Echinichidae recién dada a conocer (Thompson y Naranjo-García, 2012), las 2 últimas cada una con 3 nuevas especies. Ahora México cuenta con 47 familias de moluscos terrestres.

*Distribución en Méxic*o. Hacia el noroeste del país se encuentran las familias Megomphicidae, Ariondae, Haplotrematidae, Vallonidae, Helminthoglyptidae y Oreohelicidae. La familia Cochlicopidae se encuentra hacia el extremo este de la región, en Chihuahua y Durango (Naranjo-García y Fahy, 2010). La especie *Discus* (*Discus*) *whitneyi* (Newcomb, 1864) de la familia Discidae se localiza en esta región, en la Sierra de la Breña, en el oeste de Chihuahua (Bequaert y Miller, 1973; Thompson, 2011b).

Noreste. La familia Discidae se encuentra especialmente en esta región, en Tamaulipas, San Luis Potosí, norte de Puebla y Veracruz (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Norte-centro. La familia Humboldtianidae se localiza desde el centro (Puebla, Distrito Federal y este de Morelos) (Fischer y Crosse, 1870-1902; Martens, 1890-1901) por la altiplanicie mexicana hasta el norte, llegando al sur de Texas (Thompson, 2011b) y en los límites de Nuevo México, Estados Unidos (Pilsbry, 1939). La familia Holospiridae también se distribuye en esta región, se localiza de Oaxaca hacia el norte hasta Arizona, Nuevo México y Texas (Thompson, 2011b).

Este. Hacia el este del país se hallan las familias: Carychiidae, Ceresidae, Veronicellidae, Diplommatinidae, Scolodontidae (= Systrophiidae), Sagdidae (Naranjo-García y Fahy, 2010), Cerionidae (Thompson, 2011a) y Echinichidae (Thompson y Naranjo-García, 2012).

Sur. La familias Annulariidae, Amphibulimidae y Megalomastomidae se distribuyen hacia el sur de México (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Islas de Pacífico. Los representantes de la familia Tornatellinidae (= Achatinellidae) se localizan exclusivamente en estas islas (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Vertientes del Pacífico y del golfo de México. La familia Neocyclotidae se localiza desde aproximadamente los 24° N hasta el sur, sobre ambas vertientes (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Costas del golfo de México y del Pacífico. Se localizan en la zona de intermareas de ambas costas, los caracoles anfibios de las familias Ellobiidae y Truncatellidae (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Amplia distribución. Las familias: Helicodiscidae, Punctidae, Thysanophoridae, Succineidae, Euconulidae, Ferussaciidae, Subulinidae, Vitrinidae, Gastrodontidae, Strobilopsidae y Zonitidae (Naranjo-García y Fahy, 2010), asimismo las familias Vertiginidae, Polygyridae, Orthalicidae, Spiraxidae, Eucalodiidae y Xanthonychidae (Thompson, 2011b). La familia Helicinidae se localiza en México desde los 28° N por la vertiente del Pacífico, alcanza por el este hasta Texas y Florida, de ahí hacia el sur (Bequaert y Miller, 1973).

Distribución dispersa. La familia Charopidae (Thompson, 2011b) y la familia Philomycidae tienen una distribución en parches (Naranjo-García y Fahy, 2010).

Nivel de endemismo. Respecto a las 34 familias pequeñas (236 especies) tratadas en el trabajo por Naranjo-García y Fahy (2010), se comparten 51 especies con los Estados Unidos y un número muy parecido con Centro América (54), siendo endémicas de México el 62% o 146 especies. Sobre las restantes familias presentes en México, no se ha estimado el endemismo. El número conocido de moluscos terrestres mexicanos (1 184) representa el 3.4% del total mundial (35 000, Barker, 2001).

¿Cuántas especies más se espera encontrar? Fred G. Thompson, Museo de Historia Natural de Florida, con base en sus exploraciones realizadas durante 50 años, calcula de forma conservadora que se conoce el 35% de la malacofauna. También señala que 85% del territorio mexicano está por explorarse o está muy poco explorado (Thompson, 2011b). Con estas apreciaciones, si el número

Cuadro 1. Familias de moluscos terrestres reconocidas actualmente para México y número de especies por familia (Naranjo-García y Fahy, 2010; Thompson, 2011a, b, 2012)

Familia	*Número especies*	*Familia*	*Número especies*
Prosobranchia			
1. Helicinidae	73	25. Spiraxidae	211
2. Ceresidae	8	26. Megomphicidae	1
3. Neocyclotidae (=Cyclophoridae)	23	27. Scolodontidae (=Systrophiidae)	4
4. Megalomastomidae	4	28. Haplotrematidae	4
5. Diplommatinidae	2	29. Punctidae	7
6. Annulariidae	8	30. Helicodiscidae	6
7. Truncatellidae	6	31. Charopidae	2
8. Veronicellidae	2	32. Discidae	2
9. Ellobiidae	9	33. Oreohelicidae	7
10. Carychiidae	2	34. Succineidae	24
11. Tornatellinidae (= Achatinellidae)	2	35. Sagdidae	1
12. Cochlicopidae	1	36. Gastrodontidae	5
13. Vertiginidae (= Pupillidae)	50	37. Euconulidae	17
14. Vallonidae	5	38. Vitrinidae	3
15. Strobilopsidae	7	39 Zonitidae	18
16. Orthalicidae (=Bulimulidae)	145	40. Polygyridae	65
17. Amphibulimidae	2	41. Thysanophoridae	15
18. Urocoptidae	4	42. Humboldtianidae	46
19. Holospiridae	137	43. Xanthonychidae	23
20. Eucalodiidae	72	44. Helminthoglyptidae	54
21. Epirobiidae	16	45. Echinichidae	3
22. Cerionidae	3	46. Arionidae	1
23. Ferussaciidae	4	47. Philomycidae	3
24. Subulinidae	21		

de especies conocidas es 1 184 (Naranjo-García y Fahy, 2010; Thompson, 2011b, 2012; Thompson y Naranjo-García, 2012), todavía se esperaría hallar alrededor de 2 200 nuevas especies.

Patrones poblacionales. Los caracoles de concha alta en forma de torre de las familias Holospiridae y Epirobiidae son los moluscos terrestres que mejor representan un patrón poblacional, ya que se les encuentra en terrenos de suelos de calizas o dolomitas con ambiente seco o subhúmedo (Thompson y Mihalcik, 2005; Thompson, 2012). Por ejemplo, el género *Epirobia* se localiza en Chiapas y Veracruz, con representantes en Honduras y el norte de Guatemala; el género *Propilsbrya* habita a gran altitud en Coahuila y Nuevo León, el género *Pectinistemma* comparte con este último las grandes altitudes; sin embargo, habita en Nuevo León y Tamaulipas, mientras que el género *Gyrocion* prefiere altitudes bajas subhúmedas en el estado de Nuevo León (Thompson 2012).

¿Cómo son las especies de este grupo: abundantes o raras, bajo explotación? A los moluscos terrestres americanos en general se les considera solitarios (Burch, 1962). Sin embargo, dependiendo de las condiciones ambientales se pueden encontrar poblaciones abundantes de ellos: especies del género *Xerarionta* habitan a lo largo de la costa oeste de Baja California (Pilsbry, 1939), estas poblaciones se benefician con la humedad que viene del mar y rocía las plantas sobre las que habitan. A lo largo de la costa del golfo de México, la planicie costera recibe humedad del mar y precipitación pluvial que en promedio es de 4 000 mm anuales. Rzedowski (1983) señaló que en esta región la humedad es casi un continuo de San Luis Potosí, Veracruz, Tabasco, a la base de la península de Yucatán y Chiapas. *Praticolella* se localiza en esta región excepto en Chiapas

Cuadro 2. Los principales taxones del grupo y estimaciones de la riqueza de especies por familia

Spiraxidae	211
Orthalicidae	145
Holospiridae	137
Helicinidae	73
Eucalodiidae	72
Helminthoglyptidae	54
Vertiginidae	50
Polygyridae	49
Humboldtianidae	46

Cuadro 3. Número de especies de 4 familias separadas recientemente de la familia Urocoptidae (Thompson, 2011b, Thompson, 2012), que contaba con 229 especies

Holospiridae	137
Eucalodiidae	72
Epirobiidae	16
Urocoptidae	4

(Pilsbry, 1940) y es posible encontrar un buen número de individuos entre las plantas de la línea de costa.

El género *Humboldtiana* se localiza en una amplia área desde el oeste de Texas y México (Thompson, 2006a) hasta la faja volcánica transmexicana (Fischer y Crosse, 1870-1902; Martens, 1890-1901; Thompson, 2006b). En su ámbito de distribución se encuentran colonias aisladas, en ambientes áridos y pilas de rocas (Thompson, 2006a). Las colonias de especies de la familia Holospiridae cuentan con numerosos individuos en regiones de calcita y dolomita (Thompson y Mihalcik, 2005).

La mayoría de los moluscos terrestres son diminutos, los de tamaño mediano y grande, hasta donde se conoce, no se encuentran bajo explotación, excepto por la especie *Lysinoe ghiesbreghti* (Nyst, 1841) conocida como "Ton tob" en Tzotzil, de los altos de Chiapas, la cual es recolectada en la época de lluvia, llevada al mercado en San Cristóbal de Las Casas y consumida como alimento (E. Naranjo-García, investigación de campo no publicada); ese mismo uso le dan en Guatemala (Martens, 1890-1901). *Lysinoe ghiesbreghti* destaca por ser uno de nuestros caracoles gigantes terrestres (Naranjo-García, 2005).

Ningún molusco terrestre se encuentra en la norma oficial mexicana Nom-059 Semarnat-2010 de protección ambiental de especies nativas de México en riesgo.

En el cuadro 3 se muestran los principales taxones del grupo y el número de especies y en el cuadro 4 se da el número de especies por los estados que forman la república mexicana.

Curva acumulativa de especies. En la curva acumulativa de especies por año de descripción se observa que el conocimiento de los moluscos terrestres mexicanos al parecer inició en 1829 (Fig. 5), en los primeros tres lustros de 1829 a 1840, la descripción de especies fue menor que en el siguiente periodo, 1841-1885, donde existió un

Cuadro 4. Riqueza de especies por estados (datos de moluscos terrestres -se excluyen los introducidos- tomados de Thompson, 2011b)

Aguascalientes	No se cuenta con registros
Baja California	56
Baja California Sur	49
Campeche	44
Chiapas	77 (Thompson, 2011b) 122 (N-G y Smith, en revisión)
Chihuahua	51
Coahuila	32
Colima	29
Durango	17
Guanajuato	1
Guerrero	59
Hidalgo	11
Jalisco	41
Estado de México	25
Michoacán	40
Morelos	12
Nayarit	55
Nuevo León	69
Oaxaca	78
Puebla	112
Querétaro	8
Quintana Roo	32
San Luis Potosí	87
Sinaloa	28
Sonora	55
Tabasco	44
Tamaulipas	92
Tlaxcala	No se cuenta con registros
Veracruz	267
Zacatecas	4 (Pilsbry, 1953; Thompson, 1967; Thompson y Brewer, 2000)
Yucatán	46

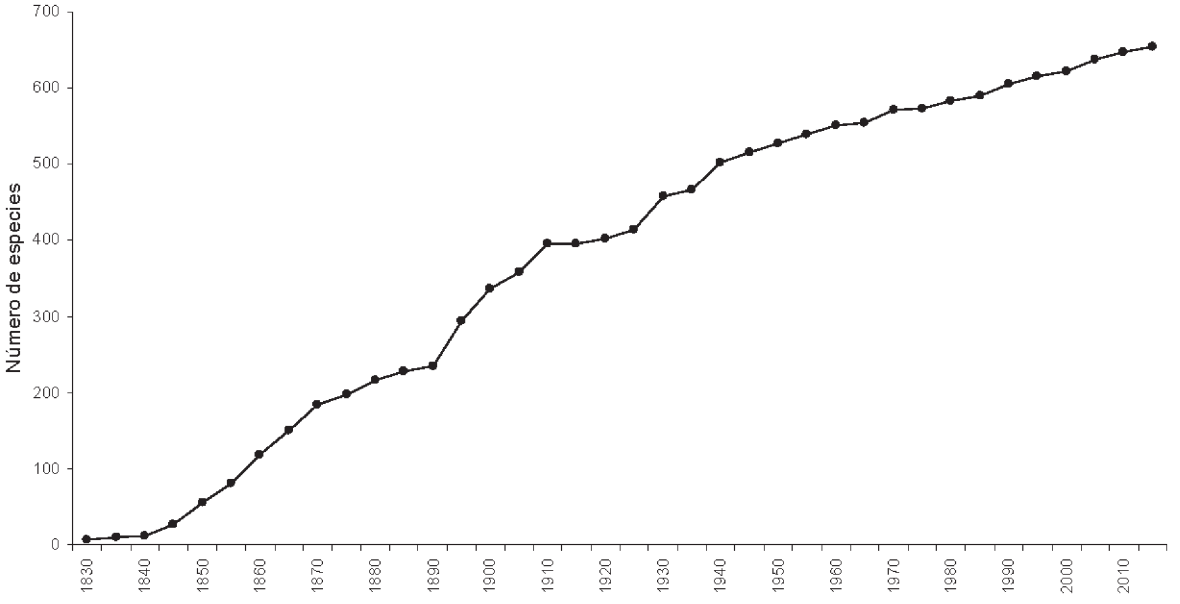


Figura 5. Curva acumulativa de especies descritas cuya localidad tipo se encuentra en México, por lustros desde su primer registro a nuestros días, se omitieron los sinónimos.

incremento gradual en la descripción de especies; hay otro gran avance entre 1891 y 1910. En 1910 en la época de la revolución mexicana (Moreno, 1986; Brom, 2010) y hasta 1915, la descripción de especies es nula. Los periodos de 1926-1930 y 1936-1940 representan 2 temporadas de gran actividad en la descripción de taxones, de entonces a la fecha la descripción de especies se ha mantenido más o menos homogénea.

Respecto a los moluscos terrestres mexicanos, hacen falta estudios sobre los ciclos de vida, conducta y ecología.

Agradecimientos

A María Teresa Olivera por su ayuda con el programa Excel. Fernando Chiang Cabrera revisó el inglés del abstract.

Literatura Citada

Barker, G. M. 2001. Gastropods on land: phylogeny, diversity and adaptive morphology. *In* The biology of terrestrial molluscs, G. M. Barker (ed.). Cabi Publishing, Wallingford, Oxon, UK. p. 1-146.

Bequaert, J. C. y W. B. Miller. 1973. The mollusks of the arid Southwest, with an Arizona check list. The University of Arizona Press, Tucson. 271 p.

Brom, J. 2010. Paralelismos y diferencias entre los acontecimientos en México y el mundo, 1910-1946. *In* Impacto de la Revolución Mexicana, P. Galeana (coord.). Siglo XXI Editores, México, D. F. p. 143-168.

Burch, J. B. 1955. Some ecological factors of the soil affecting the distribution and abundance of land snails in Eastern Virginia. The Nautilus 69:62-69.

Burch, J. B. 1962. How to know the eastern land snails. Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa. 214 p.

Burch, J. B. y T. A. Pearce. 1990. Terrestrial Gastropoda. *In* Soil biology guide, D. L. Dindal (ed.). John Wiley & Sons, Inc. New York. 1349 p.

Díaz de León, J. 1910. Catálogo de moluscos mexicanos. La Naturaleza Serie 3, 1:16-24.

Fischer, P. H. y J. C. H. Crosse. 1870-1902. Études sur les mollusques terrestres et fluviatiles de Mexique et du Guatemala. Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amerique Centrale, Recherches Zoologiques, parte 7, vol. 1, 1-702 p., vol. 2, 1-731 p.

Fretter, V. 1975. Introduction. *In* Pulmonates, Volumen 1, V. Fretter y J. Peake (eds.). Academic Press, Londres. 417 p.

Heller, J. 1993. Hermaphroditism in molluscs. Biological Journal of the Linnean Society 48:19-42.

Heller, J. 2001. Life history strategies. *In* The biology of terrestrial molluscs, G. M. Barker (ed.). CABI Publishing, Wallingford, Oxon, UK. p. 413-445.

Henderson, J. B. y P. Bartsch. 1921. A classification of the American operculate land mollusks of the family Annulariidae. Proceedings of the United States National Museum 58:49-82.

Herbert, D. y D. Kilburn. 2004. Field guide to the land snails and slugs of Eastern South Africa. Natal Museum, Pietermaritzburg, South Africa. 335 p.

Hyman, L. H. 1967. The invertebrates, Volume VI, Mollusca I.

MacGraw-Hill Book Company, New York. 792 p.
Köhler, F. 2007. Annotated catalogue of the Bulimulinae (Pulmonata, Orthalicoidea, Bulimulidae) in the Museum für Naturkunde Berlin. Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Zoologische Reihe 83:125-159.
Martens, von E. 1890-1901. Biologia Centrali-Americana. Land and freshwater Mollusca. Londres. 706 p.
Miller, W. B. 1987. A new species of *Bunnya* (Gastropoda: Pulmonata: Humboldtianidae) from western Mexico, with notes on its life cycle and familial relationships. The Veliger 29:308-312.
Morelet, A. 1849. Testacea Novissima insulae Cubanae et Americae Centralis. Libraire de L'Académie Nationale de Médecine, Paris. 31 p.
Morelet, A. 1851. Testacea Novissima insulae Cubanae et Americae Centralis. Pars II. Libraire de L'Académie Nationale de Médecine, Paris. 30 p.
Moreno, R. 1986. Ensayos de historia de la ciencia y la tecnología en México. Primera Serie, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 173 p.
Naranjo-García, E. 2005. Nota sobre caracoles terrestres de grandes dimensiones. Amici Molluscarum, Sociedad Malacológica de Chile 13:19-24.
Naranjo-García, E. y N. E. Fahy. 2010. The lesser families of Mexican terrestrial molluscs. American Malacological Bulletin 28:59-80.
Naranjo-García, E., J. W. Thomé y J. Castillejo. 2007. A review of the Veronicellidae from Mexico (Gastropoda: Soleolifera). Revista Mexicana de Biodiversidad 78:41-50.
Ondina, P., J. Hermida, A. Outeiro y S. Mato. 2004. Relationships between terrestrial gastropod distribution and soil properties in Galicia (NW Spain). Applied Soil Ecology 26:1-9.
Pilsbry, H. A. 1939. Land Mollusca of North America (North of Mexico). Monographs Number 3, Vol. I, part 1. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia. 573 p.
Pilsbry, H. A. 1940. Land Mollusca of North America (North of Mexico). Monographs Number 3, Vol. I, part 2. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia. p. 575-974.
Pilsbry, H. A. 1948. Land Mollusca of North America (North of Mexico). Monographs Number 3, Vol. II, part 2. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia. p. 521-1113.
Pilsbry, H. A. 1953. Inland Mollusca of Northern Mexico. II. Urocoptidae, Pupillidae, Strobilopsidae, Vallonidae and Cionellidae. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 105:133-167.
Reeve, L. 1843-1878. Conchologia Iconica. Spottiswoode & Co. y Vincent Brooks, Day & Son, Londres. Volúmenes 1-20.
Rzedowski, J. 1983. Vegetación de México. Limusa, México, Distrito Federal. 432 p.
Solem, A. 1974. Shell makers, introducing mollusks. John Wiley & Sons, Inc., New York. 289 p.
Steensma, K. M. M., P. L. Lilley y H. M. Zandberg. 2009. Life history and habitat requirements of the Oregon forestsnail *Allogona townsendiana* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata: Polygyridae), in a British Columbian population. Invertebrate Biology 128:232-242.
Strebel, H. 1873-1882. Beitrag zur kenntniss der fauna Mexikanischer land und Süsswasser Conchylien. G. J. Herbst, Hamburg. Volúmenes 1-5.
Thiele, J. 1993. Handbook of systematic malacology. R. Bieler and P. Mikkelsen (Scientific ed.). Part 2. Smithsonian Institution Libraries and the National Science Foundation, Washington. p. 627-1189.
Thompson, F. G. 1967. A new helicid snail from Zacatecas, Mexico. The Nautilus 81:22-27.
Thompson, F. G. 1987. Giant carnivorous land snails from Mexico and Central America. Bulletin of the Florida State Museum of Natural History 46:61-98.
Thompson, F. G. 2006a. Some landsnails of the genus *Humboldtiana* from Chihuahua and western Texas. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 30:29-52.
Thompson, F. G. 2006b. A new land snail of the genus *Humboldtiana* (Gastropoda: Pulmonata: Humboldtianidae) from Nuevo León, Mexico. The Nautilus 120:19-24.
Thompson, F. G. 2011a. *Mexistrophia*, a new genus of Cerionidae from Mexico (Gastropoda: Pulmonata: Urocoptoidea). The Nautilus 125:182-192.
Thompson, F. G. 2011b. An annotated checklist and bibliography of the land and freshwater snails of Mexico and Central America. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 50:1-299.
Thompson, F. G. 2012. The land snail genus *Epirobia* and allied genera in Mexico and Central America, with description of a new family, the Epirobiidae (Gastropoda, Pulmonata, Urocoptoidea). Bulletin of the Florida Museum of Natural History 51:167-215.
Thompson, F. G. y G. P. Brewer. 2000. Landsnails of the genus *Humboldtiana* from northern Mexico (Gastropoda, Pulmonata, Helicoidea, Humboldtianidae). Bulletin of the Florida Museum of Natural History 43:49-77.
Thompson, F. G. y E. L. Mihalcik. 2005. Urocoptid landsnails of the genus *Holospira* from Southern Mexico. Bulletin of the Florida Museum of Natural History 45:63-124.
Thompson, F. G. y E. Naranjo-García. 2012. Echinichidae, a new family of dart-bearing helicoid slugs from Mexico, with the description of a new genus and three new species (Gastropoda: Pulmonata: Xanthonychoidea). Archiv für Molluskenkunde 142:197-208.
Tillier, S. 1989. Comparative morphology, phylogeny and classification of land snails and slugs (Gastropoda: Pulmonata: Stylommatophora). Malacologia 30:1-303.
Tryon, W. y H. A. Pilsbry. 1879-1935. Manual of Conchology. Second series. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia. Vol. 1-28.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S441-S449, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31805

Biodiversidad de equinodermos (Echinodermata) en México

Biodiversity of echinoderms (Echinodermata) in Mexico

Francisco A. Solís-Marín✉, Alfredo Laguarda-Figueras y Magali Honey-Escandón

Colección Nacional de Equinodermos "Ma. E. Caso Muñoz", Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-305, 04510 México, D. F., México.
✉ *fasolis@cmarl.unam.mx*

Resumen. La posición geográfica de México lo hace uno de los países más biodiversos del planeta. El estudio de la diversidad de los equinodermos de México comenzó en el siglo XIX. En México se encuentran 643 especies de equinodermos, siendo la clase Ophiuroidea la más rica con 197 especies, Asteroidea contiene 185, Echinoidea 119, Holothuroidea 113 y Crinoidea 29. México posee algunas especies endémicas del país o de alguna región en particular. El catálogo de los equinodermos de México aún no está completo, probablemente existan nuevos registros y nuevas especies en ambientes y en regiones poco estudiados de las costas mexicanas. A pesar de que los estudios taxonómicos en México son extensos, los estudios sobre la ecología, historia de vida y otros aspectos de los equinodermos son escasos.

Palabras clave: Echinodermata, biodiversidad.

Abstract. The geographical location of Mexico makes it one of the most biodiverse countries on the planet. The study of echinoderm diversity in Mexico started in the XIX Century. Mexico has 643 species of echinoderms, with the Class Ophiuroidea as the most species rich with 197 species, Asteroidea contains 185, Echinoidea 119, Holothuroidea 113 and Crinoidea 29. Mexico possesses some endemic species to the country or to some particular region. The Mexican echinoderm catalogue is not complete, probably there are new records and new species in environments and regions poorly studied in the Mexican coasts. Although taxonomic studies are numerous, studies on the ecology, life history and other aspects of echinoderms are scarce.

Key words: Echinodermata, biodiversity.

Introducción

La palabra "Echinodermata" proviene de 2 vocablos griegos, "echinos" (= espina) y "derma" (= piel), debido a la estructuras calcáreas espinosas presentes en la piel de estos organismos. Los equinodermos son animales exclusivamente marinos, deuterostomados, que se caracterizan por poseer una simetría pentarradial, a veces enmascarada en una simetría bilateral; un esqueleto de carbonato de calcio (calcita) compuesto por placas intradérmicas independientes y articuladas o espículas calcáreas, y un sistema vascular acuífero (SVA) único que regula la alimentación, locomoción y otras funciones (Hyman, 1955; Brusca y Brusca, 2009; Pawson, 2007). El SVA se encuentra abierto al medio a través de una madreporita y consiste en una red interna de canales y reservorios flexibles conectados a extensiones externas (Samyn et al., 2006). Los equinodermos poseen además un tejido conectivo flexible que permite cambiar de forma voluntaria y rápida la rigidez del animal (Hendler et al., 1995; Samyn et al., 2006), sistema circulatorio hemal, sistema digestivo completo y sistema nervioso descentralizado (Pawson, 2007). La talla de los equinodermos adultos es muy variable. El pepino de mar *Synaptula hydriformis* del Caribe mexicano, que vive entre frondas de algas de la zona somera, mide ~3-6 mm de largo. *Euapta godeffroyi*, una especie de pepino de mar del Pacífico mexicano puede alcanzar más de 3 m de largo.

Los equinodermos pueden habitar desde pozas de marea, hasta profundidades abisales mayores a 11 000 m. Viven en cualquier tipo de ambiente marino, incluso ambientes extremos como las ventilas hidrotermales, infiltraciones de metano (Sibuet y Olu, 1998) y cuevas anquihalinas (Solís-Marín et al., 2010). También pueden encontrarse a cualquier temperatura, desde las zonas tropicales hasta los polos. Además, son de los componentes principales de las comunidades que viven en el piso oceánico (Hendler et al., 1995). No todos los equinodermos son bentónicos, existen

Recibido: 07 mayo 2012; aceptado: 04 marzo 2013

algunas especies pelágicas (p.e. *Enipniastes eximia*) las cuales pasan la mayor parte de su vida nadando en la columna de agua. El grupo consta de más de 7 000 especies vivientes descritas hasta el momento y 13 000 especies fósiles (Pawson, 2007).

Los equinodermos son dioicos, con una alta frecuencia de especies hermafroditas. La reproducción ocurre generalmente en la columna de agua después de que los gametos son liberados en ella. Existen especies incubadoras especialmente en las aguas frías de los océanos Ártico y Antártico. Muchas especies, además de poseer alguna forma de reproducción de las antes mencionadas, también se pueden reproducir asexualmente por medio de la fisiparidad (fraccionamiento voluntario o involuntario del cuerpo), dando lugar a individuos genéticamente idénticos (clones) (Hyman, 1955). Las larvas de todos los equinodermos se pueden reproducir asexualmente (Eaves y Palmer, 2003).

El phylum Echinodermata se encuentra divido en 5 clases: clase Crinoidea (lirios de mar), clase Asteroidea (estrellas de mar) (Fig. 1), clase Ophiuroidea (estrellas quebradizas y estrellas canasta) (Fig. 2), clase Echinoidea (erizos, galletas y bizcochos de mar) (Fig. 3) y la clase Holothuroidea (pepinos de mar) (Fig. 4).

Diversidad

La extensión litoral de México y su gran diversidad de hábitats han permitido la existencia de 643 especies de equinodermos (datos de la Colección Nacional de Equinodermos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México), aproximadamente el 10% del total mundial. La clase Crinoidea es la menos representada con 29 especies (4% del total para México), mientras que la clase Ophiuroidea presenta la mayor riqueza con 197 especies (31%); la clase Asteroidea es la segunda mejor representada con 185 especies (29%) y la clase Echinoidea es la tercera más rica con 119 especies (19%) reportadas para ambos océanos Pacífico y Atlántico. Finalmente, está la clase

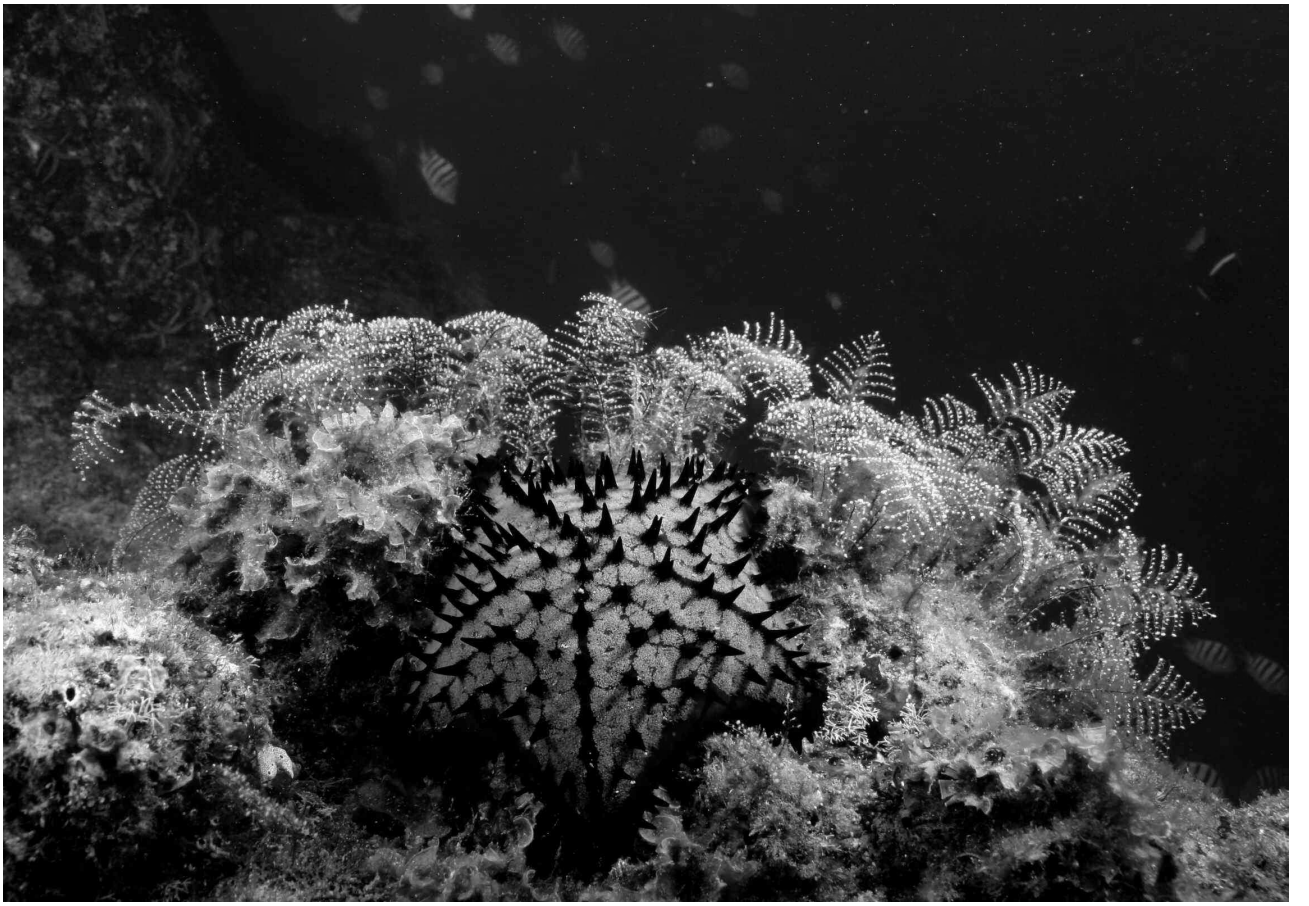


Figura 1. *Nidorellia armata*. Golfo de California (Foto: Dr. Carlos Sánchez O.).

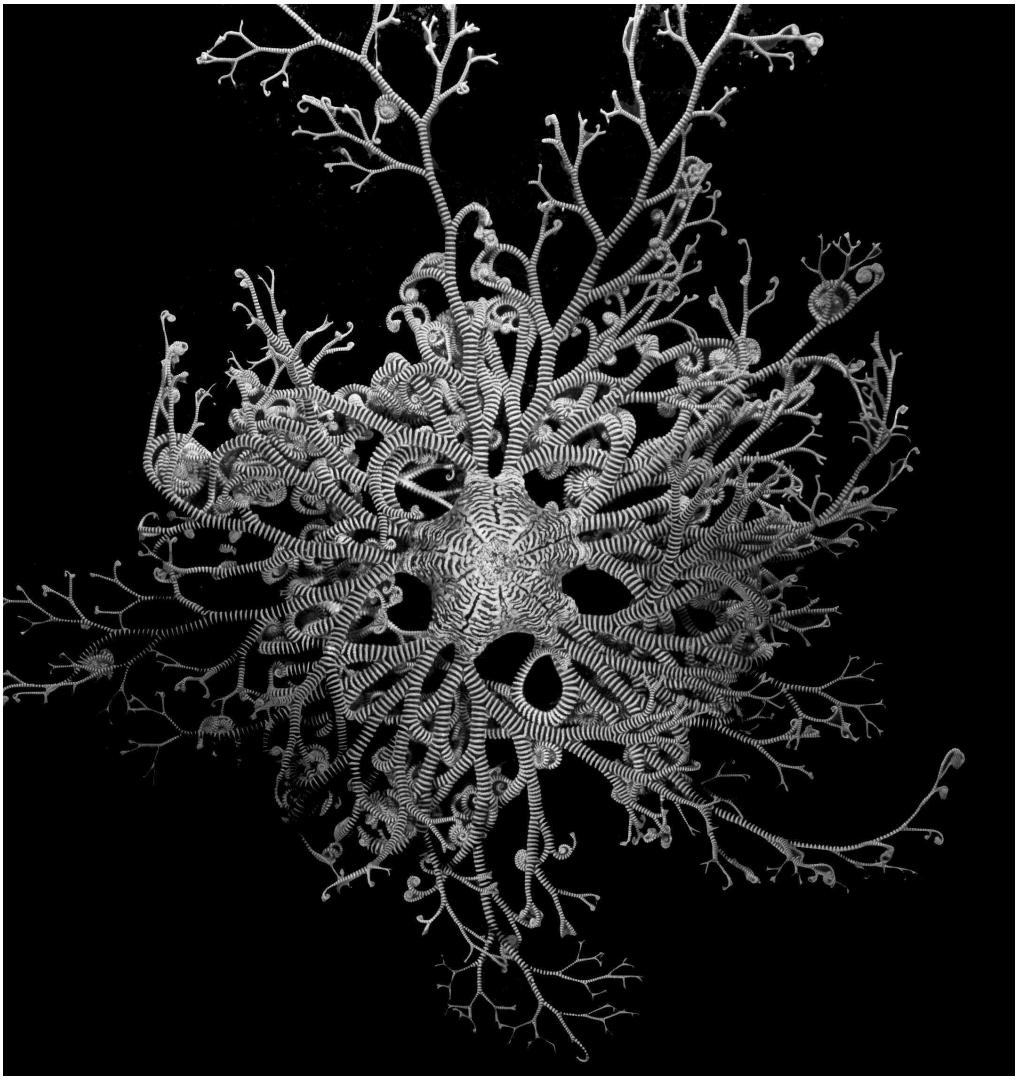


Figura 2. *Astrodyctium panamense*. Golfo de California (Foto: Dr. Carlos Sánchez O.).

Cuadro 1. Riqueza de equinodermos en México por clase y sus correspondientes categorías taxonómicas descendentes

Clase	*Órdenes*	*Familias*	*Géneros*	*Especies*
Crinoidea	5	11	23	29
Asteroidea	7	29	92	185
Ophiuroidea	2	15	57	197
Echinoidea	9	22	61	119
Holothuroidea	6	15	50	113

Holothuroidea con 113 especies (17%) (Solís-Marín et al., 2013) (Cuadro 1).

Aunque el golfo de California posee una gran diversidad para algunas clases de equinodermos, no existen registros de crinoideos en esta área. En el golfo de California existe una gran variedad y abundancia de géneros de asteroideos mayor que en el mar Caribe. Existen un total de 58 especies y 25 de éstas se distribuyen en aguas profundas (> 200 m). Los géneros más representativos son: *Astropecten, Luidia, Nidorellia, Oreaster, Pharia, Phataria* y *Heliaster* (Solís-Marín et al., 1993). Existen 71 especies de ofiuroideos que habitan las aguas del golfo de California, pertenecientes a 2 órdenes, 14 familias y 34 géneros. *Ophiactis savignyi* es la especie con la más amplia distribución en aguas someras de esta zona. *Ophiothrix spiculata* es la más abundante y frecuente en las aguas profundas de esta cuenca. El golfo de California es el área que posee el tercer lugar en riqueza de especies de equinoideos, después del golfo de México y Caribe

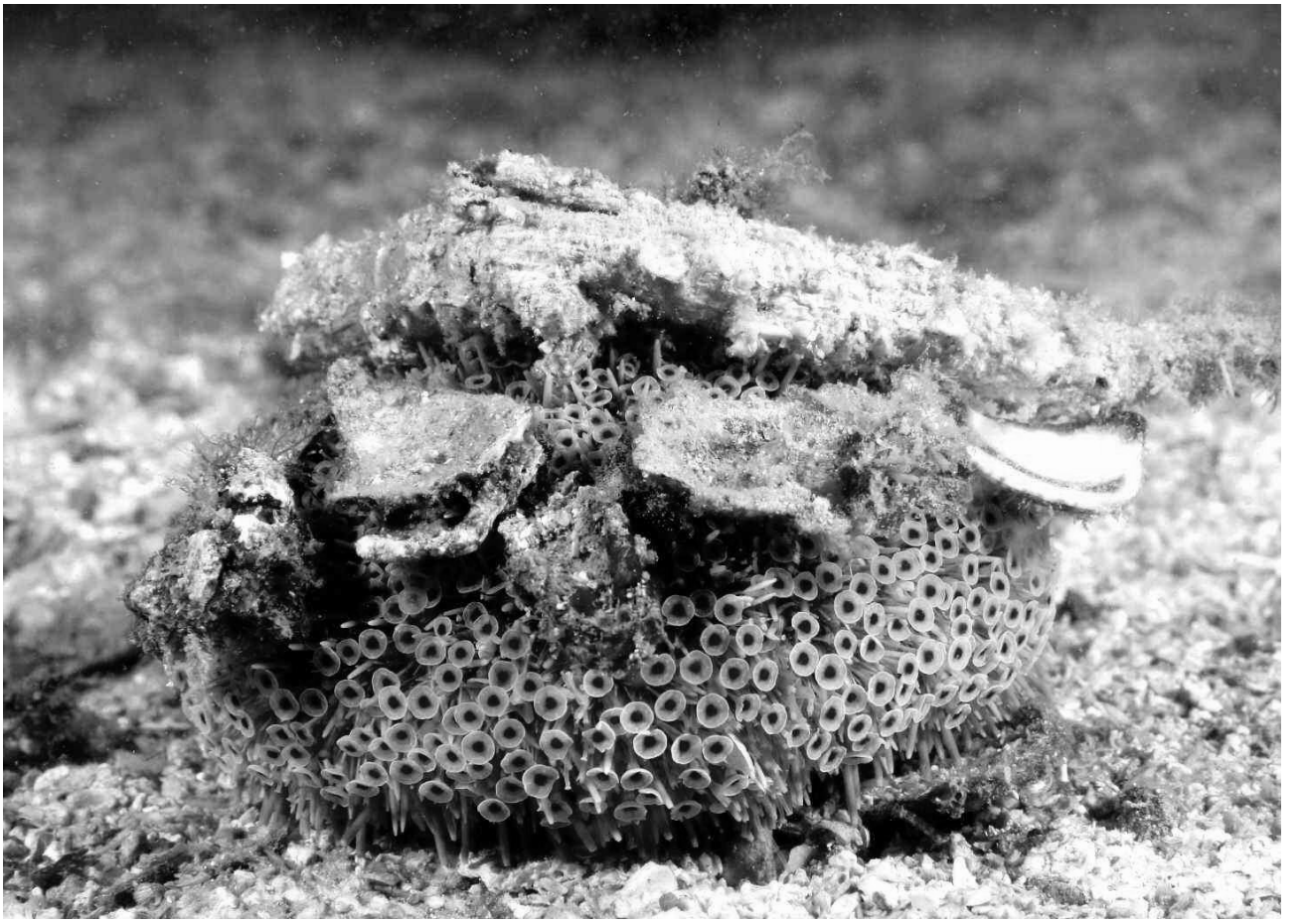


Figura 3. *Toxopneustes roseus*. Golfo de California (Foto: Dr. Carlos Sánchez O.).

Cuadro 2. Riqueza de especies de cada clase de equinodermos para las 4 regiones marinas de México

	Crinoidea	*Asteroidea*	*Ophiuroidea*	*Echinoidea*	*Holothuroidea*
Golfo de California	0	58	71	39	64
Pacífico	4	59	63	37	53
Golfo de México	25	96	79	59	33
Caribe	13	51	78	50	33

mexicano, con un total de 39 (Solís-Marín et al., 2005), 12 de las cuales se distribuyen en aguas profundas; las más características son: *Hesperocidaris asteriscus*, *H. perplexa*, *Arbacia incisa*, *Astropyga pulvinata*, *Centrostephanus coronatus*, *Echinometra vanbrunti*, *Lovenia cordiformis*, *Encope wetmorei*, *E. micropora*, *Clypeaster europacificus*, *Agassizia scrobiculata* y *Mellita grantii*. Esta región alberga la mayor riqueza de pepinos de mar en México, con 64 especies ahí reportadas. Casi todas las especies (45) tienen amplia distribución geográfica, desde el golfo de California hasta Centroamérica o las islas Galápagos. Muy pocas especies, sólo 2, tienen una distribución norteña, desde Alaska hasta el golfo de California. La mayoría de las especies ahí registradas tienen distribuciones batimétricas someras. Sólo 15 de las 58 especies fueron recolectadas a más de 200 m de profundidad. Las especies de pepinos de mar más característicos del golfo de California son: *Holothuria* (*Selenkothuria*) *lubrica*, *H.* (*Thymiosycia*) *arenicola*, *H.* (*T.*) *impatiens*, *H.* (*Halodeima*) *inornata*, *H.* (*Stauropora*) *fuscocinerea*,

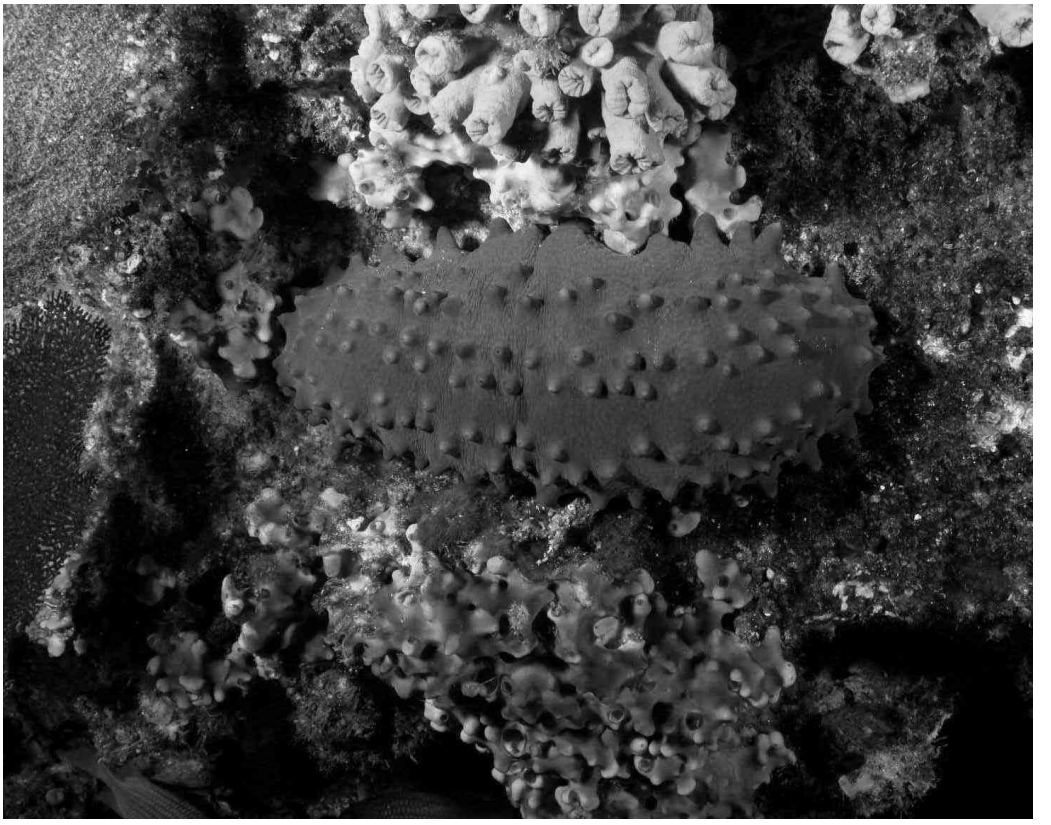


Figura 4. *Isostichopus fuscus*. Golfo de California (Foto: Dr. Carlos Sánchez O.).

H. (*Platyperona*) *difficilis*, *Isostichopus fuscus*, *Neothyone gibbosa* y *N. gibber* (Solís-Marín et al., 2005, 2009) (Cuadro 2).

En la costa del Pacífico, los crinoideos están representados sólo por 4 especies (13.7% del total de México) presentes en la costa occidental de la península de Baja California y en los campos de nódulos polimetálicos cercanos al archipiélago de Revillagigedo y la fractura de Clarión. Los crinoideos pedunculados se distribuyen de los 3 000 a los 4 500 m de profundidad, mientras que los de vida libre se encuentran entre los 12 y 3 234 m. La especie de hyocrínido, *Hyocrinus foelli* Pawson y Roux, 1999, es el único reportado para el archipiélago Revillagigedo. La clase Asteroidea en la costa del Pacífico mexicano es de gran interés, no sólo por el gran número de géneros característicos de esta área, sino también por las relaciones cercanas que las especies endémicas mantienen con las especies del Indo-Pacífico. Existen 59 especies en total; de éstas, el 68% (41 especies) se comparten con el golfo de California, 47% se distribuyen en aguas someras y 12% se presentan únicamente en la costa occidental de la península de Baja California. Sólo 10 especies se han encontrado también en las islas Revillagigedo (Caso, 1962; Honey-Escandón et al., 2008). Los géneros de asteroideos más representativos son: *Astropecten*, *Luidia, Nidorellia*, *Pharia, Phataria*, *Heliaster* y *Henricia* (Solís-Marín et al., 1993). El océano Pacífico tiene la riqueza más baja de ofiuroideos de todas las aguas mexicanas, con sólo 63 especies, distribuidas en 2 órdenes, 12 familias y 28 géneros. De éstas, sólo 23 especies están restringidas a las costas del Pacífico de México y el resto (40 especies) están compartidas con el golfo de California. El orden Ophiurida es el más rico en familias de la clase Ophiuroidea con 9. El género con mayor número de especies es *Amphiodia* con un total de 7. *Ophiactis savignyi* es la especie de ofiuroideo con distribución más amplia en aguas someras, se distribuye a lo largo del golfo de California, golfo de México y el Caribe mexicano; se ha registrado para 8 estados de la República Mexicana, además de las islas Revillagigedo e islas Marías. *Ophiocoma aethiops* también está ampliamente distribuida en aguas someras en el océano Pacífico y se ha registrado para 7 estados, así como en las islas Revillagigedo. En el Pacífico mexicano, incluida la costa occidental de la península de Baja California, habitan 37 especies de equinoideos, clasificados en 25 géneros, 14 familias y 7 órdenes. Un total de 27 especies son

compartidas con el golfo de California. Las especies más comunes son: *Eucidaris thouarsii*, *Diadema mexicanum*, *Centrostephanus coronatus*, *Arbacia incisa*, *Echinometra vanbrunti*, *Clypeaster europacificus*, *Encope micropora*, *E. perspectiva* y *E. wetmorei* (Honey-Escandón et al., 2008). Esta región es la segunda más rica en especies de pepinos de mar, con un total de 53. Diez de ellas se presentan sólo en la costa occidental de la península de Baja California y 7 también lo están en la costa del Pacífico. De estas 53 especies, 46 también se distribuyen en el golfo de California y su área de distribución puede extenderse al sur hasta las islas Galápagos. Las especies más características son casi las mismas que para el golfo de California: *Afrocucumis ovulum*, *Holothuria* (*Selenkothuria*) *lubrica*, *H.* (*Semperothuria*) *imitans*, *H.* (*Thymiosycia*) *arenicola*, *H.* (*T.*) *impatiens*, *H.* (*Halodeima*) *inornata*, *H.* (*Mertensiothuria*) *hilla*, *H.* (*Stauropora*) *fuscocinerea*, *Isostichopus fuscus*, *Neothyone gibbosa* y *N. gibber* (Honey-Escandón et al., 2008) (Cuadro 2).

El golfo de México es el área de mayor riqueza para las clases Crinoidea, Asteroidea, Ophiuroidea y Echinoidea. En México, 25 especies (86.2% del total para el país) de crinoideos habitan el golfo de México y la mayoría se distribuye en el banco de Campeche. Este banco alberga 22 de las 25 especies presentes en todo el golfo, alrededor del 75.8% del total de especies de crinoideos para aguas mexicanas. Diecisiete especies (68% de la especies en el golfo de México) se encuentran en aguas menores a 200 m de profundidad, mientras que 23 especies habitan las zonas más profundas del golfo. Los crinoideos comatúlidos representan el 76% (19 especies) del total del número de especies presentes en el golfo de México; los crinoideos pedunculados conforman el 20.6% (6 especies) y sólo hay 1 especie (4%) de crinoide cyrtocrínido, *Holopus rangii*, presente en el banco de Campeche. Existen 96 especies de estrellas de mar en el golfo de México. Casi la mitad de ellas (48) se distribuyen en aguas profundas (> 200 m) y 29 especies tienen una amplia distribución batimétrica. Los géneros más comunes son: *Luidia*, *Astropecten*, *Cheiraster*, *Linckia*, *Pteraster* y *Echinaster* (Durán-González et al., 2005). El número de especies de ofiuroideos del golfo de México es de 79. De esta área, el estado de Yucatán es el más rico con un total de 46 especies. *Ophiactis savignyi* es la especie más frecuentemente encontrada en el golfo de México, especialmente en el estado de Veracruz. El número de especies de equinoideos para el golfo de México es de 59. De éstas, 30 especies (52%) están presentes en aguas profundas (> 200 m). Las especies de aguas someras más comunes, que también tienen una amplia distribución batimétrica (0-80 m) son: *Eucidaris tribuloides*, *Astropyga magnifica*, *Arbacia punctulata*, *Lytechinus variegatus carolinus* y *Encope michelini*. En la plataforma externa, en el rango de 80 a 190 m están presentes *Clypeaster ravenelii* y especies del género *Brissopsis*. Finalmente, *Plesiodiadema antillarum* y *Brissopsis atlantica* se localizan en el talud a 200 m. Geográficamente, *Encope aberrans*, *Clypeaster subdepressus* y *Echinolampas depressa* están restringidas al banco de Campeche, Yucatán y cabo Catoche, Quintana Roo (Laguarda-Figueras et al., 2005a). El golfo de México es el área con menor riqueza de pepinos de mar con únicamente 33 especies. Dos de estas especies también se distribuyen en la costa del Pacífico y 20 se distribuyen también en las aguas someras del Caribe mexicano. El resto (15 especies) está presente en aguas profundas del golfo de México, a más de 200 m de profundidad. Las especies más comunes son *Holothuria* (*Halodeima*) *grisea*, *H.* (*H.*) *floridana*, *H.* (*Selenkothuria*) *glaberrima*, *H.* (*Semperothuria*) *surinamensis* e *Isostichopus badionotus* (Durán-González et al., 2005) (Cuadro 2).

En el Caribe mexicano, la fauna de crinoides no es tan rica como en el golfo de México; sin embargo, la diversidad de ecosistemas (arrecifes de coral, planicies de fondos arenosos, taludes pronunciados) hacen posible la existencia de 13 especies, que representan el 44.8% de los lirios de mar reportadas para aguas mexicanas. En el Caribe, los crinoides pedunculados representan el 23%, con 3 especies reportadas, que habitan el banco Arrowsmith y el área del canal de Yucatán; mientras que los comatúlidos conforman el mayor porcentaje (76%) con 10 especies en la misma área. La especie más frecuentemente encontrada es el isocrínido *Endoxocrinus parrae*, junto con los crinoideos de vida libre: *Davidaster rubiginosus*, *Comactinia meridionalis* y *Crinometra brevipinna*. Un total de 13 especies (84%) están compartidas con el golfo de México. Los crinoideos pedunculados están presentes en el banco de Campeche y en el Caribe a profundidades que van desde los 86 a los 143 m en las áreas someras; de los 747 a los 1 245 m en su límite más profundo. En la misma región, los crinoideos comatúlidos se pueden encontrar desde los 2 a los 200 m en un rango somero y de los 200 a más de 3 500 m en las áreas más profundas. Para la clase Asteroidea, el Caribe mexicano es el área de menor riqueza, con sólo 51 especies, 42 de ellas (79%) compartidas con el golfo de México. De estas 51 especies, 14 se encuentran en aguas profundas (> 200 m) y 29 tienen un intervalo batimétrico de 0 a más de 200 m. Los géneros más comunes son casi los mismos que para el golfo de México: *Luidia*, *Astropecten*, *Cheiraster* y *Echinaster* (Laguarda-Figueras et al., 2005b). El Caribe mexicano es la segunda área con mayor riqueza de ofiuroideos de los mares mexicanos con 78 especies. Sus patrones de distribución geográfica son diversos, pero los que tienen la más amplia distribución en aguas someras del golfo de México y el Caribe mexicano son: *Ophiolepis elegans*,

O. impressa, *Ophiocoma echinata*, *Ophioderma cinereum*, *Ophiactis savignyi* y *Ophiothrix angulata*. Las especies de profundidad, con las áreas de distribución más amplias para ambas zonas son: *Ophiolepis elegans*, *O. impressa*, *Ophioderma cinereum* y *Ophiothrix angulata*. Un total de 49 especies son compartidas con el golfo de México. Respecto a los equinoideos, las costas del Caribe mexicano son el área menos estudiada de todas. Sin embargo, es la segunda área en riqueza con un total de 50 especies; 39 de ellas compartidas con el golfo de México. Las especies más características que se distribuyen en aguas someras son: *Encope aberrans*, *E. michelini*, *Clypeaster subdepressus*, *Cassidulus caribaearum*, *Diadema antillarum, Echinomentra lucunter*, *E. viridis*, *Eucidaris tribuloides* y *Tripneustes ventricosus* (Durán-González et al., 2005). El Caribe mexicano alberga 33 especies de pepinos de mar. La gran mayoría (27 especies) se distribuye también en el resto de los países que constituyen el mar Caribe y los cayos de Florida. Las especies más características son: *Holothuria* (*Halodeima*) *floridana*, *H.* (*H.*) *grisea*, *H.* (*H.*) *mexicana*, *H.* (*Semperothuria*) *surinamensis*, *H.* (*Thymiosycia*) *arenicola*, *H.* (*T.*) *impatiens*, *H.* (*T.*) *thomasi*, *Isostichopus badionotus*, *I. macroparentheses* y *Euapta lappa* (Laguarda-Figueras et al., 2001, 2005b) (Cuadro 2).

La delimitación de los endemismos en especies marinas es difícil debido a la dispersión de las larvas a través de las corrientes oceánicas. Sin embargo, México posee algunas especies que son endémicas del país o de alguna región en particular. El golfo de California, debido a sus características oceanográficas y geológicas únicas, alberga la mayoría de los endemismos de equinodermos en el país, con un total de 5 especies. El equinoideo *Encope grandis* se registra únicamente para este golfo y se encuentra tanto en la costa continental, como en las islas del mismo. Asimismo, 3 especies de ofiuros son endémicos: *Ophiacantha hirta*, *Amphiophiura oligopora* y *Amphiura seminuda*. Finalmente, una especie pepino de mar de aguas someras, *Athyone glasselli*, también se encuentra restringido a esta área. Para el norte del océano Pacífico de México, 2 especies de crinoideos, *Fariometra parvula* y *Florometra taneri* son endémicas de la provincia Californiana. La única especie endémica del golfo de México, es el ofiuroideo *Amphiodia guillermosoberoni*, de la laguna de Términos, en el estado de Campeche. Esta especie fue hallada y descrita por Caso (1979). Su distribución se restringe a la laguna de Términos debido, probablemente al tipo de sedimento y a la salinidad prevaleciente dentro de la laguna (de 4 a 26 ppm), ésta incrementa a más de 26 ppm fuera de la misma. La especie es más abundante en sitios donde la salinidad va de 16 a 21 ppm. *Amphiodia guillermosoberoni* es el único ofiuroideo mexicano conocido que habita a bajas salinidades. Sólo una especie de asteroideo es endémico para la región del Caribe mexicano, *Copidaster cavernicola*. Esta especie, recientemente descrita (Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2010), es el único asteroideo conocido que habita una cueva anquialina (Cenote Aerolito) en la isla de Cozumel (Solís-Marín y Laguarda-Figueras, 2008; Solís-Marín et al., 2010).

El listado de los equinodermos de México aún no está completo, probablemente existan nuevos registros y nuevas especies de equinodermos en ambientes y en regiones poco estudiados de las costas mexicanas, donde el tipo de sustrato, profundidad e inclinación del fondo, entre otros factores, han hecho imposible su muestreo usando métodos convencionales. Si graficamos el número de publicaciones con descripciones originales (especies nuevas) de los equinodermos habitantes de los mares mexicanos, cada 5 años, desde el primer reporte en 1756 hasta el año 2011, obtenemos una curva acumulativa de descripción de especies por año (Fig. 5). Esta curva todavía no alcanza una asíntota, lo que indica que el número de especies descritas para México aún puede aumentar. Así mismo, es importante incrementar los estudios de ecología del grupo en los mares mexicanos, lo cual nos permitirá conocer el estado actual de las poblaciones.

La pesca de pepino de mar en el Pacífico mexicano comenzó a finales de los años 80 y en 1991 la captura de *Isostichopus fuscus* (pepino café) excedió las 1 000 toneladas (Reyes-Bonilla et al., 2008). A pesar de los esfuerzos para regular la pesquería de pepinos de mar en México, la pesca ilegal continúa. *Isostichopus fuscus* está actualmente en la lista de especies protegidas (NOM-059-ecol-2001) y a la fecha, 4 especies de pepinos de mar son explotados en el golfo de México y el Caribe mexicano: *Holothuria mexicana*, *H. floridana*, *Astichopus multifidus* e *Isostichopus badionotus* (Zetina-Moguel et al., 2003) y para el Pacífico mexicano, se extraen *I. fuscus*, *Holothuria inornata* y *Parastichopus parvimensis*. En el Diario Oficial de la Federación, publicado el viernes 30 de marzo del 2012, se estableció la veda permanente para la pesca de todas las especies de pepino de mar en la península de Yucatán, exceptuando la zona entre isla Arena, Campeche y Progreso, donde se ha establecido veda temporal del 1º de abril de 2012 al 14 de abril del 2013. De la misma manera, la pesquería de erizos de mar en México no está regulada y también es una amenaza para los equinodermos en el país. Dos especies de equinoideos se explotan en el Pacífico mexicano: *Strongylocentrotus purpuratus* y *S. franciscanus*. También, varias especies de estrellas de mar son explotadas ilegalmente para el comercio de *"*souvenir*"* poniendo en peligro sus poblaciones (p.e. *Oreaster reticulatus* en el Caribe mexicano y el género *Pisaster* de

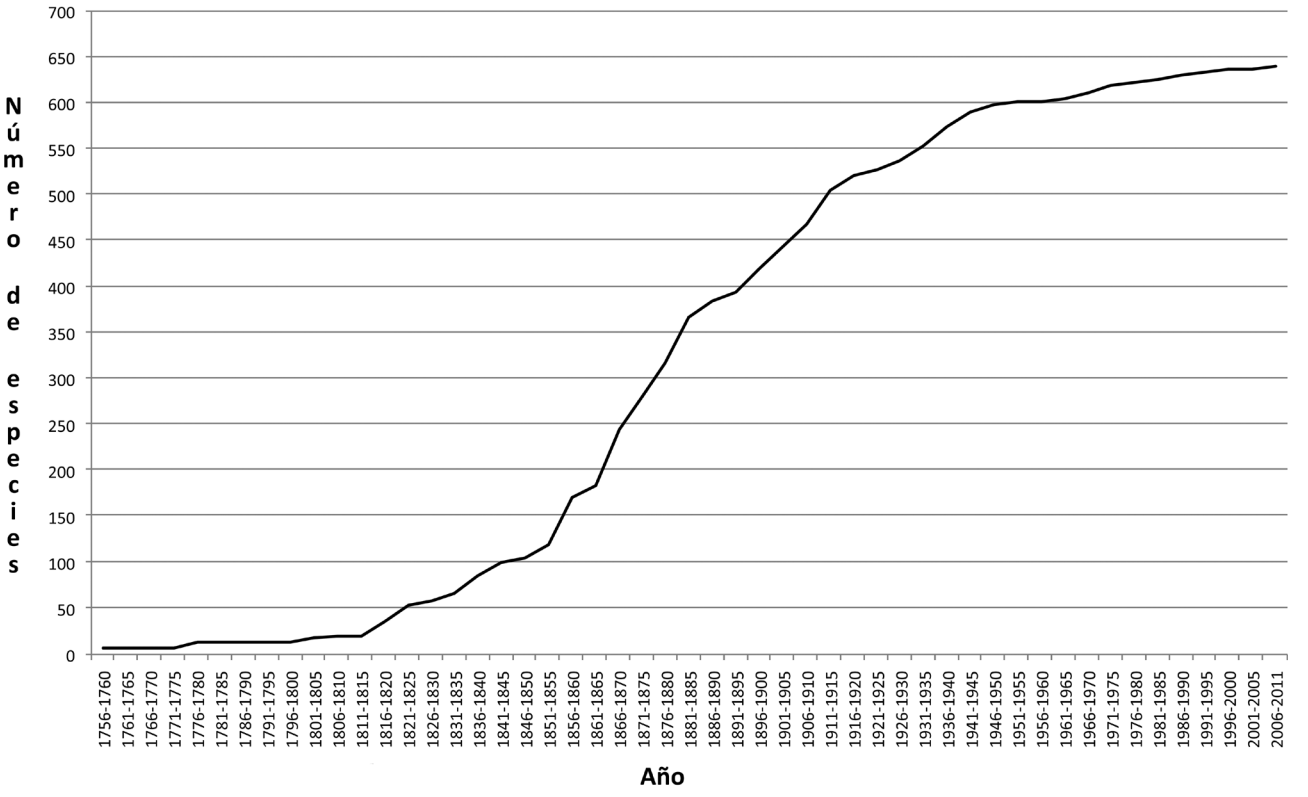


Figura 5. Curva acumulativa de descripción de especies registradas para México cada 5 años, desde 1756 a 2011.

las aguas del Pacífico de Baja California). Actualmente, no existe regulación alguna para evitar su sobre-explotación.

Agradecimientos

A la Técnica Académica del Laboratorio de Sistemática y Ecología de Equinodermos del ICML, UNAM, Alicia Durán González por la labor técnica desarrollada durante la realización del presente trabajo. FASM agradece a DGAPA, UNAM el financiamiento a través del proyecto PAPIIT IN207011.

Literatura citada

Brusca, R. C. y G. J. Brusca. 1990. Invertebrates. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 922 p.

Caso, M. E. 1962. Estudios sobre equinodermos de México. Contribución al conocimiento de los equinodermos de las Islas Revillagigedo. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 33:293-330.

Caso, M. E. 1979. Descripción de una nueva especie de ofiuroideo de la laguna de Términos, *Amphiodia guillermosoberoni* sp. nov. Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 6:161-184.

Durán-González, A., A. Laguarda-Figueras, F. A. Solís-Marín, B. E. Buitrón Sánchez, C. A. Gust y J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) de las aguas mexicanas del Golfo de México. Revista de Biología Tropical 53(Supl. 3):53-68.

Eaves, A. A. y A. R. Palmer. 2003. Widespread cloning in echinoderm larvae. Nature 425:146.

Hendler, G., J. E. Miller, D. L. Pawson y P. M. Kier. 1995. Sea Stars, sea urchins & Allies: Echinoderms of Florida & the Caribbean. Smithsonian Institution Press, Washington. 390 p.

Honey-Escandón, M., F. A.Solís-Marín y A. Laguarda-Figueras. 2008. Equinodermos (Echinodermata) del Pacífico Mexicano. Revista de Biología Tropical 56(Supl. 3):57-73.

Hyman, L. H. 1955. The Invertebrates, vol. 4: Echinodermata, the Coelomate Bilateria. McGraw Hill, New York. 763 p.

Laguarda-Figueras, A., F. A.Solís-Marín, A. Durán-González, P. Hernández Pliego y R. Del Valle-García. 2001. Holoturoideos (Echinodermata: Holothuroidea) del Caribe Mexicano: Puerto Morelos. Avicennia 14:7-46.

Laguarda-Figueras, A., A. I. Gutiérrez-Castro, F. A. Solís-Marín, A. Durán-González y J. Torres-Vega. 2005a. Equinoideos (Echinodermata: Echinoidea) del Golfo de México. Revista de Biología Tropical 53(Supl. 3):69-108.

Laguarda-Figueras, A., F. A. Solís-Marín, A. Durán-González, C. Ahearn, B. E. Buitrón Sánchez y J. Torres-Vega. 2005b. Equinodermos (Echinodermata) del Caribe Mexicano. Revista de Biología Tropical 53(Supl. 3):109-122.

Pawson, D. L. 2007. Phylum Echinodermata. Zootaxa 1668: 749-764.

Samyn, Y., D. Vandenspiegel y C. Massin. 2006. Taxonomie des holothuries des Comores. AbcTaxa 1:1-130.

Sibuet, M. y K. Olu. 1998. Biogeography, biodiversity and fluid dependence of deep-sea cold-seep communities at active and passive margins. Deep-Sea Research II 45:517-567.

Solís-Marín, F. A. y A. Laguarda-Figueras. 2008. Equinodermos. *In* Biodiversidad acuática de la Isla de Cozumel, L. M. Mejía-Ortiz (ed.). Conabio-Universidad de Quintana Roo-Plaza y Valdés, D. F. p. 187-214.

Solís-Marín, F. A. y A. Laguarda-Figueras. 2010. A new species of starfish (Echinodermata: Asteroidea) from an anchialine cave in the Mexican Caribbean. Revista Mexicana de Biodiversidad 81:663-668.

Solís-Marín, F. A., M. D. Herrero-Pérezrul., A. Laguarda-Figueras y J. Torres-Vega. 1993. Asteroideos y equinoideos de México (Echinodermata). *In* Biodiversidad marina y costera de México, S. I. Salazar-Vallejo y N. E. González (eds.). Conabio-CIQRO, México. p. 91-105.

Solís-Marín, F. A., A. Laguarda-Figueras, A. Durán-González, C. Ahearn-Gust y J. Torres-Vega. 2005. Equinodermos (Echinodermata) del Golfo de California, México. Revista de Biología Tropical 53(Supl. 3):123-137.

Solís-Marín, F. A., J. A. Arriaga-Ochoa, A. Laguarda-Figueras, S. C. Frontana-Uribe y A. Durán-González. 2009. Holoturoideos del Golfo de California. CONABIO-UNAM, D. F. 165 p.

Solís-Marín, F. A., A. Laguarda-Figueras, F. Vázquez-Gutiérrez, L. Mejia y G. Yáñez. 2010. Echinoderm fauna of Anchialine caves in Cozumel Island, Mexico. *In* Echinoderms: Durham: Proceedings of the 12th International Echinoderm Conference, 7-11 August 2006, L. G. Harris (ed.). Durham, New Hampshire. p. 259-261.

Solís-Marín F. A., M. B. I. Honey-Escandón, M. D. Herrero-Pérezrul, F. Benítez-Villalobos, J. P. Díaz-Martínez, B. E. Buitrón-Sánchez, J. S. Palleiro-Nayar y A. Durán-González. 2013. The echinoderms of Mexico: biodiversity, distribution and current state of knowledge. *In* Echinoderm research and diversity in Latin America, J. J. Alvarado-Barrientos y F. A. Solis-Marin (eds.). Springer-Verlag, Berlin. p. 11-65.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S450-S459, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32264

Biodiversidad de peces en México

Biodiversity of fishes in Mexico

Héctor Espinosa-Pérez✉

Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.
✉ *hector@unam.mx*

Resumen. México es reconocido como un país mega-diverso donde los peces constituyen el grupo de vertebrados con mayor riqueza de especies, ya que en la actualidad se conocen un total de 2 763 especies en el país, y éstas representan aproximadamente el 9.8% del total de los peces conocidos en el mundo. Cada pez tiene una historia evolutiva única, por lo cual existe una gran diversidad de formas que ocupan gran parte de los también diversos ecosistemas acuáticos del territorio nacional. En este trabajo se ofrece el panorama actual de la ictiofauna mexicana, que incluye 505 peces dulceacuícolas, 2 224 marinos y 563 estuarinos y vicarios; caracterizados como especies de distribución de las regiones neártica, neotropical o de transición en la parte continental y por 7 provincias marinas. También se muestra la diversidad de las formas, reproducción y comportamiento de algunos grupos de especies, complementada con cuadros acerca de la clasificación taxonómica y ecológica de la diversidad íctica, así como una gráfica sobre el incremento del conocimiento de los peces en el país desde el siglo XVIII.

Palabras clave: diversidad, ictiofauna mexicana.

Abstract. Mexico is recognized as a mega diverse country, where the fishes are the group of vertebrates with the highest species richness; this group includes 2 763 known species and represents 9.8% of the total number of known species in the world. Each group of fish has a unique evolutionary history, therefore an ample variety of forms exists that occupy a wide part of the aquatic habitats of Mexico. This paper presents a current review of the Mexican fish fauna, which includes 505 freshwater, 2 224 marine and 563 estuarine and vicarian species, characterized as having neartical, neotropical or transitional distributions on continental waters and from 7 marine provinces. The diversity of shapes, reproduction and behavior of some species are also shown, enhanced with tables about the taxonomic and ecological classification of the fish fauna, as well as a graph that shows the increasing knowledge of the fishes in the country since the 18th century.

Key words: diversity, Mexican ichthyofauna.

Introducción

México es reconocido como un país mega-diverso en muchos grupos de plantas y animales. En el caso de los peces, los vertebrados más abundantes en el planeta, la riqueza de especies también es considerable, en especial si se toma en cuenta que los peces constituyen más de la mitad del total de todos los vertebrados del mundo, que suman un total de 54 711 especies reconocidas (Nelson, 2006). Hasta el momento se conocen 27 977 (<31 000, Eschmeyer, 2010) especies válidas de peces, mientras que el resto de los vertebrados tetrápodos suman 26 734 especies (Nelson, 2006). Año con año se conocen y describen muchas especies, y aunque algunas son puestas en sinonimia, el conocimiento de peces antes desconocidos, excede al número de especies del resto de los vertebrados. En una proyección mundial se espera que a fines de 2015 se lleguen a conocer más de 28 400 especies, además se espera describir más de 5 000 especies de peces marinos en los próximos años (Eschmeyer, 2010).

El término "pez" no se encuentra en ninguna clasificación taxonómica, pero este grupo de organismos incluye a todos los vertebrados acuáticos con respiración branquial, línea lateral, escamas y opérculos que habitan los cuerpos de agua del mundo. El conjunto incluye desde los organismos más simples como el anfioxo, que se caracteriza por poseer las 4 principales características de los cordados: simetría bilateral, presencia de notocorda, cordón nervioso tubular simple en posición dorsal y hendiduras branquiales faríngeas, y que en un plan simplificado, podría ser considerado como el arquetipo de los peces; hasta los grupos más primitivos, como las lampreas y los peces bruja, reconocidos como líneas evolutivas separadas de la

Recibido: 25 junio 2012; aceptado: 26 marzo 2013

de los peces y que por su falta de mandíbula, se consideran más afines a los grupos fósiles como los ostracodermos.

En este trabajo también se revisan los grupos de los Gnatostomados (peces mandibulados) que incluye a los tiburones, rayas (Elasmobranchii) y quimeras (Holocephali), ubicado en una línea evolutiva más basal y separada de la de los peces, debido a que son organismos condrictios (poseen cartílagos en lugar de huesos); y el grupo de los peces verdaderos o teleósteos, que comprenden a la gran mayoría de los peces conocidos actualmente.

Descripción morfológica del grupo. Es difícil definir a un pez, debido a la gran diversidad de caracteres y adaptaciones de las más de 27 977 especies que existen en la actualidad (Nelson, 2006). Además cada grupo de peces tiene una historia evolutiva única que ha sido adquirida durante millones de años; sin embargo, un pez se puede caracterizar como un cordado acuático, poiquilotermo, que presenta apéndices en forma de aletas y que respira principalmente por medio de branquias. El cuerpo en muchas de las especies está cubierto de escamas, aunque existen algunos sólo parcialmente cubiertos, o que carecen totalmente de ellas.

Las escamas de algunos peces pueden estar adaptadas a las profundidades, como las de los peces murciélago de la familia Ogcocephalidae, donde tienen forma de estrella y están asociadas a la línea lateral, ésta última también es un carácter distintivo de los peces. Las escamas pueden ser simples de tipo cicloide, ctenoide, romboide (como las de los pejelagartos), cosmoide (peces pulmonados) o placoides, que en los tiburones forman superficies parecidas a las lijas.

La forma de un pez puede ser desde la típica de los Perciformes, como los meros y mojarras, fusiforme como el atún, redonda como el pez globo, alargada como las anguilas y morenas, o aplanada como los lenguados, las rayas y las mantarrayas. Aunque también existen formas aberrantes, principalmente en peces de grandes profundidades marinas.

La coloración de los peces depende del ecosistema en que viven y de los depredadores que tenga, por lo que puede ser muy variable y abarcar colores oscuros, claros, brillantes, metálicos, transparentes e incluso iridiscentes, además de presentar diversas ornamentaciones en forma de bandas, rayas, motas, ocelos, lunares, etc. Las espinas también pueden ser de formas diversas, desde las normales en forma de aguja, a las aserradas como anzuelos; aunque pueden también estar modificadas, como en el caso del illicium (línea) y esca (carnada) de los peces pescadores o rapes de la familia Lophiidae. Por otra parte, unas 50 especies carecen de ojos, debido a que habitan en cuevas, como la especie de carácido *Astyanax mexicanus* de las cuevas de San Luis Potosí y Tamaulipas.

Los peces pueden ser de tallas pequeñas, como el ciprínido *Paedocypris progenetica* de Indonesia y Sumatra, que llega a medir 7.9 mm en su vida adulta; en nuestro país, las especies del género *Rivulus* alcanzan hasta 2 cm y algunos góbidos y tripterígidos no llegan a los 2.5 cm de longitud en su etapa adulta. Por otro lado, el tiburón ballena *Rhincodon typus*, que se distribuye en los mares tropicales del mundo, incluyendo los mexicanos, puede llegar a medir hasta 14 m de longitud total (Helffman et al., 2007).

Hábitats. Los peces ocupan todos los hábitats acuáticos posibles, pueden vivir en el Tíbet a elevaciones de más de 5 200 m sobre el nivel del mar, donde algunos peces de la familia Balitoridae son dominantes y exitosos; en el Lago Titicaca, Bolivia, se pueden encontrar varias especies de ciprinodóntidos a 3 812 msnm; en el lago Baikal, Rusia, a 1000 m por debajo del nivel del mar, habitan 52 especies de peces dulceacuícolas, 27 de ellas endémicas; e incluso en nuestro país se pueden ver nadar los mexcalpiques *Girardinichthys multiradiatus* a 2 970 m sobre el nivel del mar en las Lagunas de Zempoala. De la misma forma se pueden encontrar peces en las fosas oceánicas hasta 7 000 m de profundidad.

En cuanto a su tolerancia, algunas especies pueden realizar migraciones para encontrar las condiciones ideales para su supervivencia, mientras que otras sólo pueden vivir en aguas dulces de 0.01 ups y otras pueden soportar hasta 100 ups, mientras que en el océano la salinidad es de un máximo de 35-37 ups. En el lago Magadi, Kenia, 2 tilapias pueden vivir a temperaturas de hasta 42.5° C; y en México, en las pozas de Cuatro Ciénegas, Coahuila, los peces de la familia Cyprinodontidae, del género *Cyprinodon*, soportan hasta 39-42° C en verano. Por otro lado el género *Trematomus* de la familia Nototheniidae, habita las gélidas aguas del Antártico, a una temperatura de -2° C. Además existen peces marinos que viven en las ventilas hidrotermales, como 2 especies de la familia Gadidae, que habitan a temperaturas de entre 40 y 50° C.

Ciclo de vida. Dependiendo de la especie, los peces pueden vivir entre 1 y 120 años, algunos mueren relativamente pronto después de reproducirse (semélparos), mientras que otros pueden reproducirse varias veces en su vida (iteróparos). Los peces de todo tipo de ambientes acuáticos pueden realizar grandes migraciones con fines reproductivos, así como algunas larvas y juveniles de especies oceánicas, que hacen grandes recorridos para llegar a las zonas de alimentación, mientras otras están restringidas a vivir en áreas acotadas como cuevas, cenotes o pequeños manantiales.

El comportamiento de los peces es tan diverso como su morfología, existiendo especies que nadan en cardumen, otras que son territoriales y viven en cuevas y oquedades,

ocupando pequeñas zonas de distribución; y algunas más que tienen cierto comensalismo con otros peces o animales. También es posible observar una amplia gama de formas de alimentación, como grandes depredadores carnívoros o piscívoros, filtradores planctívoros, especies omnívoras y otras altamente especializadas. Algunas especies además pueden tener formas parasitarias para alimentarse de organismos de otras especies, o de hembras o machos de su misma especie. A su vez, como mecanismos de defensa individual o colectivo, los peces pueden producir sustancias venenosas, luz, electricidad y sonidos.

La mayoría de las especies son gonocóricas (sexos separados) con fertilización interna, en la que las hembras proveen de nutrientes a los embriones o huevos, los cuales pueden llegar a ser millones, y para asegurar la supervivencia de la progenie muchas especies muestran cuidados parentales de las crías. Los peces también pueden ser hermafroditas, o manifestar protogínia o androginia secuencial para cambiar de sexo de hembras a machos o viceversa. Además pueden presentar etapas larvarias y sufrir metamorfosis. Otros peces como en algunas especies de la familia Poeciliidae (*Poeciliopsis*) presentan ginogénesis o partenogénesis, donde el óvulo es activado por el contacto del espermatozoide pero sin llevarse a cambo intercambio genético, por lo cual toda la progenie son hembras.

Referencias de los estudios generales. Existen revisiones importantes sobre la fauna íctica, entre los principales trabajos que se deben revisar para un conocimiento general del grupo se encuentran Lagler et al. (1990), Moyle y Cech (1988), Bond (1996) y Helfman et al. (1997). Sobre la diversidad de los peces a nivel mundial debe consultarse Eschmeyer (1998) y Froese y Pauly (2010), 2 fuentes virtuales en línea, con las bases de datos más amplias e importantes sobre la taxonomía de peces. Acerca de su clasificación, se puede conocer como ha cambiado la nomenclatura y jerarquía de las posiciones taxonómicas en los trabajos de Nelson (1994, 2006) y Nelson et al. (2004) que mencionan 3 700 especies para Norteamérica (Canadá, Estados Unidos de América y México), además de la clasificación de Eschmeyer en línea (http://research.calacademy.org/redirect?url=http://researcharchive.calacademy.org/research/Ichthyology/catalog/fishcatmain.asp) o la página de ITIS (Integrated Taxonomic Information System http://www.itis.gov/) del Instituto Smithsoniano.

En particular, para los peces mexicanos se deben consultar los trabajos de Espinosa et al. (1993a) y Castro-Aguirre y Balart (1993). Sobre los peces de agua dulce, los libros de Álvarez del Villar (1970), Espinosa et al. (1993b) y Miller et al. (2005), contienen listas y un recuento de las principales especies de peces continentales del país. Otros estudios importantes sobre peces dulceacuícolas a nivel regional son los de Schmither-Soto (1998) sobre los peces continentales de Quintana Roo; Rodiles-Hernández (2005), y Espinosa et al. (2011) sobre los peces continentales de Chiapas; Varela y Hendrickson (2010) para los peces dulceacuícolas de Sonora; Edwards y Contreras-Balderas (1991) para los peces del río Bravo; Ruiz-Campos (2012) para los peces dulceacuícolas de Baja California Sur; Ruiz-Campos et al. (2000) para los peces continentales de Baja California; Contreras-Balderas (1978) y Lozano-Vilano et al. (2009) para los peces de Chihuahua; García de León et al. (2005) para los peces continentales de Tamaulipas; Espinosa-Pérez y Daza-Zepeda (2005) para los peces de Tabasco; y Fuentes y Espinosa (1996) para los peces de agua dulce y estuarinos de Los Tuxtlas, Veracruz. Una lista parcial de los peces continentales de Chamela se puede consultar en Espinosa et al. (2002); además, Espinosa et al. (2004b) detallan información sobre los peces de la sierra Madre Oriental y Espinosa y Huidobro (2005) documentan los peces continentales de la vertiente del golfo de México.

Los peces estuarinos y lagunares fueron documentados por Castro-Aguirre (1978) y Castro-Aguirre et al. (1999). El grupo de los elasmobranquios ha sido estudiado por Appelgate et al. (1979) y Espinosa et al. (2004a); y los Batoideos, rayas, mantas y mantarrayas se documentan en Castro-Aguirre y Espinosa (1996). La ictiofauna marina mexicana ha sido estudiada desde diferentes aspectos, siendo las principales fuentes los Peces Marinos Mexicanos (Anónimo, 1976) y las guías de FAO de Carpenter y Niem (eds. 1998-2001) para el Pacífico mexicano; los libros de Thomson et al. (2000) para el golfo de California; van der Heiden y Findley (1990), Allen y Robertson (1998) y Miller y Lea (1972) para la región occidental de la península de California; así como Carpenter (2002), Schaldacj Jr. et al. (1996), Hoese y Moore (1977), McEachran y Fechhelm (1998, 2005) y Schmitter-Soto et al. (2000) para el golfo de México y Caribe. Por lo que en la literatura actual existe un sinnúmero de referencias de ictiólogos mexicanos para ambas costas marinas del país.

Diversidad

La diversidad y riqueza de peces mexicanos ha sido estudiada desde el siglo pasado, cuando se conocía la existencia de aproximadamente 2 000 especies (Castro-Aguirre y Balart, 1993) y 2 117 especies (Espinosa et al., 1993a) en el territorio mexicano, cantidades obtenidas mediante conteos de las especies en publicaciones existentes en esas fechas. Para este nuevo recuento de especies, además de verificar las publicaciones antes mencionadas y recientes, se han consultado principalmente la base de

Cuadro 1. Órdenes de peces mexicanos de acuerdo a Nelson (2006), nombres de familias, géneros y especies marinas, dulceacuícolas y en alguna categoría de riesgo de la Nom-059-Semarnat-2010 (Nom)

Orden	*Familias*	*Géneros*	*Especies*	*Marinas*	*Agua dulce*	*Nom*
Amphioxiformes	1	2	3	3		
Myxiniformes	1	2	12	12		
Petromyzontiformes	1	3	4	2	2	3
Chimaeriformes	2	2	2	2		
Heterodontiformes	1	1	2	2		
Orectolobiformes	2	2	2	2		1
Lamniformes	6	9	13	13		2
Carcharhiniformes	4	17	54	54		
Hexanchiformes	2	4	5	5		
Echinorhiniformes	1	1	1	1		
Squaliformes	6	11	22	22		
Squatiniformes	1	1	4	4		
Torpediniformes	2	4	6	6		
Pristiformes	1	1	2	2		2
Rajiformes	2	13	42	42		
Myliobatiformes	5	13	38	38		
Acipenseriformes	1	2	4	1	3	1
Lepisosteiformes	1	2	4		4	1
Elopiformes	2	2	3	3		
Albuliformes	2	3	6	6		
Anguilliformes	18	59	144	143	1	
Saccopharyngiformes	4	4	5	5		
Clupeiformes	3	21	60	54	6	
Gonorynchiformes	1	1	1	1	1	
Cypriniformes	2	27	104		104	59
Characiformes	1	5	7		7	2
Siluriformes	5	15	46	19	27	13
Gymnotiformes	1	1	1		1	
Argentiniformes	5	14	22	22		
Osmeriformes	1	1	1	1		
Salmoniformes	1	2	4		4	2
Stomiiformes	5	31	50	50		
Ateleopodiformes	1	1	1	1		
Aulopiformes	8	27	52	52		
Myctophiformes	2	27	55	55		
Lampriformes	6	8	10	10		
Polymixiiformes	1	1	1	1		
Gadiformes	5	14	29			
Ophidiiformes	3	20	57	56	1	1
Batrachoidiformes	1	4	18	17	1	

Cuadro 1. Continúa

Lophiiformes	10	18	32	32		
Mugiliformes	1	5	10	9	1	
Atheriniformes	2	12	53	14	39	10
Beloniformes	4	19	53	51	2	
Cyprinodontiformes	7	39	191	2	189	75
Stephanoberyciformes	2	4	9	9		
Beryciformes	6	10	19	19		
Zeiformes	4	6	6			
Gasterosteiformes	6	16	45	43	2	5
Synbranchiformes	1	2	3		3	1
Scorpaeniformes	9	35	142	142		
Perciformes	81	369	1 130	1 023	107	23
Pleuronectiformes	7	30	116	116		
Tetraodontiformes	7	24	57	57		
Totales	265	967	2 763	2 224	505	201

datos de la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología, UNAM (http://unibio.unam.mx/minidigir/main.jsp?accion=sc&colecciones=CNPE), la base de datos de la Red Mundial de Información sobre Biodiversidad (REMIB www.conabio.gob.mx/remib/doctos/remib_esp.html Fuera de servicio actualmente) de la Conabio, los portales de Global Biodiversity Information Facility (GBIF http://data.gbif.org/species/) y los museos y colecciones ictiológicas de todas las universidades no registradas en GBIF, donde existen registros de peces mexicanos. Estos datos fueron parcialmente publicados en el Segundo Estudio de País bajo el auspicio de Conabio (Espinosa et al., 2008) y se actualizaron para este trabajo.

Actualmente se conocen en México un total de 2 763 especies, lo que representa un 9.8% de las especies de peces conocidas en el mundo, tanto marinas como dulceacuícolas. Las especies mexicanas están comprendidas en 53 órdenes (Cuadro 1) de los 62 reconocidos para todo el mundo, lo que implica que un 85% de la diversidad mundial está representada en el país. Además, en nuestro territorio se encuentran 265 familias y 967 géneros de un total de 515 (51.4%) y 4 494 (21.5%), respectivamente (Nelson et al., 2004).

De las 505 especies dulceacuícolas de México (18.2%), destacan 145 primarias o dulceacuícolas obligadas, y aproximadamente 350 se consideran secundarias por tolerar por tiempos variables los ambientes marinos (Espinosa et al., 2011).

Destacan también las especies que se encuentran en alguna categoría de riesgo, de acuerdo a la Nom-059-Semarnat-2010, las cuales constituyen el 7.2% del total (201 especies), de las cuales 37.2% son parte de las 505 especies de agua dulce (Cuadro 1). Es importante señalar que en muchos casos, las especies se han declarado en riesgo debido a la presencia de peces exóticos, actualmente considerados como especies invasoras; de las cuales se tiene un total de 26 conocidas para los cuerpos de agua mexicanos (0.94%) (Contreras-Balderas et al., 2008; Conabio, 2010).

Distribución en México. La gran diversidad de ambientes y especies presentes en México se debe en gran medida a que su territorio está incluido entre 2 regiones biogeográficas, la neártica y la neotropical. Se estima que un 57% (289) de las 507 especies dulceacuícolas que viven en México son endémicas, siendo importante la exclusividad de las especies por cuenca. Las cuencas y regiones con los porcentajes más altos de especies endémicas son las siguientes: río Lerma-Santiago 66%, Usumacinta-Grijalva 36%, Pánuco 40%, Balsas 35%, Ameca 32%, Papaloapan 21%, Coatzacoalcos 13%, Conchos 21%, Tunal 62%, pozas de Cuatro Ciénegas 50%, laguna de Chichancanab 85% y la laguna de la Media Luna 65%. Para una revisión de la distribución de los grupos de especies de peces continentales se presenta el cuadro 2, modificado de Espinosa (1993).

Es difícil determinar la ubicación y distribución precisa de los peces marinos, debido a que se distribuyen ampliamente en los océanos del mundo; sin embargo, se consideran mexicanos aquellos que han sido capturados dentro de los límites del mar patrimonial en la Zona Económica Exclusiva. Para el Pacífico mexicano se han definido 4 provincias biogeográficas: la San Dieguina o Califórnica, la Cortesiana (sinuscaliforniana), la Mexicana

Cuadro 2. Familias de peces mexicanos continentales. Se indican géneros y especies de transición (T) e introducidas (*)

Familia	*Neártica*	*T*	*Neotropical*	*T*	*Compartida*
Petromizontidae	1, 2				
Acipenseridae	1, 1				
Lepisosteidae		2, 4			
Cyprinidae	18, 76 (81*)				
Catostomidae	6, 18				
Characidae			5, 7		
Heptapteridae			1, 7		
Lacantunidae			1, 1		
Ictaluridae		4, 15			
Gymnotidae			1, 1		
Salmonidae	2, 4*				
Bytihitidae			1, 1		
Batrachoididae			1, 1		
Mugilidae					1, 1
Atherinopsidae					3, 36
Hemiramphidae			1, 1		
Belonidae			1, 1		
Aplocheilidae			2, 2		
Rivulideae			3, 3		
Profundulidae			1, 5		
Goodeidae	15, 45				
Fundulidae	2, 10				
Cyprinodontidae					5, 35
Anablepidae	1, 1				
Poeciliidae				2, 92*	
Gasterosteidae	1, 1				
Syngnathidae					2, 2
Synbranchidae			2, 3		
Centrarchidae	3, 8*				
Percidae	2, 6				
Lutjanidae					1, 1
Gerreidae					1, 1
Haemulidae					1, 2
Sciaenidae					1, 1
Cichlidae				14, 58*	
Embiotocidae	1, 1				
Gobiesocidae					1,3
Eleotridae			6, 11		
Gobiidae			9, 12		

y la Panámica (Briggs, 1974); de igual manera, en la región del océano Atlántico, México está comprendido en las provincias Carolineana, Antillana y Caribeña.

En la zona marina y estuarina se han detectado hasta el momento poco más de 2 100 especies de peces tanto para el Pacífico mexicano como para las áreas del golfo de México y el Caribe. En el Pacífico se conocen 1 121 especies, siendo el golfo de California la zona con mayor diversidad y número de endemismos; de acuerdo a Espinosa et al. (1993a) las zonas con mayor número de especies endémicas son: golfo de California 20%, mar Caribe 15%, golfo de Tehuantepec 15% y golfo de México 15%. También es necesario mencionar que aún se desconoce gran parte de los peces de profundidad (mesopelágicos, batipelágicos y abisopelágicos), es decir, peces que habitan los mares de entre 200 y 4 000 m de profundidad, donde se tiene una diversidad que ha sido poco explorada en nuestro país y de la cual se deberán aumentar los registros.

Por otro lado, en la última carta pesquera (Sagarpa, 2010) se consigna un total de 551 especies que son aprovechadas de alguna forma, siendo 233 del golfo de México y Caribe y 238 en el Pacífico; de las cuales 395 son peces óseos y 76 cartilaginosos, además de 12 especies que se explotan en aguas dulces, principalmente especies exóticas.

La descripción de la ictiofauna mexicana inició con los trabajos de Linneo desde 1755 (Fig. 1), donde muchas de las especies incluidas en el Sistema Naturae se encontraban en aguas mexicanas; posteriormente, la mayoría de estos

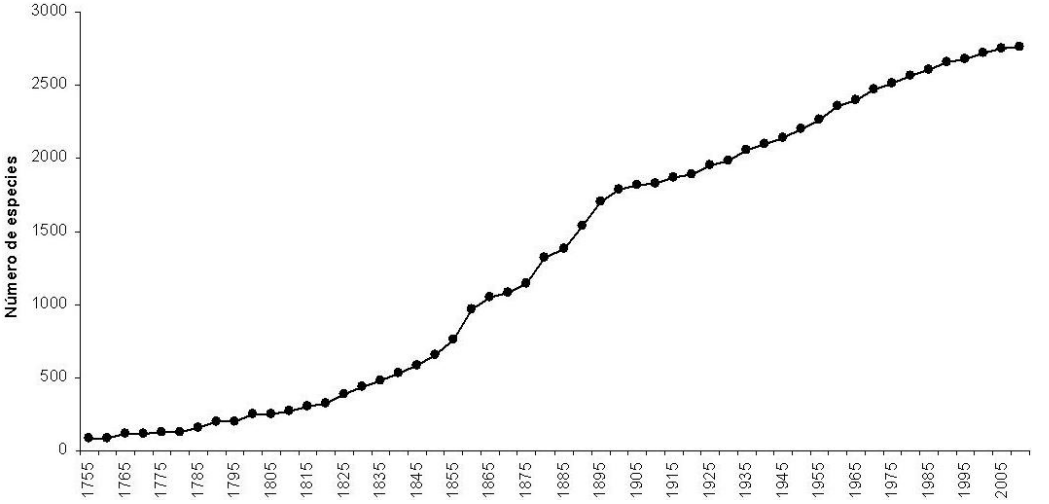


Figura 1. Curva de acumulación de la descripción de especies de peces mexicanos por lustros desde 1755.

Figura 2. *Rivulus tenuis* (Meek, 1904) “almirante de El Hule”.

Figura 3. *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) "trucha arcoiris".

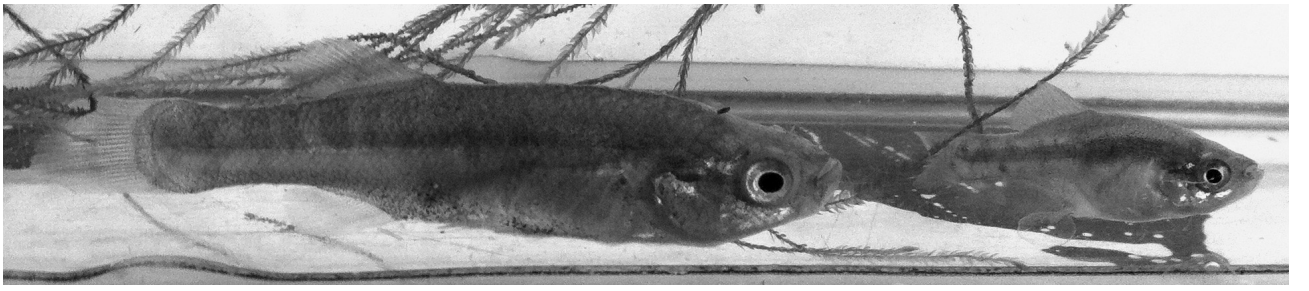


Figura 4. *Girardinichthys multiradiatus* (Meek, 1904), "mexcalpique de Zempoala", hembra (izq.) y macho (der.).

peces se da a conocer entre 1820 y 1908, principalmente con los trabajos de Cuvier y Valenciennes (1828-1849), Günther (1859-1870), Jordan y Evermann (1896-1900), Meek (1904) y Regan (1906-1908). Aunque entre 1910 y 1930 no hubo grandes trabajos como los anteriores, inicia la descripción de especies no sólo por parte de muchos investigadores estadounidenses, sino también por algunos mexicanos.

En décadas recientes el conocimiento de la ictiofauna se ha estabilizado, y a pesar que aún falta mucho por conocer, se considera que el cálculo que hacen Eschmeyer et al. (2010) sobre los peces marinos, podría extrapolarse de manera que en nuestro país se sigan describiendo especies a una tasa similar a la de los últimos 10 años. Por lo cual es necesario aumentar la exploración tanto en la región continental como en la marina, especialmente en los sitios no visitados, como las profundidades marinas o las zonas selváticas, cuevas y sitios de difícil acceso; de modo que la integración de las nuevas exploraciones con estudios más profundos de las poblaciones conocidas en la actualidad, permita conocer mejor la diversidad íctica del país.

Agradecimientos

A los coautores de las referencias señaladas en la literatura, por su contribución al conocimiento de la diversidad de peces mexicanos. A C. Lambarri por su ayuda en el procesamiento de las gráficas presentadas y lectura crítica del manuscrito.

Literatura citada

Allen, G. R. y D. R. Robertson. 1998. Peces del Pacifico Oriental Tropical. Conabio. México. 327 p.

Álvarez del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Instituto

Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras. México. 166 p.

Anónimo.1976. Catálogo de peces marinos mexicanos. Secretaría de industria y comercio, Instituto nacional de pesca. México. 462 p.

Applegate, S. P., L. Espinosa-Arrubarena, L. B. Menchaca-López y F. Sotelo-Macías. 1979. Tiburones mexicanos. Sep, Dirección general de ciencia y tecnología. 146 p.

Bond, C. E. 1996. Biology of fishes, 2a edición. Saunders College, Forth Worth. 750 p.

Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw Hill Book, Nueva York. 475 p.

Carpenter, K. E. (ed.). 2002. The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic. FAO species identification guide for fishery purposes y American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication. No. 5. Roma Vols. 1-3. 1600 p.

Carpenter, K. E. y V. H. Niem (eds.). 1998-2001. The living marine resources of the Western Central Pacific. FAO species identification guide for fishery purposes. Roma Vols. 1-4. 1813 p.

Castro-Aguirre, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Instituto Nacional de Pesca. Serie Científica. No. 19. México.

Castro-Aguirre, J. L. y E. Balart. 1993. La ictiología en México: pasado, presente y futuro. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural. Vol. Esp. 44:327-347.

Castro-Aguirre, J. L. y H. Espinosa. 1996. Catálogo sistemático de las rayas y especies afines de México (Chondrichthyes: Elasmobranchii: Rajiformes: Batoideomorfa). Listado Faunístico VII. Publicación Especial. IBUNAM. 75 p.

Castro-Aguirre, J. L., H. Espinosa y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarina, lagunar y vicaria de México. Limusa, México, D. F. 704 p.

Conabio. 2010. Estrategia nacional sobre especies invasoras en México, prevención, control y erradicación. Conabio-Conanp-Semarnat. México. 110 p.

Contreras-Balderas, S. 1978. Speciation aspects and man-made community composition changes in Chihuahuan Desert fishes. *In* Transactions of the Symposium of the Biological Resources of the Chihuauan Desert Region, United States and México. R. H. Wauer y D. H. Riskind (eds.) U.S. Natural Park Services Transactions Proceedings. Ser. 3 (1977). p. 405-431.

Contreras-Balderas, S., G. Ruíz-Campos, J. J. Schmitter-Soto, E. Díaz-Pardo, T. Contreras-McBeath, M. Medina-Soto, L. Zambrano-González, A. Varela-Romero, R. Mendoza-Alfaro, C. Ramírez-Martínez, M. A. Leija-Tristán, P. Almada-Villela, D. A. Hendrickson y J. Lyons. 2008. Freshwater fishes and water status in Mexico: a country-wide appraisal. Aquatic Ecosistem Health & Management 11:246-256.

Cuvier, G. E. y A. Valenciennes. 1828-1849. Histoire Naturelle des poissons. París: Strasbourg. 22 Vols.

Edwards, R. J. y S. Contreras-Balderas. 1991. Historical changes in the ichthyofauna of the Lower Rio Grande (Río Bravo del Norte) Texas and Mexico. Southwestern Naturalist 36:201-212.

Eschmeyer, W. N. (ed.). 1998. Catalog of fishes. Special Publication, 3 vols. California Academy of Sciences, San Francisco. 2905 p.

Eschmeyer, W. N., R. Fricke, J. D. Fong y D. A. Polack. 2010. Marine fish diversity: history of knowledge and discovery (Pisces). Zootaxa 2525:19-50.

Espinosa, H. 1993. Riqueza y diversidad de peces. Ciencias 7:77-84.

Espinosa, H., P. Fuentes, M. T. Gaspar-Dillanes y V. Arenas. 1993a. Notes on diversity of Mexican Ichthyofauna. *In* Biological diversity of México, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Oxford University Press, New York. p. 229-251.

Espinosa, H., P. Fuentes y M. T. Gaspar-Dillanes. 1993b. Peces dulceacuícolas mexicanos. Listado Faunístico III, Publicación Especial. IBUNAM. 100 p.

Espinosa, H., L. Huidobro C y P. Fuentes M. 2002. Peces continentales de la región de Chamela. *In* Historia natural de Chamela, F. A. Noguera, J. H. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada (eds.). Instituto de Biología, UNAM. México. p. 245-250.

Espinosa, H., J. L. Castro-Aguirre y L. Huidobro C. 2004a. Catálogo sistemático de tiburones (Elasmobranchii: Selachimorpha). Listado faunístico IX. Publicación Especial. Instituto de Biología, UNAM. 135 p.

Espinosa, H., L. Huidobro y F. García de León. 2004b. Ictiofauna. *In* Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa. Las Prensas de Ciencias-Conabio, México, D. F. p. 339-352.

Espinosa, H. y L. Huidobro. 2005. Ictiogeografía de los peces dulceacuícolas de la vertiente del Golfo de México. *In* Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, J. Llorente y J. J. Morrone (eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias. UNAM. p. 295-318.

Espinosa-Pérez, H. y A. Daza-Zepeda. 2005. Peces. *In* Biodiversidad del estado de Tabasco, J. Bueno, F. Álvarez y S. Santiago (eds.). Instituto de Biología, UNAM-Conabio. p. 225-240.

Espinosa, H., L. Huidobro, C. Flores, P. Fuentes y R. Funes. 2008. Peces, *In* Catálogo taxonómico de especies de México, S. Ocegueda y J. Llorente-Bousquets (coords.). Capital natural de México, Vol. I: conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio. México, CD1.

Espinosa, H., J. L. Castro-Aguirre y A. F. González-Acosta. 2011. Los peces costeros. *In* Ambiente, biología, sociedad, manejo y legislación de sistemas costeros mexicanos, G. de la Lanza, E. y S. Hernández P. (comps.). Plaza y Valdés Editores. México, D. F. p. 181-207.

Espinosa, H., X. Valencia-Díaz y R. Rodiles–Hernández. 2011. Peces dulceacuícolas de Chiapas. *In* Chiapas: Estudios sobre su diversidad biológica, F. Álvarez (ed.), Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. p. 401-475.

Froese, R. y D. Pauly (eds.) 2010. FishBase. World Wide Web

electronic publication. www.fishbase.org; última consulta: 20.VI.2012

Fuentes, P. y H. Espinosa. 1996. Peces de agua dulce y estuarinos. *In* Historia natural de Los Tuxtlas, E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.). Conabio, IBUNAM, Centro de Ecología, UNAM, México, D. F. p. 457-461.

García-de León, F., D. Gutiérrez, D. Hendrickson y H. Espinosa. 2005. Fish of the continental waters of Tamaulipas: Diversity and conservation status. *In* Biodiversity, ecosystem and conservation in Northern Mexico, J. L. Carton, G. Ceballos y R. S. Felger (eds.). Oxford University Press, New York. p. 138-166.

Günther, A. 1859-1870. Catalogue of the fishes in the British Museum, 8 vols. 1:1-524; 2:1-548, 3: 1-586; 4: 1-534 ; 5: 1-455; 6: 1-368; 7: 1-523; 8: 1-549. Taylor and Francis, London.

Helffman, G. S., B. B. Collette y D. E. Facey. 1997. The diversity of fishes. Blackwell, Malden, Massachusetts. 528 p.

Hoese, H. D. y R. H. Moore. 1977. Fishes of the Gulf of Mexico, Texas, Louisiana and adjacent waters. College Station: Texas A & M University Press, College Station and London. 327 p.

Jordan, D. S. y B. W. Evermann. 1896-1900. The Fishes of North and Middle America. Bulletin of the United States Natural Museum. 47:2183-3313.

Lagler, K. F., J. E. Bardach, R. R. Miller y D. R. May-Passino. 1990. Ictiología. AGT Editor, S.A. México, D. F. 489 p.

Lozano-Vilano, M. L., M. E. García-Ramírez, J. M. Artigas-Azas, M. De la Maza-Benignos, M. Salazar-González y G. Ruiz-Campos. 2009. Los peces del río Conchos. *In* Los peces del río Conchos, M. De la Maza-Benignos (ed.). Alianza WWF - FGRA y Gobierno del Estado de Chihuahua, Chihuahua. p. 33-133.

McEachran, J. D. y J. D. Fechhelm. 1998 y 2005. Fishes of the Gulf of Mexico, Volúmenes 1 y 2. University of Texas Press, Austin. 1004 p.

Meek, S. E. 1904. The freshwater fishes of Mexico north the Isthmus of Tehuantepec. Publications of the Field Columbian Museum of Zoology. Ser. 5:1-252.

Miller, D. J. y R. N. Lea. 1972. Guide to the Coastal Marine Fishes of California. California Fisheries Bulletin 157:1-249.

Miller, R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005 Freshwater fishes of Mexico. The University of Chicago Press. Chicago. 652 p.

Moyle, P. B. y J. J. Cech, Jr. 1988. Fishes: an introduction to Ichthyology. 4a ed. Prentice-Hall, Upper Saddle River. 590 p.

Nelson, J. S., E. J. Crossman, H. Espinosa-Pérez, L. T. Findley, C. R. Gilbert, R. N. Lea y J. D. Williams. 2004. Common and Scientific names of fishes from the United States, Canada and México. 6a ed. American Fisheries Society, Special Publication 29. Bethesda, Maryland. 386 p.

Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world, 2a ed. J, Wiley & Sons, Inc. Nueva York. 600 p.

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the World. 4a ed. John Wiley & Sons, Nueva York. 601 p.

Regan, C. T. 1906-1908. Pisces. *In* Biologia Centrali-Americana, F. D. Godman y O. Salvin (eds.). Vol. 8:1-201.

Rodiles-Hernández, R. 2005. Diversidad de peces continentales en Chiapas. *In* Diversidad biológica de Chiapas, M. González-Espinosa, N. Ramírez-Marcial y L. Ruíz-Montoya, (eds.). Plaza y Valdés, ECOSUR, COCYTECH, México, D. F. p. 195-220.

Ruiz-Campos, G., S. Contreras-Balderas, M. L. Lozano-Vilano, S. González-Guzmán y J. Alaniz-García. 2000. Ecological and distributional status of the continental fishes of Northwestern Baja California, Mexico. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 99:59-90.

Ruiz-Campos, G. 2012. Catálogo de peces dulceacuícolas de Baja California Sur. Semarnat-INE-UABC. 164 p.

Sagarpa. Diario Oficial de la Federación. Jueves 2 de diciembre de 2010 (Segunda Sección) 1. Acuerdo mediante el cual se da a conocer la actualización de la Carta Nacional Pesquera.

Schaldach, Jr., W. J., L. Huidobro y H. Espinosa. 1996. Lista de peces marinos. *In* Historia natural de Los Tuxtlas, E. González, R. Dirzo y R. C. Vogt (eds.) Conabio, IBUNAM, Centro de Investigaciones en Ecología, UNAM. p. 463-471.

Schmitter-Soto, J. J. 1998. Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo. Col. Guías Científicas ECOSUR. San Cristóbal de las Casas. El Colegio de la Frontera Sur. 239 p.

Schmitter-Soto, J. J., L. Vázquez-Yeomans, A. Aguilar-Perera, C. Curiel-Mondragón, J. A. Caballero-Vázquez. 2000. Lista de peces marinos del Caribe mexicano. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología 71:143-177.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Thomson, D. A., L. T. Findley y A. N. Kerstitch. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortes: the rocky-shore fishes of the Gulf of California. University of Texas Press, Austin. 353 p.

Van der Heiden, A. M. y L. T. Findley. 1990. Lista de los peces marinos del sur de Sinaloa, México [List of the marine fishes of southern Sinaloa, México]. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM 15:209-224.

Varela-Romero, A. y D. A. Hendrickson. 2010. Peces dulceacuícolas. *In* Diversidad biológica de Sonora, E. F. Molina y T. R. van Devender (eds.). UNAM-Conabio. México, D. F. p. 339-356.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S460-S466, 2014
DOI: 10.7550/rmb.32027

Biodiversidad de anfibios en México

Biodiversity of amphibians in Mexico

Gabriela Parra-Olea[1]✉, Oscar Flores-Villela[2] y Cinthya Mendoza-Almeralla[1]

[1]*Departamento de Zoología, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-153, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.*
✉ *gparra@ib.unam.mx*

Resumen. Los anfibios constituyen un grupo de vertebrados con una diversidad total de 376 especies lo cual posiciona a México como el quinto país en riqueza de anfibios. México cuenta con un total de 16 familias con representantes de los 3 órdenes. Las salamandras de la familia Plethodontidae con 117 especies son la familia más diversa de anfibios seguida por la familia Hylidae con 96. En general, el nivel de endemismo es muy alto, ya que 7 de las 16 familias presentes en México, contienen más de un 50% de especies endémicas para el país, incluyendo 6 géneros (3 de anuros y 4 de salamandras) que también son endémicos de México. La distribución de anfibios por estado denota una marcada diferencia entre los estados de Oaxaca, Chiapas y Veracruz con el resto de México. El estado de Oaxaca es el más diverso con un total de 140 especies, los estados de Chiapas (100 especies) y Veracruz (96 especies) ocupan el segundo y tercer lugar, respectivamente. Actualmente los anfibios están sufriendo la peor crisis de extinción de toda su historia; se considera que el 43% de las especies están amenazadas o críticamente amenazadas para el caso de México.

Palabras clave: anfibios, salamandras, cecilias, anuros, biodiversidad.

Abstract. Amphibians represent a group with a total diversity of 376 species for Mexico which places the country as the 5th richest in terms of amphibian biodiversity. A total of 16 families are present in Mexico including representatives of the 3 orders of amphibians. Salamanders of the family Plethodontidae with 117 species is the most diverse group followed by the family Hylidae with 96 species. In general, endemism is very high, with 7 of the 16 families with more than 50% of their species being endemic to Mexico including 3 genera of frogs and 4 of salamanders endemic to the country. The distribution of species by state highlights the richness in the southern states of Oaxaca, Chiapas and Veracruz. The state of Oaxaca is the most diverse with a total of 140 species, the states of Chiapas with 100 species and Veracruz with 96 species occupy second and third places respectively. Currently amphibians are suffering their worst extinction crisis in their history, 43% of the species in Mexico are considered to be endangered or critically endangered.

Key words: amphibians, salamanders, caecilians, anurans, biodiversity.

Introducción

Descripción morfológica del grupo. Según algunos autores, los anfibios modernos son un grupo de vertebrados que se distinguen como grupo monofilético por presentar las siguientes características comunes en morfología externa: piel lisa y muy vascularizada sin protección de escamas, plumas o pelo, que facilita el intercambio de gases y que incluye glándulas mucosas y lechosas que humectan la piel y secretan toxinas que funcionan como mecanismo de defensa y huevos sin membranas extraembrionarias, los cuales dependen de ambientes húmedos para evitar la desecación (Duellman y Trueb, 1994; Halliday y Adler, 2007; Vitt y Caldwell, 2009) (Fig. 1).

Recibido: 05 junio 2012; aceptado: 18 septiembre 2012

Actualmente los anfibios se clasifican en 3 órdenes: Anura (ranas y sapos), Caudata (salamandras y tritones) y Gymnophiona (cecilias) (Halliday y Adler, 2007). Cada orden presenta características específicas en algunos aspectos de su morfología e historia natural.

Orden Anura. Este orden, compuesto por 6 200 especies (Frost, 2013) y 6 233 (AmphibiaWeb), es el más abundante y diversificado de los anfibios vivientes. Las especies de este grupo se encuentran en hábitats acuáticos, terrestres, fosoriales y arborícolas en prácticamente todos los continentes (Heyer et al., 2001; Halliday y Adler, 2007). Los organismos de este grupo presentan una longitud hocico-cloaca de 1 a más de 30 cm. Las extremidades posteriores son largas, el tronco corto y no exhiben cola con excepción de los machos de la especie *Ascaphus truei* (Heyer et al., 2001; Halliday y Adler, 2007; Vitt y

Figura 1. A, *Bolitoglossa lincolni*; B, *Charadrahyla taeniopus* macho y C), *Parvimolge townsendi* (Fotografías: Carmen Loyola-Blanco, Instituto de Biología, UNAM).

Caldwell, 2009). Los huesos calcáneo y astrágalo se han alargado añadiendo un segmento más a las extremidades posteriores. En la región sacra las vertebras caudales se han fusionado formando el urostilo, y junto con el ilion conforman una estructura muy resistente al momento del salto (Halliday y Adler, 2007).

Los anuros pueden presentar diferencias morfológicas dependiendo de su forma de vida. En México por ejemplo, los anuros semiacuáticos del género *Lithobates* tienen la cabeza puntiaguda, cuerpo hidrodinámico y extremidades posteriores muy largas con dígitos largos y palmeados. Los anuros que pasan la mayoría del tiempo fuera del agua y que son arborícolas como las especies del género *Agalychnis,* exhiben cuerpo plano y extremidades posteriores más largas con puntas de los dígitos extendidas; o bien, los anuros de los géneros *Rhinophrynus, Scaphiopus* y *Spea* que viven en climas áridos o muy estacionales son cavadores pequeños, presentan hocicos curvos, cabezas anchas, cuerpos globulares y extremidades cortas y robustas con dígitos no palmeados (AmphibiaWeb, 2012; Halliday y Adler, 2007).

En cuanto a los modos de reproducción, la mayoría de los anuros presentan fecundación externa, tienen un abrazo sexual que es el amplexo; ovopositan en charcas, sobre la vegetación, en el suelo o en excavaciones. Generalmente presentan metamorfosis; sin embargo, algunas especies presentan desarrollo directo, es decir, eclosionan teniendo la forma anatómica de un adulto. En México el desarrollo directo se presenta en especies de las familias Eleutherodactylidae y Craugastoridae (Heyer et al., 2001; Halliday y Adler, 2007).

Orden Caudata. Las salamandras son un clado compuesto por 652-655 especies (Frost 2013, AmphibiaWeb) especies que se distribuyen mayoritariamente en la región Holártica pero se encuentran en mayor proporción en los bosques del sureste de Estados Unidos, aunque la familia Plethodontidae se ha diversificado en los trópicos del Nuevo Mundo (Halliday y Adler, 2007; AmphibiaWeb, 2012).

En general son de cuerpo alargado, con cola larga y 2 pares de extremidades de tamaño similar, si bien en algunas especies se han perdido o reducido las extremidades posteriores (Heyer et al., 2001; Halliday y Adler, 2007). De acuerdo a su modo de vida, que puede ser acuático o terrestre se presentan diferentes características morfológicas. Por ejemplo, en México los caudados completamente acuáticos como las larvas neoténicas del género *Ambystoma,* que habitan ríos, lagos, corrientes de montaña, charcas y cuevas subterráneas; presentan

cuerpos robustos y largos que alcanzan una longitud hocico-cloaca de hasta 34 cm, con una cola comprimida lateralmente (Canseco-Márquez y Gutiérrez-Mayén, 2010; AmphibiaWeb, 2012). Asimismo, algunas especies del género *Siren* presentan una longitud hocico-cloaca de hasta 90 cm pero carecen de extremidades posteriores (Halliday y Adler, 2007). En ambos casos la respiración es pulmonar o mediante branquias externas. En cambio, los organismos completamente terrestres exhiben un cuerpo de talla pequeña a mediana (de 2 a 15 cm) y el intercambio de gases ocurre en la piel y pulmones, con excepción de la familia Plethodontidae en la que la respiración se lleva a cabo completamente en la piel porque carecen de pulmones. Los caudados terrestres pueden habitar en troncos, debajo de rocas, algunos excavan en el suelo y otros pueden trepar árboles hasta una altura considerable (Heyer et al., 2001).

Sobre la reproducción y desarrollo, las especies acuáticas presentan apareamiento en el agua con fecundación interna o externa, y las larvas eclosionan con branquias. En larvas de especies semiacuáticas se produce la metamorfosis mediante la cual se transforman en adultos terrestres los cuales regresan al agua para reproducirse. Las salamandras terrestres tienen fertilización interna; la hembra deposita los huevos los cuales cuida hasta la eclosión de los organismos que tienen la forma de los adultos pero de talla pequeña (Heyer et al., 2001).

Orden Gymnophiona. Los cecilidos son un clado compuesto por 192-199 especies (Frost, 2013, AmphibiaWeb). La distribución de este grupo es Pantropical en áreas selváticas y húmedas del sureste de Asia desde la India a Sri Lanka, sur de China, Archipiélago Malayo al sur de Filipinas; este y oeste de África; las Seychelles, México, América Central y gran parte de Sudamérica (Halliday y Adler,2007; AmphibiaWeb, 2012).

Las cecilias presentan un cuerpo alargado, delgado y anillado con ausencia de extremidades. La cabeza está fuertemente osificada y su longitud hocico-cloaca oscila en un intervalo de 7 cm a 1.6 m (Halliday y Adler, 2007; AmphibiaWeb, 2012). Son organismos que utilizan su cabeza para cavar, por lo que es difícil recolectarlos si no salen de sus madrigueras. En cambio, las especies acuáticas de Sudamérica pueden observarse cuando quedan atrapadas en las redes de pesca (Heyer et al., 2001). Todas las cecilias exhiben fertilización interna. La mayoría depositan sus huevos en madrigueras y cuando eclosionan las larvas se trasladan al agua. Posteriormente ocurre la metamorfosis y los adultos presentan hábitos terrestres. Sin embargo, en algunas especies todo el desarrollo ocurre en el interior del huevo por lo que cuando los individuos eclosionan presentan la forma adulta en talla pequeña (Halliday y Adler, 2007; Vitt y Caldwell, 2009).

Diversidad

La diversidad de la herpetofauna de México constituye uno de los elementos más importantes de la fauna del país (Flores-Villela, 1993; Flores-Villela y Gérez, 1994). En particular, los anfibios contribuyen considerablemente a que México sea considerado un país megadiverso, pues poseen un grado de endemismo cercano al 60% de sus especies (Flores-Villela, 1993). El estudio de la diversidad de anfibios de México inicio formalmente en el siglo XVIII con la publicación de el Systema Naturae de Linneo; en esta publicación, Linneo registró a *Rana marina* (*Rhinella marina*) con distribución en América. Después se describieron otras especies *Siren lacertina* y *Trachycephalus typhonius* cuyas localidades tipo no están en México. No es sino hasta 1798 cuando Shaw y Nodder describieron el ajolote mexicano (*Ambystoma mexicanum*) con localidad típica: México. Posteriormente, Gray (1831) describió otra salamandra, *Bolitoglossa platydactyla* (Gray, 1831). El primer anuro fue *Anaxyrus compactilis* (Wiegmann, 1833) y el primer cecílido, *Dermophis mexicanus* fue descrito por Duméril y Bibron (1841).

El cuadro 1 muestra el número de familias, géneros y especies de anfibios en el mundo y en México. En un marco mundial el porcentaje de familias de cada orden presentes en México es de un 10% para cecílidos, el grupo menos diverso de anfibios en México, un 20.37% de anuros y hasta un 40% en salamandras. Los porcentajes a nivel de género fluctúan entre un 2.85% para los cecílidos, un 8.08% para los anuros y un 23.8% en el caso de las salamandras. En total el 9.87% de géneros de anfibios del mundo se distribuyen en México. A nivel de especies, los porcentajes fluctúan entre 1.0% para los cecílidos, 3.69% de los anuros y 20.91% de las salamandras. Un total del 5.23% de las especies de anfibios del mundo están presentes en México. Esta diversidad total de anfibios posiciona a México como el quinto país más diverso a nivel mundial después de Brasil, Colombia, Ecuador y Perú. El cuadro 2 muestra la diversidad de especies por familia, resaltando la alta riqueza de salamandras de la familia Plethodontidae, ya que este grupo representa el 30.85% de los anfibios de México. En cuanto a diversidad del orden Caudata, México ocupa el segundo lugar en riqueza a nivel mundial con un total de 137 especies, después de Estados Unidos con un total de 189 especies.

El conocimiento acumulado de la fauna de anfibios de México ha tenido una pendiente ascendente a partir de la década de 1940. Si observamos la figura 2, es notorio que todavía hay un número considerable de especies por ser descubierto. Por ejemplo, sólo en la última década se describieron 41 especies de anfibios para el país y existe un número de aproximadamente 22 especies que

Cuadro 1. Riqueza de familias, géneros y especies de anfibios a nivel mundial y en México. Los asteriscos indican datos tomados de AmphibiaWeb: http://amphibiaweb.org

Taxa	*Familias a nivel mundial*	*Familias en México*	*% Riqueza en México*	*Géneros a nivel mundial*	*Géneros en México*	*% Riqueza en México*	*Especies a nivel mundial*	*Especies en México*	*% Riqueza en México*
Amphibia									
Anura	54*	11	20.37	445*	36	8.08	6 333*	234	3.69
Caudata	10*	4	40.0	67*	16	23.8	655*	137	20.91
Gymnophiona	10*	1	10.0	35*	1	2.85	199*	2	1.0
Total	74	16	21.62	547	54	9.87	7 187	376	5.23

ya reconocemos como nuevas para la ciencia y que serán descritas a corto plazo: 7 especies de salamandras del género *Thorius* (Rovito, et al. en revisión) y 8 especies del género *Chiropterotriton* (Parra-Olea, datos no publicados), 2 especies de *Incilius* (Santos-Barrera y Flores-Villela, datos no publicados) y 5 especies de hylidos (Flores-Villela et al. datos no publicados).

Existe un alto nivel de endemismo con un total de 252 especies de anfibios endémicas de México, lo cual equivale al 67% de la riqueza total (Cuadro 2). En general, el nivel de endemismo es muy alto, ya que 7 de las 17 familias presentes en México contienen más de un 50% de especies endémicas para el país. Hay 3 géneros endémicos de ranas (*Charadrahyla* [5 spp.], *Diaglena* [1 sp.] y *Megastomatohyla* [4 spp.]) y 4 géneros endémicos de salamandras (*Chiropterotriton* [12 spp.], *Ixalotriton* [2 spp.], *Parvimolge* [1 sp.] y *Thorius* [23 spp.]); todos ellos pertenecientes a las familias Hylidae y Plethodontidae, respectivamente.

La distribución de anfibios por estado denota una marcada diferencia entre los estados de Oaxaca, Chiapas y Veracruz con el resto de México. El estado de Oaxaca es el más diverso del país con un total de 140 especies, los estados de Chiapas (100 especies) y Veracruz (96 especies) ocupan el segundo y tercer lugar, respectivamente. Este mismo orden se presenta cuando se consideran sólo los anuros, Oaxaca es el primer lugar con 97 especies, Chiapas con 76 y Veracruz con 62, sin embargo, en cuanto al número de especies de salamandras, Oaxaca es el más diverso con 41 especies, Veracruz se posiciona en segundo lugar con 33 especies y Chiapas ocupa el tercer lugar con 22. Los estados con menor diversidad de anfibios son Baja California Sur con 5 especies, Guanajuato y Zacatecas con 13 y 14 especies, respectivamente (Cuadro 3). En cuanto a número de especies endémicas por estado, Oaxaca posee el mayor número con 97 especies endémicas, seguido de Guerrero (49 spp.), Veracruz (55 spp.), Puebla (48 spp.) y Michoacán (31 spp.).

Se considera que los anfibios están sufriendo la peor crisis de extinción de toda su historia (Wake y Vredenburg, 2008). Su tasa de extinción supera a la de otros vertebrados (Collins y Storfer, 2003; Young et al., 2004). Actualmente, se considera que de los anfibios de México, 164 especies están amenazadas o críticamente amenazadas, lo cual equivale al 43% de la diversidad total. Cuarenta y dos especies son vulnerables y para un 14% de las especies no se tiene suficiente información para asignarlas a una categoría. Los factores identificados como causantes del declive de anfibios son de diferente índole, tanto antropogénicos tales como la destrucción de hábitat, explotación, introducción de especies exóticas, así como el efecto del cambio climático global o bien las

Cuadro 2. Riqueza específica de anfibios de México y su nivel de endemismo

Orden	*Familia*	*Núm. de géneros*	*Núm. de especies*	*Núm. de especies endémicas*	*% de especies endémicas*
Anura	Bufonidae	3	34	13	38.2
	Centrolenidae	1	1	0	0
	Craugastoridae	1	39	26	66.6
	Eleutherodactylidae	1	25	18	72
	Hylidae	20	97	66	68
	Leptodactylidae	2	3	0	0
	Microhylidae	2	5	0	0
	Pipidae	1	1	0	0
	Ranidae	2	27	16	59.2
	Rhinophrynidae	1	1	0	0
	Scaphiopodidae	2	4	0	0
Gymnophiona	Dermophiidae	1	2	1	50
Caudata	Ambystomatidae	1	18	16	88.8
	Plethodontidae	13	116	96	82.7
	Salamandridae	1	1	0	0
	Sirenidae	1	2	0	0
Total		53	376	252	67.0

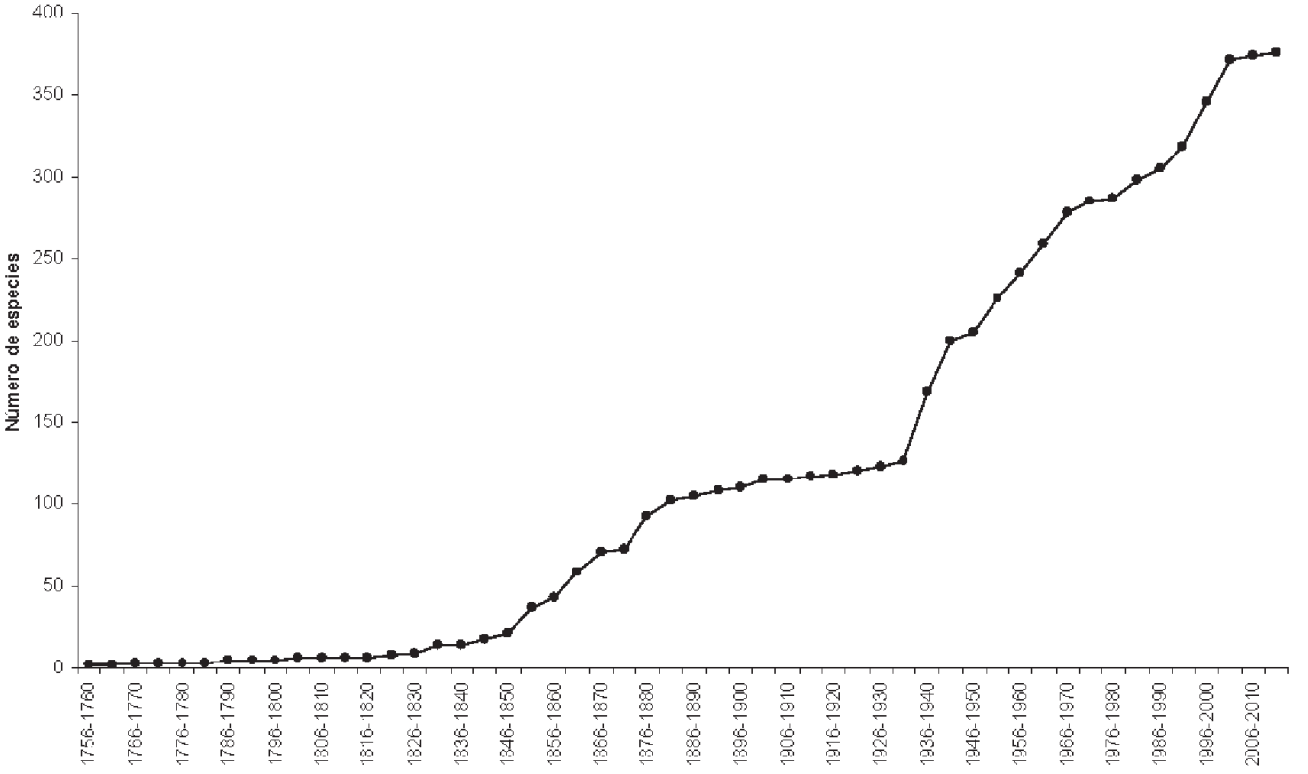


Figura 2. Curva acumulativa de especies de anfibios por año de descripción (en intervalos de 5 años).

Cuadro 3. Distribución de especies de anfibios de México por estados de la república

	BC	*BCS*	*SON*	*CHIH*	*COAH*	*NL*	*DGO*	*SIN*	*NAY*	*ZAC*	*SLP*	*TAMP*	*JAL*	*AGS*	*GTO*	*QRO*
Anura	15	5	32	32	14	20	25	35	30	12	29	30	38	13	11	17
Caudata	3	0	2	4	3	3	3	1	0	2	7	11	4	2	2	7
Gymnophiona	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Total	**18**	**5**	**34**	**36**	**16**	**23**	**29**	**36**	**30**	**14**	**36**	**38**	**43**	**15**	**13**	**22**
	HGO	*PUE*	*TLAX*	*MEX*	*MICH*	*COL*	*DF*	*MOR*	*GRO*	*VER*	*OAX*	*TAB*	*CHIS*	*CAMP*	*YUC*	*QROO*
Anura	21	46	10	16	34	23	8	28	52	60	95	18	73	19	15	17
Caudata	12	20	6	18	9	0	8	7	13	36	42	3	27	1	1	3
Gymnophiona	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	2	1	2	0	0	0
Total	**32**	**64**	**16**	**34**	**44**	**23**	**16**	**34**	**67**	**96**	**140**	**23**	**100**	**20**	**16**	**20**

enfermedades infecciosas emergentes (Collins y Storfer, 2003; Daszak et al., 2003; Lips et al., 2008). Sin embargo, en el análisis llevado a cabo por la IUCN se determinó que con certeza el factor más importante para la disminución de las poblaciones de anfibios mexicanos era sin duda la deforestación y transformación de vegetación, aunque hace falta hacer más estudios para tener la información necesaria para calificar el grado de amenaza que tienen muchas especies de la fauna de anfibios de México (Frías-Alvarez et al., 2010). Por otro lado se ha propuesto que por lo menos el 50% de las especies microendémicas de México necesitan urgentes medidas de conservación; la mayoría de estas especies se distribuyen en el Eje Neovolcánico y la sierra Madre del Sur en los estados de Veracruz, Puebla, Hidalgo y Oaxaca, entre otros (Ochoa-Ochoa et al., 2011).

Agradecimientos

Gabriela Parra Olea agradece al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT-UNAM) IN212111; Cinthya Mendoza Almeralla, al posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Conacyt por la beca otorgada y Oscar Flores Villela agradece el apoyo de The National Science Fundation Proyecto Núm. DEB-0613802 y de la Conabio, Actualización del catálogo de autoridad taxonómica de la herpetofauna de México, Proyecto Núm. CS003.

Literatura citada

AmphibiaWeb: Information on amphibian biology and conservation. [web application]. 2013. Berkeley, California: AmphibiaWeb. Disponible: http://amphibiaweb.org/; última consulta: 08.X.2013.

Canseco-Márquez, L. y G. Gutiérrez-Mayén. 2010. Anfibios y reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Conabio, Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán, A. C, y la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, México. 302 p.

Collins, J. y A. Storfer. 2003. Global amphibian declines: sorting the hypotheses. Diversity and Distributions 9:89-98.

Daszak, P., A. Cunningham y A. D. Hyatt. 2003. Infectious disease and amphibian population declines. Diversity and Distributions 9:141-150.

Duellman, W. E. y L. Trueb. 1994. Biology of amphibians. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 670 p.

Flores-Villela, O. 1993. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. *In* Biological diversity of Mexico: origins and distributions, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds.). Oxford University Press, New York. p. 253-280.

Flores-Villela, O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. Conabio/

UNAM. México. 439 p.

Frías-Alvarez, P., J. J. Zúñiga-Vega y O. Flores-Villela. 2010. A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. Biodiversity and Conservation 19:3699-3742.

Frost, D. R. 2013. Amphibian species of the World: an online reference. Version 5.6 (9 de enero 2013). Electronic database accessible at http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA; última consulta: 08.X.2013.

Halliday, T. y K. Adler. 2007. La gran enciclopedia de los anfibios y reptiles. Libsa, Madrid. 240 p.

Heyer, R., M. Donnelly, R. McDiarmid, L. Hayek y F. Mercedes. 2001. Medición y monitoreo de la diversidad biológica, metodos estandarizados para anfibios. Editorial Universitaria de la Patagonia, Argentina. 349 p.

Lips, K. R., J. Diffendorfer, J. R. Mendelson III y M. W. Sears. 2008. Riding the wave: reconciling the roles of disease and climate change in amphibian declines. PloS Biology 6:441-454.

Ochoa-Ochoa, L. M., J. E. Bezaury-Creel, L. B. Vázquez y O. Flores-Villela. 2011. Choosing the survivors? A GIS-based triage support tool for micro-endemics: application to data for Mexican amphibians. Biological Conservation 144:2710-2718.

Vitt, L. L. y J. P. Caldwell. 2009. Herpetology an introductory biology of amphibians and reptiles. Academic Press, Burlington, Massachusetts. 697 p.

Wake, D. y V. Vredenburg. 2008. Are we in midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences 105:11466-11473.

Young, B., S. Stuart, J. S. Chanson, N. A. Cox y T. M. Boucher. 2004. Joyas que están desapareciendo: el estado de los anfibios en el Nuevo Mundo. Nature Serve. Arlington, Virginia. 53 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S467-S475, 2014
DOI: 10.7550/rmb.43236

Biodiversidad de reptiles en México

Biodiversity of reptiles in Mexico

Oscar Flores-Villela✉ y Uri Omar García-Vázquez

Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.
✉ *ofvq@unam.mx*

Resumen. Con base en un análisis exhaustivo de la bibliografía de reptiles relacionada con México y de bases de datos se presenta un análisis detallado de la distribución de la riqueza y endemismo de los reptiles de México. Se estima que, hasta octubre de 2013, en México existen 864 especies de reptiles, descritas en 159 géneros y 40 familias que representan el 8.7% de los reptiles del mundo. De las 864 especies, 417 son lagartijas, 393 serpientes, 48 tortugas, 3 anfisbénidos y 3 cocodrilos. Se registraron 493 taxones endémicos para el país. Los estados con un mayor número de especies son: Oaxaca (262), Chiapas (220) y Veracruz (200), mientras que los estados con una fauna de reptiles menos diversa son: Tlaxcala (36 especies), Distrito Federal (39) y Guanajuato (43).

Palabras clave: reptiles, riqueza, diversidad, endemismo.

Abstract. Based on a thorough analysis of the literature on reptiles associated with Mexico, and the review of databases, a detailed analysis of the distribution, richness and diversity of the reptiles from Mexico is presented. We estimate a total of 864 species of reptiles in Mexico, to October, 2013. Including 159 genera and 40 families; representing 8.7% of the reptiles of the world. Of the 864 species, 417 are lizards, 393 snakes, 48 turtles, 3 amphisbaenians and 3 crocodiles. There are 493 endemic species recorded for the country. The states with a greater number of species are: Oaxaca (262), Chiapas (220) and Veracruz (200), while states with a less diverse reptile fauna are: Tlaxcala (36 species), Distrito Federal (39) and Guanajuato (43).

Key words: reptiles, richness, diversity, endemism.

Introducción

Descripción morfológica del grupo. Los reptiles se han reconocido como grupo desde 1768, sin embargo, en las últimas 2 décadas se tiene conciencia de que no forman un grupo natural. En este sentido los cocodrilos comparten varias sinapomorfías con las aves que no presentan otros reptiles. No obstante, se ha definido a los reptiles vivientes como amniotas; con carencia de glándulas en el tegumento y poca vascularización; con escamas o placas epidérmicas; en algunas especies con osteodermos; con garras en los dedos, generalmente pentadáctilos; con 4 extremidades, aunque algunos grupos presentan reducción o pérdida de las mismas (e.g., algunas familias de lagartijas, la gran mayoría de las anfisbenias y las serpientes); sin paladar secundario, excepto en cocodrilos; con un cóndilo occipital; con atlas y axis; presencia de caja torácica, puede estar modificada en tortugas; con fecundación interna, órganos copuladores, excepto en tuataras; con corazón tri-cavitario, excepto en cocodrilos (Vitt y Caldwell, 2009).

Recibido: 04 noviembre 2013; aceptado: 06 noviembre 2013

Debido a que existe mucho desacuerdo en cómo clasificar a los grupos mayores de reptiles se ha propuesto no asignarles categoría linneana. Los grupos que se reconocen son Testudines o Chelonia (tortugas), Lepidosauria (tuataras, anfisbenias, lagartijas, serpientes), Archosauria (cocodrilos, aves y otros grupos fósiles) (Pough et al., 2004). Últimamente, se ha cuestionado si las tortugas son un grupo basal dentro de los reptiles vivientes y se ha propuesto que pueden ser el grupo hermano de Archosauria o de Lepidosauria (una revisión reciente en Hedges, 2012). Si bien Lepidosauria forma un grupo monofilético, los subórdenes tradicionales de reptiles no lo son, ya que anfisbenias y serpientes parecen ser monofiléticos, pero las lagartijas no lo son, pues quedan anidados dentro de éstas los 2 grupos anteriores (Estes et al., 1988). Estas relaciones han sido corroboradas por filogenias posteriores usando caracteres moleculares (e.g., Townsend et al., 2004; Vidal y Hedges, 2009; Mulcahy et al., 2012; Pyron et al., 2013;). A la fecha existen 2 análisis previos de la riqueza de la fauna de reptiles de México (Flores-Villela, 1993c, d), el presente trabajo representa un análisis de la riqueza de los reptiles de México, actualizado hasta octubre de 2013.

Testudines o Chelonia. Es un grupo muy característico debido a que el cuerpo está cubierto de una estructura de huesos dérmicos. A esta estructura denominada concha o caparazón están fusionadas las vértebras (excepto las de cuello y cola), costillas y las cinturas pélvica y pectoral; la parte ventral de la concha se llama plastrón. Las extremidades pueden estar modificadas en forma de aleta en especies marinas y en la familia Carettochelyidae; poseen membranas interdigitales amplias en las especies de familias dulceacuícolas o bien presentan una reducción de los dedos y se modifican como patas de elefante, en las tortugas terrestres. La boca está modificada y forma una ranfoteca, que es en realidad una especie de pico, como el de las aves, no poseen dientes sino un borde cortante en las mandíbulas. Todas las tortugas son ovíparas y depositan de 1 a varias docenas de huevos dependiendo de la especie y el tamaño de la hembra; en general, existe una correlación entre tamaño y número de huevos (Pough et al., 2004; Vitt y Caldwell, 2009). Las tortugas son omnívoras, herbívoras y carnívoras. Las especies de este grupo van de unos cuantos centímetros de longitud de carapacho (9 en *Homopus signatus*) hasta 244 cm en *Dermochelys coriacea* (Halliday y Adler, 2002).

Este grupo está bien distribuido y ocurre en amplias áreas alrededor del ecuador pero no llegan al círculo polar Ártico. El límite boreal en la distribución de las tortugas terrestres y dulceacuícolas está dado por la familia Emydidae en Europa y América, y en Asia por las familias Trionychidae, Bataguridae y Testudinidae. El límite austral de la distribución de las tortugas está dado por la familia Pelomedusidae en África, Testudinidae en Sudamérica y Chelidae en Australia. Los límites boreal y austral de las distribución de las tortugas marinas está marcado por la distribución de *Dermochelys coriacea.* No hay tortugas en el desierto del Sahara, ni en el desierto central de Australia; también están ausentes en la cordillera de los Himalayas y no se distribuyen más al norte de ésta. Tampoco hay tortugas al oeste de los Andes en América del Sur.

Actualmente, se han descrito 332 especies (modificado de Van Dijk et al., 2012; Iverson et al., 2013), de las cuales se reconocen 2 grandes grupos dependiendo de cómo doblan el cuello hacia adentro del carapacho: los Pleurodira y los Cryptodira. A pesar de que estos 2 están bien reconocidos y son monofiléticos, existe un gran desacuerdo para dilucidar las relaciones filogenéticas de las familias de tortugas, las últimas propuestas son la de Thompson y Shaffer (2010) y Barley et al. (2010).

Lepidosauria, *Squamata*, "*Lacertilia*". Representa el grupo de reptiles vivientes más numeroso; debido a que es un grupo parafilético se hará una reseña de algunas características que los diferencian de las serpientes y las anfibenias. Con excepción de algunas familias en donde se han perdido (Dibamidae, Pygopodidae y algunos miembros de las familias Anguidae, Gymnophthalmidae y Scincidae), las lagartijas se caracterizan por poseer 4 extremidades; la gran mayoría de las especies poseen párpados, con excepción de algunos geckos; la mayor parte de las especies tienen una abertura ótica externa; poseen cinturas pectoral y pélvica o vestigios de alguna de éstas; en las especies ápodas las escamas ventrales no están alargadas. Las lagartijas pueden ser ovíparas y vivíparas, incluyendo algunas especies que presentan algún tipo de placentación (Scincidae) y otras que sólo nacen vivas sin tener mucho intercambio con la madre. Hay especies que sólo depositan un huevo a la vez (*Anolis*) y otras que depositan varios huevos y paren varias crías. En este grupo existen varias especies partenogenéticas, por ejemplo en el continente americano en la familia Teiidae (*Aspidoscelis*) y se conoce que las poblaciones más sureñas de *Lepidophyma flavimaculata* son partenogenéticas (Telford y Campbell, 1970). Las lagartijas ocupan varios hábitats: terrestres, enterradoras, arborícolas, semiacuáticas, latebrícolas y trogloditas. La mayoría son diurnas pero hay muchas especies crepusculares y nocturnas (Halliday y Adler, 2002). Muchas especies de lagartijas son insectívoras, o carnívoras (e.g. Varanidae) y hay algunas especies herbívoras o que comen algas marinas (*Amblyrhinchus cristatus*). Las especies de lagartijas van desde unos cuantos milímetros de longitud (*Brookesia micra*) a 150 cm como el dragón de Komodo (Halliday y Adler, 2002).

Las lagartijas son cosmopolitas en su distribución; están en todas las masas terrestres menos en Groenlandia, Islandia y Antártida; una especie llega al círculo polar Ártico (*Lacerta vivipara*) y están mejor distribuidas en islas que otros Squamata (Porter, 1972). Los límites distribucionales boreales de las lagartijas están definidos por los Scincidae y Teiidae en Norte América y por Lacertidae en Eurasia. Los límites australes están dados por las familias Agamidae, Chamaeleonidae, Cordylidae, Gekkonidae, Lacertidae y Scincidae en África del sur; en Australia y Nueva Zelanda por Scincidae y en Sudamérica por la familia Tropiduridae.

Se reconocen aproximadamente unas 5 851 especies (modificado de Uetz, 2013). Desde la publicación de la filogenia morfológica de Estes et al. (1988) se ha descubierto que las lagartijas no son un grupo natural, ya que dentro de ellas están anidadas las serpientes y las anfisbenias. A este respecto se han publicado una gran cantidad de filogenias tratando de investigar las relaciones filogenéticas entre las diferentes familias de lagartijas, algunas de las más recientes son Townsend et al. (2004), Mulcahy et al. (2012) y Pyron et al. (2013).

Lepidosauria, *Squamata, "Amphisbaenia"*. Las anfisbenias son un grupo monofilético que está dentro de las lagartijas,

por lo que su reconocimiento dejaría al clado que los contiene (Lacertibaenia) como parafilético (Vidal y Hedges, 2009). Algunas de las características que distinguen a este grupo de reptiles de otros Squamata son: cuerpo alargado y con anillos de escamas que dan la apariencia de estar segmentado; no poseen extremidades, excepto en Bipedidae que poseen las delanteras; las cola es corta; no poseen abertura ótica externa; no poseen glándulas en la lengua; el pulmón izquierdo es más grande que el derecho; el cerebro está rodeado sólo por los huesos frontales; el cráneo está bien oscificado y adaptado para escavar, todas las especies son enterradoras y cavan sus propias madrigueras (Holiday y Adler, 2002; Pough et al., 2004). Las anfibenias pueden ser ovíparas o vivíparas, también son depredadoras de artrópodos, lombrices y pequeños vertebrados (Holiday y Adler, 2002). Las anfisbenias tienen una longitud que va de los 10 cm (*Chirindia langi*) a 80 cm (*Amphisbaenia alba*) (Holiday y Adler, 2002).

Las anfisbenias son principalmente habitantes de zonas tropicales, subtropicales y templadas de América, África, las penínsulas Arábiga e Ibérica y una pequeña porción del suroeste de Asia. Se les encuentra en diferentes hábitats desde bosques tropicales húmedos y semisecos hasta desiertos arenosos. Se reconocen aproximadamente 184 especies (Uetz, 2013), muchas de las cuales son extremadamente raras, pues sólo se conocen del holotipo o de algunos cuantos ejemplares. Ha habido muchos cambios en la taxonomía de este grupo y recientemente se han propuesto nuevas familias (Vidal y Hedges, 2009).

Lepidosauria, Squamata, "Serpentes". Las serpientes es un grupo de reptiles muy peculiar y fácilmente distinguible. El cuerpo de estos organismos es alargado; todas las especies carecen de extremidades; no tienen abertura ótica externa; no poseen esternón; no tienen cintura pectoral y la mayoría de las especies tampoco tiene cintura pélvica, algunas especies tienen restos de extremidades y cintura pélvica, e.g., Boidae, Leptotyphlopidae y Typlopidae; no poseen poros preanales; el pulmón izquierdo está reducido en tamaño; ninguna especie posee párpados, el ojo está cubierto por una escama transparente; en la mayoría de los grupos las escamas ventrales están alargadas; y las vértebras dorsales son muy numerosas. Además poseen varias adaptaciones para la alimentación, pues tragan a sus presas completas, tienen una prolongación de la glotis que les permite respirar mientras tragan, el cráneo es cinético y las mandíbulas están unidas al frente por el cartílago de Meckel, lo que les permite flexibilidad al deglutir a sus presas. Existen serpientes ovíparas o vivíparas; incluso algunas especies poseen una placenta primitiva (Haliday y Adler, 2002). Todas las especies de serpientes son depredadoras y comen otros animales, desde insectos y otros invertebrados hasta vertebrados de talla mediana e incluso otros reptiles. Hay un grupo de serpientes especializadas en consumir huevos (*Dasipeltis*) y otras en consumir moluscos terrestres de concha (algunos géneros de Dipsadidae). Las serpientes pueden ser terrestres, arborícolas, enterradoras, acuáticas, semiacuáticas, latebrícolas, trogloditas, existen 2 grupos adaptados a la vida acuática: Hydrophinae (serpientes marinas) y Acrochordidae. Las serpientes pueden medir desde unos cuantos centímetros de largo (algunos Leptotyphlopidae) hasta más de 10 m (pitones y boas).

Las serpientes son cosmopolitas, ocupando todas las masas continentales, menos la Antártida, Islandia y Groenlandia, también ocupan varias islas continentales y oceánicas. Hay 2 especies que llegan de forma marginal al círculo polar Ártico *Thamnophis sirtalis* en América y *Vipera berus* en Eurasia. En las serpientes los límites boreales de la distribución están marcados por la familia Colubridae en América del Norte y Viperidae en Eurasia. Los límites australes por las familias Elapidae, Colubridae, Typhlopidae y Viperidae en el sur de África; Elapidae en Australia y Colubridae y Viperidae en Sudamérica. Se reconocen aproximadamente unas 3 442 especies (Uetz, 2013). La clasificación de este grupo de reptiles ha sido muy controversial y se han publicado varias propuestas de relaciones filogenéticas en los últimos años, pero todavía no hay un consenso entre los taxónomos sobre varios grupos problemáticos de serpientes (Lee et al., 2007; Vidal y Hedges, 2009; Pyron et al., 2013).

Archosauria, Crocodylia. Los cocodrilos son un grupo de reptiles muy diferente a los otros, pues poseen muchas características que no comparten con los otros grupos vivientes. Se caracterizan por tener el cuerpo cubierto de una piel gruesa con osteodermos en la parte dorsal, algunas especies también en la parte ventral; los dientes son tecodontos; paladar secundario; tienen dividida la cavidad torácica por un músculo similar al diafragma de mamíferos; el corazón es prácticamente tetracavitario; los dedos de las patas tienen membranas interdigitales amplias, pues todas las especies son semiacuáticas; poseen glándulas que posiblemente producen feromonas en la región gular y cloacal (Pough et al., 2004). Todas las especies de cocodrilos son ovíparas, las hembras construyen nidos en los que depositan los huevos y los cuidan hasta que eclosionan. Los machos son muy territoriales y de mayor tamaño que las hembras. Los cocodrilos son todos depredadores, los adultos comen todo tipo de vertebrados, grandes y pequeños y algunos invertebrados, las crías y juveniles comen insectos y pequeños vertebrados. La mayoría caza de noche (Pugh et al., 2004). La mayor parte de las especies son de gran tamaño aunque algunas especies como *Osteolaemus tatraspis* y *Paleosuchus palpebrosus* miden 1.5 m, mientras que algunas especies

llegan a medir hasta 6.5 m como el *Gavialis gangeticus* o *Crocodylus niloticus*.

Los cocodrilos son pantropicales; sólo los miembros de la familia Alligatoridae rebasan estos límites, *Alligator* al norte y *Caiman latirostris* en Sudamérica. Los límites de la distribución boreal de los Crocodylia están marcados por la familia Alligatoridae en América del Norte, Sudamérica y este de Asia, en el sur de Asia por la familia Gavialidae la distribución austral máxima está marcada en África y Australia por la familia Crocodylidae. No hay cocodrilos en Europa, norte de Asia, extremo sur y noroeste de África, en norte América a partir del centro y oeste de México, sur de Australia, Nueva Zelanda, al oeste y sur de los Andes en Sudamérica y en el centro de Brasil. Se conocen 25 especies de cocodrilos (Uetz, 2013); existe mucha controversia en cuanto al número de familias y géneros, una de las filogenias más recientes es la de Man et al. (2011).

Diversidad

Historia. La fauna de reptiles de México es una de las más diversas del mundo y además con un alto grado de endemismo. Los reptiles mexicanos se han estudiado por lo menos desde tiempos de la colonia (Flores-Villela, 1993a; Flores-Villela et al., 2004). Pero es hasta después de que México se independizó de España que se inició el estudio formal de este grupo. No obstante, en el "Systema Naturae" de Linneo se registran varias especies de reptiles mexicanos, 13 válidas actualmente. El primer trabajo postlinneano de taxonomía de reptiles es el de Wiegmann (1834). Aunque después de la publicación de Wiegmann hubo muchos recolectores que visitaron México, no se hizo una síntesis del conocimiento de su fauna de reptiles hasta que Dugès (1889) publicó una lista de las especies que él pudo recopilar. Hay 2 trabajos casi contemporáneos al de Dugès que publicaron los franceses por un lado y los ingleses por el otro: la "Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale" (1873-1897 reptiles) y la "Biología Centrali Americana" (1885-1902) (Flores-Villela, 1993a; Flores-Villela et al., 2004). Ambos producto del interés europeo por los recursos naturales de México. Como se puede ver en la figura 1, el impacto de estos trabajos incrementó el conocimiento de los reptiles de México en la segunda mitad del siglo XIX. Aunque los 2 trabajos anteriores son muy completos y siguen siendo referencia obligada en el caso de muchas especies, no fue sino hasta mediados del siglo XX que se hizo el primer intento por catalogar a los reptiles de México y además proponer claves para la determinación de las especies. Esta empresa fue el esfuerzo de Hobart Smith y Edward Taylor que hicieron varios viajes a México recolectando

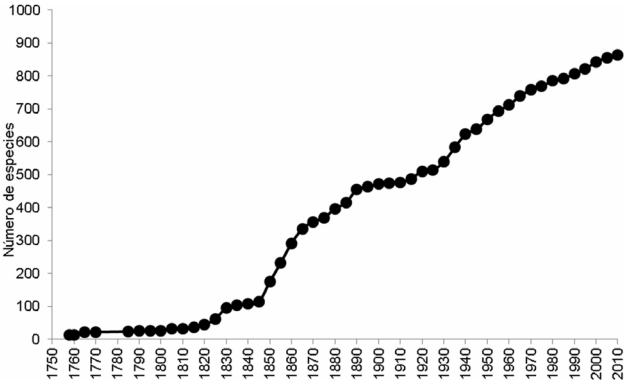


Figura 1. Curva acumulativa de especies de reptiles de México por año de descripción.

gran cantidad de ejemplares para su colección personal, ahora la mayoría de ellos depositados en el Field Museum of Natural History de Chicago y después para el Museo Nacional de Historia Natural del Instituto Smithsoniano. Este trabajo se publicó en 3 partes: 2 de reptiles (Smith y Taylor, 1945; 1950) (Flores-Villela, 1993a; Flores-Villela et al., 2004). La publicación de los trabajos de Smith y Taylor estimuló el estudio de los reptiles de México, pues a partir de la segunda mitad del siglo XX se incrementó el conocimiento de las especies de forma exponencial (Fig. 1). El trabajo de Smith y Taylor no ha sido superado hasta la fecha. Se han publicado listas de especies para México (Smith y Smith, 1976; Flores-Villela, 1993b; Liner, 2007) y algunos libros que cubren parcialmente la porción sur y sureste del país (Peters y Donoso-Barros, 1970; Peters y Orejas-Miranda, 1970; Villa et al., 1988; Köhler, 2003, 2008). Estos sin contar con las herpetofaunas estatales que se han publicado para la mayoría de los estados (Flores-Villela y Pérez-Mendoza, 2006).

Riqueza especifica. A partir de la presente revisión, en México se encuentran 864 especies de reptiles, de las cuales 417 son lagartijas, 393 serpientes, 3 anfisbénidos, 3 cocodrilos y 48 tortugas. Estas especies se incluyen en 159 géneros y 40 familias (Cuadros 1, 2), que representan el 8.7% de los reptiles del mundo. La familia de lagartijas con mayor riqueza de especies es Phrynosomatidae (15.9% del total de especies en México) y para las serpientes es Colubridae (15.3%); mientras que los géneros más diversos son *Sceloporus* (10.5%), *Aspidoscelis* (5.5%), *Anolis* (4.7%) y *Crotalus* (3.7%). La proporción de la fauna de reptiles que habita en el país es sobresaliente (Cuadro 1), ya que se distribuyen en México el 44.9% de las familias de reptiles del mundo, y el 14% de los géneros de este grupo. Además, más de la mitad de estas especies son endémicas al país (57%; Cuadro 2). En el pasado se consideró que la riqueza de los reptiles de México era la

Cuadro 1. Riqueza y porcentajes, en México de familias, géneros y especies de reptiles a nivel mundial

	Testudines	*Squamata*			*Archosauria*	
		Lacertilia	*Amphisbaenia*	*Serpentes*	*Crocodylia*	*Total*
Familias a nivel mundial	15	37	6	27	3	89
Familias en México	10	18	1	9	2	40
% Riqueza en México	66.6	50	16.6	33.3	66.6	44.9
Géneros a nivel mundial	97	529	19	474	9	1 128
Géneros en México	19	48	1	89	2	159
% Riqueza en México	19.58	9	5.2	18.7	22.2	14
Especies a nivel mundial	332	5 851	184	3 442	25	9 834
Especies en México	48	417	3	393	3	864
% Riqueza en México	14.45	7.1	1.6	11.4	12	8.7

más alta a nivel mundial (Smith y Smith, 1976b; Flores-Villela, 1993c); sin embargo, actualmente Australia posee más especies de reptiles que México, 986 (Uetz, 2000; Uetz, 2013).

Hay que resaltar que de los grupos de reptiles, las tortugas son de gran importancia pues México es el segundo país más rico en especies de este grupo, después de los Estados Unidos (Van Dijk et al., 2012). De las tortugas, tenemos el porcentaje más alto de especies comparado con el resto del mundo (14.45%; Cuadro 1). En contraste el grupo más pobremente representado en México son las anfisbenias, ya que sólo representan el 1.6% de las especies del mundo. Sin embargo, la única familia de reptiles que es endémica del país es Bipedidae, la cual pertenece a este grupo (Cuadros 1, 2). Aunque la riqueza de lagartijas a nivel de géneros y especies en México es baja, 9 y 7.1% respectivamente, a nivel de familias están presentes en el país el 50% de las familias de estos escamados.

Otro dato interesante es que comparando lagartijas y serpientes, que son los grupos con más especies de todos los reptiles; en México tenemos casi el mismo número de especies de ambos, 417 de lagartijas y 393 de serpientes (Cuadro 1). Por otro lado, el número de géneros de los mismos grupos es muy diferente, es casi el doble para las serpientes (89, 48). Además el número de géneros endémicos de serpientes es mayor que el de las lagartijas, 12 géneros y sólo 2 para el último grupo.

Endemismo. Hay un elevado porcentaje de endemismos entre los reptiles que habitan en México. No obstante, no todas las familias de este grupo tienen especies endémicas del país. De las 40 familias de reptiles (Cuadro 1), 15 no poseen especies endémicas de México (Cuadro 2). Estas son: las de cocodrilos, 5 de tortugas, 5 de lagartijas y sólo 2 de serpientes (Cuadro 2). Sin considerar a Bipedidae, familia endémica de México, y Dibamidae, cuyo único representante del continente americano es endémico de México, los porcentajes de endemismo más altos a nivel de especie se encuentran en 4 familias de lagartijas: Anguidae (87.7%), Xenosauridae (87.5%), Phyllodactylidae (81.25%) y Xantusiidae (80.7%). En otros grupos de reptiles, los porcentajes de endemismo no rebasan el 70%. Las 2 familias de serpientes que tienen el mayor porcentaje de endemismo son Natricidae (66.6%) y Dipsadidae (62.5%); la familia de tortugas con el mayor porcentaje de especies endémicas es Emydidade (57.1%).

Distribución estatal. La distribución de las especies a nivel estatal está pobremente estudiada, pues muchas de las herpetofaunas estatales se publicaron en el siglo pasado (Flores-Villela y Pérez-Mendoza, 2006). Llama la atención que de los 3 estados con mayor número de especies de reptiles, Oaxaca (262 especies), Chiapas (220) y Veracruz (200), no se ha publicado una herpetofauna estatal. Del segundo se conoce un trabajo sobre reptiles (Álvarez del Toro, 1960, 1972, 1982) y de Oaxaca se han publicado listas de especies (Casas Andreu et al., 1996, 2004), mientras que para Veracruz existe una lista de especies (Pelcastre-Villafuerte y Flores-Villela, 1992) y una guía de la herpetofauna (Guzmán-Guzmán, 2011), aunque esta última no incluye a todas las especies presentes en el estado. Los estados más ricos en especies de reptiles coinciden en lo general, con los que tienen el mayor esfuerzo de recolecta: Veracruz, Chiapas y Oaxaca, en orden descendente (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006) (Cuadro 3).

Los estados con una fauna de reptiles menos diversa son: Tlaxcala (36 especies), Distrito Federal (39) y Guanajuato (43). De estos estados, se han publicado algunos trabajos para Tlaxcala (Fernández et al., 2006), para el Valle de México y serranías del sur del Distrito Federal (Ramírez-Bautista et al., 2009; Uribe-Peña et al., 1999)

Cuadro 2. Riqueza específica de reptiles de México y su nivel de endemismo

		Familia	*Géneros*	*Especies*	*Especies endémicas*	*% de especies endémicas*
Testudines		Cheloniidae	4	6	0	0
		Chelydridae	1	1	0	0
		Dermatemydidae	1	1	0	0
		Dermochelyidae	1	1	0	0
		Emydidae	5	14	8	57.1
		Geoemydidae	1	3	1	33.3
		Kinosternidae	2	15	7	46.6
		Staurotypidae	2	3	0	0
		Testudinidae	1	3	1	33.3
		Tryonichidae	1	1	0	0
Squamata	"Lacertilia"	Anguidae	7	49	43	87.7
		Anniellidae	1	2	1	50
		Corytophanidae	3	6	0	0
		Crotaphytidae	2	10	4	40
		Dactyloidae	1	48	30	62.5
		Dibamidae	1	1	1	100
		Eublepharidae	1	7	2	28.5
		Gekkonidae	2	4	0	0
		Gymnophthalmidae	1	1	0	0
		Helodermatidae	1	4	2	50
		Iguanidae	4	19	14	73.6
		Phrynosomatidae	10	138	84	60.8
		Phyllodactylidae	2	16	13	81.25
		Scincidae	4	30	18	62.02
		Sphaerodactylidae	3	5	0	0
		Teiidae	2	43	23	53.4
		Xantusiidae	2	26	21	80.7
		Xenosauridae	1	8	7	87.5
	"Amphisbaenia"	Bipedidae	1	3	3	100
	"Serpentes"	Boidae	4	5	1	20
		Colubridae	35	133	58	43.6
		Dipsadidae	28	131	82	62.5
		Elapidae	3	18	10	55.5
		Leptotyphlopidae	2	9	5	55.5
		Loxocemidae	1	1	0	0
		Natricidae	4	33	22	66.6
		Typhlopidae	2	3	0	0
		Viperidae	10	60	32	53.3
Archosauria	Crocodylia	Alligatoridae	1	1	0	0
		Crocodylidae	1	2	0	0
	Total		159	864	493	57.1

Cuadro 3. Distribución de especies de reptiles de México por estados de la república, de norte a sur

	Squamata			*Testudines*	*Crocodylia*
	Amphisbaenia	*Lacertilia*	*Serpentes*		
Baja California	1	50	40	7	0
Baja California Sur	1	48	31	6	0
Sonora	0	54	63	15	0
Chihuahua	0	52	75	14	0
Coahuila	0	41	44	11	0
Nuevo León	0	37	49	6	0
Durango	0	41	51	5	0
Sinaloa	0	37	59	11	1
Nayarit	0	27	51	9	1
Zacatecas	0	29	33	2	0
San Luis Potosí	0	36	64	6	1
Tamaulipas	0	41	58	13	2
Jalisco	0	41	50	8	1
Aguascalientes	0	18	41	2	0
Guanajuato	0	11	30	2	0
Querétaro	0	29	45	1	0
Hidalgo	0	35	50	3	0
Puebla	0	45	82	2	0
Tlaxcala	0	15	16	0	0
México	0	28	38	2	0
Michoacán	1	52	79	6	1
Colima	0	26	45	6	1
Distrito Federal	0	12	23	1	0
Morelos	0	28	49	2	0
Guerrero	2	68	86	7	1
Veracruz	0	69	113	16	2
Oaxaca	0	107	136	16	3
Tabasco	0	28	44	9	2
Chiapas	0	90	113	14	3
Campeche	0	33	46	16	2
Yucatán	0	27	54	9	2
Quintana Roo	0	37	52	14	2

y para Guanajuato (Dugès, 1890, 1895). De los estados con menos riqueza, 2 de ellos coinciden con los estados menos recolectados (Tlaxcala y Guanajuato); mientras que en el Distrito Federal se ha hecho considerablemente más esfuerzo de recolecta, ya que hay más del doble de registros en colecciones (Ochoa-Ochoa y Flores-Villela, 2006).

Perspectivas. El estudio de los reptiles de México aún se encuentra incompleto. Muchos grupos taxonómicos necesitan atención, no sólo de taxonomía alfa sino también sobre sus relaciones filogenéticas. Algunos de los grupos que necesitan un mayor énfasis taxonómico son las serpientes de los géneros *Thamnophis*, *Conophis*, *Coniophanes*, *Dipsas*, *Lampropeltis*, *Rhadinaea* y *Tantilla*, entre los más sobresalientes. Con respecto a las lagartijas, los géneros *Aspidoscelis*, *Lepidophyma* y *Phyllodactylus* son los más notorios. En lo que respecta a tortugas, el

complejo *Kinsternon integrum* necesita una revisión de la taxonomía alfa, así como definir los límites entre especies; en general los géneros *Crytochelys* y *Kinosternon* son grupos que necesitan mucho trabajo taxonómico. Las tortugas del género *Trachemys* también son un área para mejorar el trabajo taxonómico hecho hasta la fecha. Adicionalmente, sabemos que existen varias especies nuevas para México que están por describirse, entre algunos de los ejemplos están los géneros de lagartijas, *Sceloporus*, *Gerrhonotus*, *Abronia*, *Phrynosoma*, *Lepidophyma*, *Xenosaurus*, *Aspidoscelis*, *Anolis* y *Scincella*, y de serpientes *Geophis*, *Rhadinaea*, *Mastigodryas* y *Chersodromus*.

El estudio de muchos lugares del país promete nuevos descubrimientos, algunos de los estados que todavía podrían arrojar hallazgos interesantes son: Oaxaca, Chiapas, Veracruz, Puebla, Coahuila y Guerrero. Pero también hay muchos otros que están pobremente estudiados, tales como: Zacatecas, Durango, Sinaloa, Nayarit, Guanajuato, Tlaxcala y Tabasco. Seguramente hay muchas sierras y cuencas que no han sido recolectadas dentro de los estados mencionados y otros, mismas que es importante que se puedan estudiar antes de que se modifique su estructura vegetal original.

Los reptiles, al igual que muchos otros grupos de organismos, están amenazados por diferentes actividades antrópicas. Un estudio reciente (Böhm et al., 2013) encaminado a evaluar el estado de conservación de los reptiles a nivel mundial destacó que dentro de los grupos de tortugas y lagartijas existe la mayor proporción de especies en peligro y críticamente amenazadas: 8.8% de las especies de lagartijas analizadas y 30.4% de las especies de tortugas. En la región Neotropical, en la que la porción sur de México está ubicado, 8.7% de las especies analizadas está en las mismas condiciones de sobrevivencia mencionadas. En la región Neártica que comprende parte de la porción norte de México, el 6.3% de las especies tienen problemas graves de conservación (Böhm et al., 2013). Las 2 principales causas que afectan la sobrevivencia de los reptiles, tanto en el mundo como en México son: pérdida de hábitat y uso por el hombre. Estas amenazas ya han sido identificadas para especies mexicanas (Lazcano-Barrero et al., 1986) y analizadas.

Agradecimientos

Oscar Flores Villela agradece el apoyo de The National Science Foundation (Proyecto No. DEB-0613802) y de Conabio (Proyecto No. CS003). Los autores agradecen a A. M. Bauer, A. Nieto Montes de Oca, L. Canseco, G. Campillo, E. N. Smith, L. Ochoa Ochoa, I. Solano Zavaleta, J. C. Arenas, A. Roth, J. W. Sites, R. Shine y S. Keogh por su ayuda en la elaboración de diferentes aspectos del manuscrito.

Literatura citada

Bradley, A. J., P. Q. Spinks, R. C. Thomson y H. B. Shaffer. 2010. Fourteen nuclear genes provide phylogenetic resolution for difficult nodes in the turtle tree of life. Molecular Phylogenetics and Evolution 55:1189-1194.

Bocourt, M. F. 1873-1897. Études sur les reptiles. Mission scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale, Recherches zoologiques. Imprimerie Nationale, Paris. 1012 p.

Böhm, M. et al. 2013.The conservation status of the world's reptiles. Biological Conservation 157:372-385.

Dugès, A. 1890. Fauna del estado de Guanajuato. *In* Geografía y estadística del estado de Guanajuato, Velasco (q.v.). p. 287-295.

Dugès, A. 1895. Fauna del estado de Guanajuato. *In* Memoria sobre la administración pública del estado de Guanajuato presentada al congreso del mismo por el C. Gobernador constitucional Lic. Joaquín Obregón Gonzáles, el 1 de Abril de 1895. Morelia, (anfibios y reptiles) p. 4-5.

Dugès, A. 1896. Reptiles y batracios de los Estados Unidos Mexicanos. Naturaleza 2:479-485.

Estes, R., K. de Queiroz y J. Gauthier.1988. Phylogenetic relationships within Squamata. *In* Phylogenetic relationships of the lizard families, R. Estes y G. Pregill (eds.). Stanford University Press, Stanford. p. 119-281.

Flores-Villela, O. 1993a. Breve historia de la herpetología en México. Elementos, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla 18:11-21.

Flores-Villela, O. 1993b. Herpetofauna Mexicana. Special Publications, Carnegie Museum of Natural History 17:1-73.

Flores-Villela, O. 1993c. Herpetofauna of Mexico: distribution and endemism. *In* Biological diversity of Mexico: origins and distributions, T. P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa. (eds). Oxford University Press, New York. p. 253-280.

Flores-Villela, O. 1993d. Riqueza de los anfibios y reptiles. *In* O. Flores-Villela y A. Navarro (Compiladores). Biología y problemática de los vertebrados en México. CIENCIAS, revista de difusión de la Facultad de Ciencias de la UNAM. Número especial 7:33-42.

Flores-Villela, O. y H. A. Pérez-Mendoza. 2006. Herpetofaunas estatales de México. *In* Inventarios herpetofaunísticos de México: avances en el conocimiento de su biodiversidad, A. Ramírez-Bautista, L. Canseco-Márquez y F. Mendoza-Quijano (eds.). Publicaciones de la Sociedad Herpetológica Mexicana. p. 327-346.

Flores-Villela, O., H. M. Smith y D. Chiszar. 2004. The history of herpetological exploration in Mexico. Bonner Zoologische Beiträge 3/4:311-335.

Günther, A. C. L. G. 1885-1902. Biologia Centrali-Americana. Reptilia and Batrachia. London, Porter. 326 p.

Halliday, T. y K. Adler. 2002. Firefly Encyclopedia of Reptiles and Amphibians. Firefly Books, New York.156 p.

Hedges, S. B. 2012. Amniote phylogeny and the position of turtles. BMC Biology 64:1-2.

Iverson, J. B., M. Le y C. Ingram. 2013. Molecular phylogenetics of the mud and musk turtle family Kinosternidae. Molecular Phylogenetics and Evolution 69:929-939.

Lazcano-Barrero, M. A., O. A. Flores-Villela, M. Benabib-Nisenbaum, J. A. Hernández-Gómez, M. P. Chávez-Peón y A. Cabrera-Aldave. 1986. Estudio y conservación de los anfibios y reptiles de México: una propuesta. Cuadernos de Divulgación INIREB 25:1-53.

Lee, M. S., A. F. Hugall, R. Lawson y J. D. Scalon. 2007. Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. Systematics and Biodiversity 5:371-389.

Liner, E. A. 2007. A checklist of the amphibians and reptiles of Mexico. Occasional Papers of the Museum of Natural Science, Louisiana State University 80:1-60.

Mulcahy, D. G., B. P. Noonan, T. Moss, T. M. Townsend, T. W. Reeder, J. W. Sites y J. J. Wiens. 2012. Estimating divergence times and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles. Molecular Phylogenetics and Evolution 65:974-991.

Ochoa-Ochoa, L. M. y O. Flores-Villela. 2006. Áreas de diversidad y endemismo de la herpetofauna mexicana. UNAM-Conabio, México. 211 p.

Peters, J. A. y R. Donoso-Barros. 1970. Catalogue of the neotropical Squamata: Part II. Lizards and amphisbaenians. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. 215 p.

Peters, J. A. y B. R. Orejas-Miranda. 1970. Catalogue of the neotropical Squamata: Part I. Snakes. Smithsonian Institution Press, Washington D. C. 232 p.

Porter, K. R. 1992. Herpetology. Saunders, Philadelphia. 524 p.

Pough, F. H., R. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump, A. H. Savitzki y K. D. Wells. 2004. Herpetology. Third Ed., Prentice Hall, New Jersey. 726 p.

Pyron, A., F. T. Brubrink y J. J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4 161 species of lizards and snakes. BMC Evolutionary Biology 13:1-93.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1945. An annotated checklist and key to the snakes of Mexico. Bulletin of the U.S. National Museum 187:1-239.

Smith, H. M. y E. H. Taylor. 1950. An annotated checklist and key to the reptiles of Mexico exclusive of the snakes. Bulletin of the U.S. National Museum 199:1-253.

Telford, S. R. y H. W. Campbell. 1970. Ecological observations on an all female population of the lizard *Lepidophyma flavimaculatum* (Xantusiidae) in Panama. Copeia 1970:379-381.

Thomson, R. C. y H. B. Shafer. 2010. Sparse supermatrices for phylogenetic inference: taxonomy, alignment, rogue taxa, and the phylogeny of living turtles. Systematic Biology 59:42-58.

Uetz, P. 2000. How many reptiles species? Herpetological Review 31:13-15.

Uetz, P. 2013. The reptile data base. http://www.reptile-database.org/; última consulta: 01.X.2013.

Van Dijk, P. P., J. B. Iverson, H. B. Shaffer, R. Bour y A. G. J. Rhodin. 2012. Turtles of the world, 2012 update: annotated checklist of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status. Chelonian Research Monographs 5: doi: 10.3854/crm.5.000.checklisdt.v5.2012.

Vidal, N. y S. B. Hedges. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. Comptes Rendus Biologies 332:129-139.

Vitt, L. J. y J. P. Caldwell. 2009. Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles. 3rd Ed. Academic Press, Amsterdam. 270 p.

Wiegmann, A. F. A. 1834. Herpetologia Mexicana seu descriptio amphibiorum Novae Hispaniae. Pars prima. Saurorum species. Lüderitz, Berlin. 253 p.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S476-S495, 2014
DOI: 10.7550/rmb.41882

Biodiversidad de aves en México

Biodiversity of birds in Mexico

Adolfo G. Navarro-Sigüenza[1]✉, Ma. Fanny Rebón-Gallardo[1], Alejandro Gordillo-Martínez[1], A. Townsend Peterson[2], Humberto Berlanga-García[3] y Luis A. Sánchez-González[1]

[1]*Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Apartado postal 70-399, 04510 México, D. F., México.*
[2]*Biodiversity Research Institute, University of Kansas, Lawrence, Kansas 66045 USA.*
[3]*Iniciativa para la Conservación de las Aves de América del Norte, Dirección Técnica de Análisis y Prioridades, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903, Colonia Parques del Pedregal, 14010 Tlalpan, México, D. F., México.*
✉ *adolfon@ciencias.unam.mx*

Resumen. Se presenta un análisis del listado actualizado de las aves de México, con enfoques taxonómicos actuales y abarcando todas aquellas especies que tengan registros recientes e históricos de presencia dentro del territorio nacional. Se presenta una síntesis de la riqueza de especies, riqueza taxonómica, estatus estacional, distribución ecológica, su grado de endemismo y estatus de conservación, así como de los patrones geográficos de la riqueza y el endemismo. De las alrededor de 10 500 especies de aves que hay en el mundo, entre 1 123 y 1 150, cerca del 11% del total mundial, habitan en México. Ésto coloca a este país en el onceavo lugar de acuerdo a su riqueza avifaunística y en el cuarto lugar en proporción de endemismo entre los países megadiversos del mundo. El 77% de las especies se reproducen en México y la mayor parte son especies residentes permanentes, seguidas en número por las visitantes de invierno y las migratorias de paso. Un total de entre 194 y 212 especies son endémicas de México, lo que representa aproximadamente entre el 18 y 20% del total de especies registrado en el país y entre 298 y 388 especies (26-33%) de la avifauna mexicana se encuentra en alguna categoría de amenaza de acuerdo a autoridades nacionales o internacionales. La mayor concentración de especies se presenta a lo largo de la vertiente del golfo de México y la península de Yucatán, especialmente siendo más elevada la riqueza de especies en las zonas de contacto de ambientes montanos y tropicales de tierras bajas, tanto en el golfo como en la vertiente del Pacífico. Los valores altos de la riqueza de especies endémicas y la proporción de éstas se concentran a lo largo del oeste de México, principalmente en las zonas montanas del Eje Neovolcánico, las Sierras Madre Occidental y del Sur, y la planicie costera del Pacífico.

Palabras clave: México, aves, riqueza de especies, endemismo, distribución ecológica, distribución geográfica.

Abstract. We present an update to the knowledge of bird diversity in México. We assembled a list of the birds of Mexico including all species for which presence, recent or historical, has been confirmed, and incorporating recent taxonomic viewpoints. From this list, we obtained numbers of species and taxonomic richness, seasonal status, ecological distribution, and conservation status. Of the roughly 10 500 bird species currently recognized, 1 123 to 1 150 (11%) are found in Mexico, what ranks the country in the 11th position in bird species richness, and in 4th in the proportion of endemic species. Mexican avifauna is largely composed of resident species; however, migratory and transitory species are also important components. Similarly, a large proportion (77%) of the species breed in Mexico. Endemism levels are high: 194 to 212 species are included in some endemism category. Between 32-44% of the Mexican bird species has been rated with some level of threat according to national and international listings. Geographically, the highest species richness is located in contact areas between lowland and mountains in both slopes and along the lowlands of the in Gulf slope and the Yucatan Peninsula; endemism is mainly located in western Mexico: mainly along the Pacific slope and in mountains in the Transvolcanic Mexican Belt, the Sierra Madre Occidental, and the Sierra Madre del Sur; in the Atlantic slope, endemism is higher along the Sierra Madre Oriental.

Key words: Mexico, birds, species richness, endemism, ecological distribution, geographic distribution.

Recibido: 10 septiembre 2013; aceptado: 11 noviembre 2013

Introducción

Las aves han estado en contacto con el hombre de muy variadas formas; de hecho, se cuentan entre los pocos animales verdaderamente silvestres que comparten nuestras actividades cotidianas. En la historia de los pueblos siempre han estado presentes como símbolos mágicos o religiosos, formando parte de la mitología (Navarro, 1994). Entre sus principales características y por lo que resultan tan atractivas, están los coloridos plumajes, sus llamativos cantos y la capacidad de volar. Sin embargo, la importancia de las aves en la estructura de los ecosistemas, la diversidad de sus formas, su interesante conducta, el misterio de su migración y sobre todo, la facilidad con que son observadas, las han hecho un grupo clave en el desarrollo de las ciencias biológicas. Por otro lado, la presencia de las especies de aves está estrechamente relacionada con la condición de sus hábitats, pues muchas son sensibles a cambios mínimos en ellos, por lo cual se les considera como buenos indicadores de perturbación (Arizmendi, 2001; Şekercioğlu et al., 2004). Además, la cacería, la tala de los bosques, los efectos de los contaminantes y la introducción de fauna exótica en las islas, ha llevado a muchas especies de aves a extinguirse o a estar al borde de la desaparición, por lo que son un grupo clave en las estrategias de conservación de la biodiversidad.

Las aves pertenecen a un taxón bien definido de reptiles diápsidos llamados arcosauros, al cual pertenecen también grupos tan conocidos como los cocodrilos, los pterosauros y los dinosaurios, y que está caracterizado por una serie de sinapomorfías que incluyen la presencia de fenestras anteorbitales y una articulación intertarsal, entre otros atributos (Sereno y Arcuci, 1990). La posición de las aves en los Arcosauria y dentro de un clado llamado Dinosauria ha sido discutida recientemente por múltiples autores, pero una síntesis actualizada puede encontrarse en Dyke y Kaiser (2011). Las aves actuales (el taxón Neornithes; Sereno, 1999; Cracraft et al., 2004) forman un grupo homogéneo de vertebrados endotermos, ovíparos, que presentan un pico córneo, cuyo cuerpo está cubierto con plumas y tienen plumas asimétricas asociadas al vuelo en las extremidades anteriores (Gill, 2007). Esta combinación única de características confiere a las aves una identidad propia en la diversidad actual, pero no hay que olvidar que a lo largo de la evolución las plumas han estado presentes, en diferentes estados de desarrollo, aún en grupos no voladores de dinosaurios como los tiranosáuridos (Prum, 2005; Xu et al., 2004). El estudio de la evolución de las aves como un grupo de dinosaurios es un tema de mucha actualidad gracias a los múltiples descubrimientos de dinosaurios emplumados y aves primitivas del Jurásico en China (e.g., Turner et al., 2007).

Las aves vivientes han diversificado ampliamente, y se encuentran distribuidas por todo el planeta y en todos los ambientes terrestres y acuáticos, excepto los desiertos más extremosos y en el centro de la Antártida, constituyendo el grupo de vertebrados terrestres más rico en especies debido a una acelerada radiación y diversificación tanto evolutiva como geográfica (Jetz et al., 2012). Las hipótesis de reconstrucción de la filogenia de este grupo también han experimentado cambios importantes a través del tiempo de acuerdo al tipo de caracteres usados en la reconstrucción filogenética (Navarro y Hernández-Baños, 1999) y en la actualidad se ha aceptado, de manera general, la clasificación de los clados mayores basada en datos moleculares de Hackett et al. (2008), Jetz et al. (2012) como las hipótesis más acertadas sobre la historia evolutiva de los grupos mayores de aves vivientes. Estas hipótesis se encuentran en proceso de refinación usando nuevos conjuntos de caracteres moleculares (e.g., McCormack et al., 2013).

Conocimiento de la diversidad taxonómica de las aves de México y sus patrones. El conocimiento de las aves mexicanas está en estrecha relación con la historia de la exploración biológica de México, que inicia con el conocimiento tradicional indígena y que ha experimentado ciclos importantes de intensidad en la búsqueda de información sobre la diversidad del grupo. Una síntesis de estos patrones históricos de exploración avifaunística se encuentran en Escalante et al. (1998) y Navarro-Sigüenza et al. (2008). Buena parte de este esfuerzo de inventario biológico, al menos desde el siglo XIX hasta finales del siglo XX, ha estado relacionado con la búsqueda de especímenes que permitieran respaldar el conocimiento de la diversidad taxonómica de las aves del país (Peterson et al., 1998).

Las primeras especies de aves de México descritas científicamente se encuentran en los manuscritos generados a finales del siglo XVIII y principios del siglo XIX por José Mariano Mociño, los cuales desafortunadamente no fueron publicados (Navarro-Sigüenza et al., 2007). Las primeras descripciones formales vienen de las recolectas de William Bullock y Ferdinand Deppe, analizadas por Swainson (1827).

Muchos taxones de aves mexicanas fueron descritos por vez primera en los catálogos publicados de las grandes colecciones del mundo, como el del Museo Británico, publicado en 27 volúmenes entre 1874 y 1895 (e.g., Sharpe, 1874; Salvadori, 1895). En los Estados Unidos se generaron tanto el "Catálogo de aves de Norte y Mesoamérica" de Robert Ridgway (e.g., Ridgway y Friedmann, 1941-1946; Friedmann et al., 1950), como el "Catálogo de aves de

las Américas" (Cory et al., 1918-1949). Aunque en todas las publicaciones anteriores existen referencias y datos base de México, la más importante de estas obras es sin duda la "Biologia Centrali Americana" (Salvin y Godman, 1879-1904), publicada en 4 volúmenes sobre aves, y es producto del análisis de las colecciones obtenidas para el Museo Británico en México y Centroamérica durante finales del siglo XIX. Estos catálogos fueron seguidos como autoridades taxonómicas en diferentes tiempos y por autores mexicanos como Herrera (1898-1914).

El check-list de aves de México (Friedmann et al., 1950; Miller et al., 1957) ha sido a la fecha, el trabajo de actualización taxonómica y distribucional de las aves del país más completo y detallado, y estuvo basado en estudios cuidadosos de las colecciones científicas más importantes. Una importante referencia nomenclatural regional fue también la de Eisenmann (1955), la cual surgió ante la falta de una lista de las aves de Mesoamérica, que además trató de dar uniformidad a los nombres comunes en inglés de las especies que habitan desde México a Panamá.

A partir de esas obras, la referencia taxonómica de aves mexicanas se encuentra en

revisiones de áreas mayores, como Norteamérica, o en las compilaciones de referencia nomenclatural para las aves del mundo, siendo especialmente notable la lista de las aves del mundo iniciada por Peters (1931) y continuada a su muerte por otros ornitólogos asociados principalmente al Museum of Comparative Zoology entre 1931 y 1978. Esta lista ha sido la base para muchos de los tratamientos más recientes y usados como los de Morony et al. (1975), Sibley y Monroe (1990), Dickinson (2003) y Clements (2013).

La American Ornithologists' Union, a través de sus diversas ediciones del check-list de aves de Norteamérica (e.g., AOU, 1998) y sus adendas (e.g., Chesser et al., 2013), que abarcan geográficamente todo el subcontinente Norteamericano al sur hasta Panamá, ha sido la autoridad principal para la sistemática de las aves de México a partir de su sexta edición (AOU, 1983). Sin embargo, el punto de vista taxonómico de esta lista es muy conservador, apegado a principios de trabajo que se han establecido desde las primeras versiones. Algunos enfoques alternativos han aparecido, y debido a la difusión y a la amplitud del público a la que se ha dirigido han tenido un impacto importante en diversas actividades de conocimiento y conservación de aves mexicanas. Las guías de campo, dirigidas principalmente a los observadores de aves (Gómez-de Silva y Alvarado-Reyes, 2010) han servido también como marco taxonómico para elaborar diversos listados faunísticos. Puesto que los autores de algunas de las guías muchas veces tienen información de primera mano acerca de las aves en el campo (vocalizaciones, morfología, comportamiento) y apoyan sus textos e ilustraciones en ejemplares de museos, fácilmente se dieron cuenta de la complejidad evolutiva de la avifauna. Por ello, tanto la guía de Davis (1972) como la de Howell y Webb (1995) contienen puntos de vista taxonómicos novedosos. Aunque varios de esos cambios son correctos, otros fueron hechos sin cuidado en la formalidad taxonómica, pero sirven como hipótesis de referencia para trabajos posteriores.

Recientemente han aparecido en la literatura listas de aves que contrastan diferentes conceptos de especie, aplicados a grupos particulares o a avifaunas de regiones grandes o países, donde se expresa además la importancia del correcto reconocimiento de entidades naturales para el estudio de la biodiversidad y conservación (Hazevoet, 1996; Helbig et al., 2002). En particular para México, una primera aproximación se realizó aplicando diferentes conceptos de especie a la avifauna mexicana y su efecto en las prioridades de conservación (Peterson y Navarro, 1999). Posteriormente, y tras un análisis que involucró la revisión general de especímenes de virtualmente todas las especies de aves de México para detectar patrones discretos de variación morfológica, apoyados por datos preexistentes de genética y conducta, Navarro-Sigüenza y Peterson (2004) propusieron una taxonomía de las aves de México, con base en conceptos alternativos de especie. En esta revisión, 135 especies biológicas (*sensu* AOU, 1998) fueron divididas en 323 especies evolutivo/filogenéticas, de las cuales 122 fueron "nuevos" endémicos a México, representando una hipótesis novedosa acerca de la diversidad de la avifauna del país.

Algunas críticas surgieron acerca del enfoque seguido para producir este primer listado (Remsen, 2005; Peterson y Navarro-Sigüenza, 2006). En un trabajo posterior (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2009), retomaron el listado original, evaluándolo a la luz de nuevas publicaciones y fuentes de información, especialmente trabajos que abarcan la filogeografía y filogenia de varios de los grupos propuestos. Al final, se concluyó que un enfoque alternativo produce una taxonomía más consistente con la realidad biológica de la avifauna del país (Peterson y Navarro-Sigüenza, 2009), que tiene repercusiones también en las listas de aves de Norte y Centroamérica. Varios de los cambios propuestos en estos análisis han sido adoptados recientemente por el International Ornithological Committee (IOC; Gill y Donsker, 2013), cuyo punto de vista taxonómico intenta reflejar de manera precisa los patrones de la variabilidad de las entidades evolutivas que componen la diversidad biológica, así como darles una identidad nomenclatural.

Los puntos de vista taxonómicos tienen impacto en los análisis de patrones geográficos de la diversidad y el endemismo (Peterson y Navarro, 2009). Sin embargo, todos esos análisis coinciden en que la avifauna de México

representa un ejemplo más de la complejidad biológica del país: una zona de alta diversidad, producto de la interacción de muchos factores históricos, ecológicos y evolutivos (Escalante et al., 1998; Navarro y Sánchez-González, 2003). El trabajo de Griscom (1950) fue el primero que analizó la composición de la avifauna, especies y subespecies, desde un punto de vista histórico, destacando componentes de diverso origen biogeográfico. Posteriormente, Goldman (1951) analizó la distribución de las especies de aves con base en zonas de vida, mientras que Phillips (1961, 1970) analizó la distribución de las aves mexicanas desde un punto de vista geográfico con el objeto de integrar información ornitológica a aspectos de conservación. Sin embargo, existe un importante hueco de avance en el conocimiento geográfico de la diversidad ornitológica hasta que Escalante et al. (1998) hicieron un análisis detallado de la diversidad de las aves terrestres en México desde un punto de vista biogeográfico moderno. Este análisis sirvió de base y referencia para estudios posteriores desde una perspectiva nacional (Flores-Villela y Navarro, 1993). Generalidades de los patrones de riqueza y endemismo de las aves han sido también incluidos en el marco de las estrategias de conservación de la biodiversidad nacional por Koleff et al. (2008) y Navarro-Sigüenza et al. (2011). Para las aves acuáticas, marinas y de agua dulce, el conocimiento de patrones generales de distribución ha sido menos tratado a lo largo del tiempo; el único análisis general es el de Ramírez-Bastida et al. (2008), quienes analizaron la distribución potencial de las aves acuáticas de México desde un punto de vista de conservación.

El presente trabajo representa una fase más del muy largo proceso de publicación de la información generada por el proyecto denominado "Atlas de las aves de México", el cual inició aproximadamente en 1990 como una respuesta a la tangible falta de información actualizada, generada en el país sobre la distribución y sistemática de la avifauna de México (Navarro et al., 2003). Los objetivos principales son: presentar un análisis del listado de las aves de México que contenga enfoques taxonómicos actuales, que abarque todas aquellas especies que tengan registros recientes e históricos de presencia dentro del territorio nacional y posteriormente, proveer de una síntesis actualizada de la información del taxón con respecto a su estatus estacional, distribución ecológica, endemismo y estatus de conservación.

Métodos. Los análisis presentados se refieren a las aves cuya distribución permanente, accidental o temporal abarca los límites políticos de la República Mexicana, incluyendo el área oceánica determinada como Zona Económica Exclusiva y las áreas insulares contenidas en ésta (e.g., isla Guadalupe, islas Revillagigedo, arrecife Alacranes); así como las especies exóticas e invasoras (*sensu* Álvarez-Romero et al., 2008). Las fuentes principales de datos para los análisis son los datos de ejemplares obtenidos de colecciones biológicas de más de 400 mil registros de especímenes de cerca de 80 colecciones biológicas distribuidas en todo el mundo (ver Agradecimientos), más de 600 mil datos observacionales provenientes de la página de aVerAves (http://www.averaves.org/) y referencias bibliográficas de las aves de México desde 1825 hasta 2013, recopilados en la base "Bibliografía de las aves de México" (Rodríguez-Yáñez et al., 1994; Navarro-Sigüenza et al., en prep.).

Puesto que no es objetivo de este trabajo dar recomendaciones de la taxonomía, sino presentar los patrones generales de la diversidad, en general se sigue la nomenclatura de la última versión del check-list de AOU (1998), incluyendo el suplemento más reciente (Chesser et al., 2013). En algunos análisis, que se indican claramente, se incluyen comparaciones con la nomenclatura seguida por Gill y Donsker (2013) y Navarro-Sigüenza y Peterson (2004), quienes incluyen enfoques alternativos en la circunscripción de especies. Para comparaciones de la riqueza y porcentaje de endemismo de especies de México contra los demás países del mundo, nos basamos en la información contenida en la base de datos de Avibase (Lepage, 2013) y para los países de la región Neotropical en la lista del South American Classification Committee de la American Ornithologists' Union (Remsen et al., 2013).

Para asignar la categoría de endemismo de aves de México se siguió el criterio que define un taxón endémico como aquel cuya área total de distribución, que es la sumatoria de las diferentes áreas temporales que presente un taxón en un ciclo anual, en caso de haber varias, no sobrepasa los límites de la cobertura geográfica determinada para este trabajo. En el caso de que el área de distribución total o parcial (estacional) de la especie se extienda fuera de esta área, se denominarán especies cuasiendémicas (aquellas cuya distribución se extiende ligeramente a países vecinos fuera de los límites políticos de México por continuidad ecológica u orográfica), o semiendémicas (aquellas que se restringen a México solamente durante una parte de su ciclo anual) de acuerdo a González-García y Gómez-de Silva (2003).

La clasificación de la presencia estacional para esta lista ha sido modificada y adaptada de Pettingill (1969) y Navarro y Benítez (1993). Las categorías utilizadas son: *1)* residentes permanentes: especies que se encuentran presentes en México a lo largo de todas las estaciones del año; *2)* residentes temporales: especies que se encuentran presentes en México solamente una parte del año; estas a su vez se dividen en: *a)* residentes de verano, las especies que se encuentran en un área durante el verano, vienen a

México en primavera para anidar y se regresan en otoño; *b)* visitantes de invierno: son las especies que se encuentran en México en invierno, habiendo venido de sus sitios de anidación, y parten en primavera; *c)* transitorias o de paso: especies que se detienen temporalmente en algún área de México durante su migración al sur en otoño y durante su migración al norte en primavera; *d)* vagabundas: son especies de aves que realizan movimientos a través de las zonas pelágicas y paran corto tiempo en algunas islas o en el continente para reproducirse o utilizar algún recurso y se vuelven al mar y *e)* accidentales: especies de aves que se registran sólo ocasionalmente en el área, resultado de que se desvían de su ruta o área de distribución nuclear.

El análisis de la distribución ecológica se realizó de acuerdo con la clasificación en Stotz et al. (1996), en donde se reconocen 41 tipos de vegetación y ambientes acuáticos, 27 de los cuales se encuentran en México. De acuerdo con esta misma fuente, a cada especie en la base de datos le fueron asignados los tipos de vegetación en los que se encuentra; a partir de esto se generaron listas y se obtuvieron los porcentajes de especies en cada uno de ellos.

Los estatus de conservación anotados en la lista corresponden a los asignados internacionalmente por IUCN (http://www.iucnredlist.org) a excepción de las especies asignadas con "least concern" o preocupación menor. Nacionalmente se anotan las categorías asignadas por la norma oficial mexicana Nom-059-Semarnat-2010 (Semarnat, 2010). Se analizan, además, las categorías asignadas por la Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (CITES, 2013).

Para los análisis de los patrones geográficos de riqueza, se utilizó un paquete de mapas de distribución potencial en formato de coberturas digitales para cada una de las especies que se distribuyen en México de manera regular, excluyendo las accidentales y las vagabundas, siguiendo la taxonomía de AOU (1998). Los mapas fueron obtenidos utilizando por un lado el modelaje ecológico de la distribución y por otro la gran cantidad de información contenida en colecciones, bibliografía especializada e información reciente de campo para contar con una estimación adecuada de esta área distribucional (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2007). Los mapas resumen la distribución de cada especie con base en modelos cuantitativos del nicho ecológico fundamental de cada especie, corridos en el programa desktop Garp v. 1.1.3, utilizando como datos primarios los 453 540 datos georreferidos provenientes de las fuentes de datos listadas en Navarro et al. (2003). Los mapas representan la distribución nuclear de cada especie excluyendo las áreas de tránsito y de distribución ocasional. Los escenarios geográficos de la riqueza de especies fueron obtenidos a través de rutinas contenidas en un sistema de información geográfica comercial (ArcView 3.2; ESRI, 2005) mediante la suma de mapas individuales, tanto para aves residentes permanentes como para residentes temporales y endémicas. Estos datos se analizaron con base en las provincias bióticas de Conabio (1997).

Diversidad

Patrones de riqueza taxonómica. La figura 1 muestra la diversidad de las aves de México en el contexto mundial. De las alrededor de 10 507 especies de aves que hay en el mundo (Gill y Donsker, 2013), un total de entre 1 123 (AOU, 2013) y 1 150 (Gill y Donsker, 2013), cerca del 11% del total mundial, habitan en México, que es más de las que existen en Estados Unidos y Canadá en conjunto. Esto coloca a México en el onceavo lugar de acuerdo a su riqueza avifaunística entre los países megadiversos del mundo (Fig. 1a) y en el cuarto en cuanto a la proporción de especies endémicas (Fig. 1b). De las categorías supraespecíficas de aves del mundo, en México se presentan 26 (65%) órdenes, 95 (41%) familias y 493 (22%) géneros (Gill y Donsker, 2013). Un comparativo del número de taxa de acuerdo a los 2 sistemas de clasificación analizados se encuentra en el cuadro 1.

La figura 2 muestra la tasa de descripción de especies de aves en México. Se observa que la mayoría de las especies fueron descritas entre la publicación del Systema Naturae y mediados del siglo XIX, mientras que durante los siglos XX y XXI la tasa de descripción de especies nuevas ha sido baja, lo que indica que es un grupo relativamente bien conocido taxonómicamente. La curva de acumulación de especies, casi asíntota, indica que la mayor parte de las especies de aves de México ya ha sido descrita.

La presencia estacional de las especies de aves de México se muestra en la figura 3. Se observa que el 77% de las especies se reproducen en México. De la avifauna total, la mayor parte son especies residentes permanentes, seguidas en número por las visitantes de invierno y las migratorias de paso. El resto de la avifauna lo integran especies que no se reproducen en México pero que se encuentran en el territorio en las restantes categorías de estacionalidad. Un total de 57 (4%) especies tienen en México tanto poblaciones residentes como migratorias.

Los patrones generales de distribución ecológica de la riqueza de especies se encuentran en las figuras 4 y 5. De acuerdo con los datos obtenidos, los tipos de vegetación en los cuales se concentran los mayores porcentajes de especies de la avifauna de México se encuentran asociados a las tierras bajas, como la selva alta perennifolia (29%) y la selva baja caducifolia (24%) (Fig. 4). Los ambientes de elevaciones mayores concentran valores intermedios

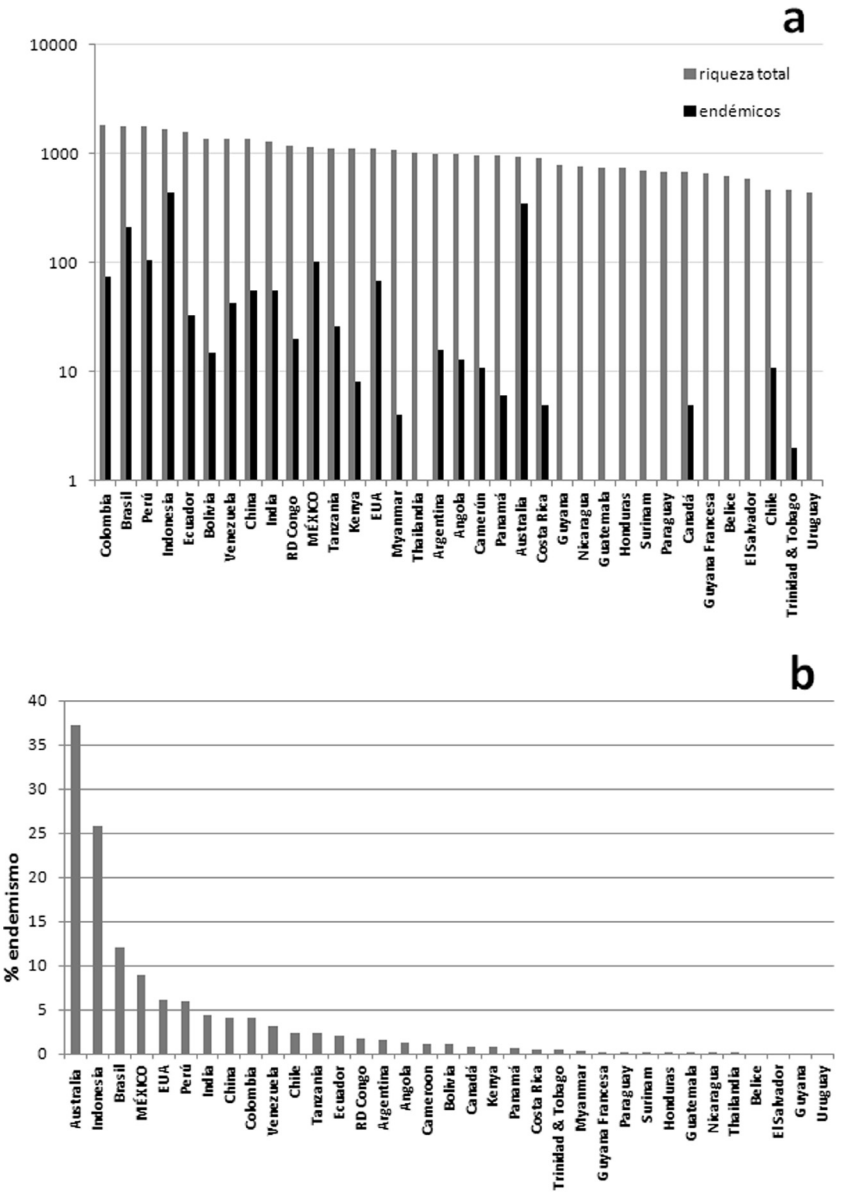


Figura 1. Riqueza comparativa de las aves de México con países megadiversos, con base en Lepage (2013) y Remsen et al. (2013): a), riqueza de especies total y de especies endémicas (escala logarítmica); b), porcentaje de especies endémicas con respecto al total.

de riqueza de especies, como los bosques de pino-encino (19.5%), el bosque mesófilo de montaña (18%) y los bosques de pino (9.5%). Algunos ambientes constituidos principalmente por matorrales pero con altos valores de riqueza son el matorral árido de tierras bajas (13.5%), el matorral de crecimiento secundario (12.5%) y el matorral árido de tierras altas (11.1%). Los ambientes acuáticos contienen, en comparación, valores bajos de riqueza; destacan los lagos de agua dulce y estanques (6.7%), las aguas costeras (5.4%) y las aguas pelágicas (3.3%).

La relación entre la distribución ecológica y el estatus de residencia mostró que la mayoría de las especies presentes en cada tipo de vegetación corresponde a las residentes (Fig. 5). Aunque este patrón es consistente, algunos ambientes acuáticos muestran lo opuesto: a lo largo de las costas y las playas riverinas el mayor porcentaje de especies corresponde a las migratorias, mientras que en playas rocosas, lagos de agua dulce y aguas costeras, el porcentaje es equitativo. Este patrón inverso responde a la cantidad de especies migratorias de aves acuáticas,

Cuadro 1. Riqueza por familia, género y especie de los órdenes de aves de México comparando la nomenclatura de IOC (Gill y Donsker, 2013) y AOU (2013). Los números que siguen al orden, representan la secuencia dentro de cada sistema de clasificación

Ioc	*Aou*	*IOC*	*AOU*	*IOC*	*AOU*	*IOC*	*AOU*
26	*26*	*95*	*96*	*493*	*489*	*1 150*	*1 123*
Orden	*Orden*	*Familia*	*Familia*	*Género*	*Género*	*Especies*	*Especies*
Tinamiformes (1)	Tinamiformes (1)	1	1	2	2	4	4
Galliformes (2)	Galliformes (3)	3	3	16	16	27	27
Anseriformes (3)	Anseriformes (2)	1	1	17	17	45	44
Gaviiformes (4)	Gaviiformes (4)	1	1	1	1	5	5
Procellariiformes (5)	Procellariiformes (7)	3	3	9	9	39	37
Podicipediformes (6)	Podicipediformes (5)	1	1	4	4	7	7
Phoenicopteriformes (7)	Phoenicopteriformes (6)	1	1	1	1	1	1
Phaethontiformes (8)	Phaethontiformes (8)	1	1	1	1	3	3
Ciconiiformes (9)	Ciconiiformes (9)	1	1	2	2	2	2
Pelecaniformes (10)	Pelecaniformes (11)	3	3	15	15	24	24
Suliformes (11)	Suliformes (10)	4	4	6	5	14	13
Accipitriformes (12)	Accipitriformes (12)	3	3	27	25	46	45
Eurypygiformes (13)	Eurypygiformes (13)	1	1	1	1	1	1
Gruiformes (14)	Gruiformes (14)	4	4	13	13	19	19
Charadriiformes (15)	Charadriiformes (15)	9	9	49	49	115	115
Columbiformes (16)	Columbiformes (16)	1	1	10	9	27	27
Cuculiformes (17)	Cuculiformes (17)	1	1	7	7	13	13
Strigiformes (18)	Strigiformes (18)	2	2	13	14	33	30
Caprimulgiformes (19)	Caprimulgiformes (19)	2	2	8	8	16	16
Apodiformes (20)	Apodiformes (20)	2	2	32	31	71	68
Trogoniformes (21)	Trogoniformes (21)	1	1	3	3	9	9
Coraciiformes (22)	Coraciiformes (22)	2	2	7	7	12	11
Piciformes (23)	Piciformes (23)	4	4	13	13	38	35
Falconiformes (24)	Falconiformes (24)	1	1	5	5	14	14
Psittaciformes (25)	Psittaciformes (25)	1	1	10	10	25	22
Passeriformes (26)	Passeriformes (26)	41	42	221	221	540	531

Anseriformes y Charadriiformes principalmente, que se encuentran en esos ambientes durante el periodo invernal. El mayor porcentaje de especies transitorias para un ambiente es el de las aguas pelágicas: alrededor del 14% de las especies pertenecen a esta categoría, misma que está constituida principalmente por petreles y otras especies de aguas oceánicas (Procellariiformes). De acuerdo a sus hábitos generales, se observa que un alto porcentaje de las especies (74%) es de hábitos terrestres, siguiendo en porcentajes de importancia las especies acuáticas y las que habitan en ambos tipos de ambiente (Fig. 6).

El endemismo en las aves de México. Un total de entre 194 y 212 especies tienen algún grado de endemismo (Fig. 7), lo que representa aproximadamente entre el 18 y 20% del total de especies registrado en el país. La figura 1b muestra la proporción de especies endémicas con respecto al total en países megadiversos y de la región Neotropical. En México, a pesar de tener un menor número de especies, tanto total como endémicas que otros países altamente diversos, se observa que el porcentaje de endemismo es alto, colocando a México en el cuarto lugar mundial en este rubro.

La distribución ecológica del endemismo mostró patrones interesantes (Fig. 8). El mayor porcentaje de endemismo en la avifauna mexicana se encuentra en los ambientes de montaña, como los bosques de pino-encino

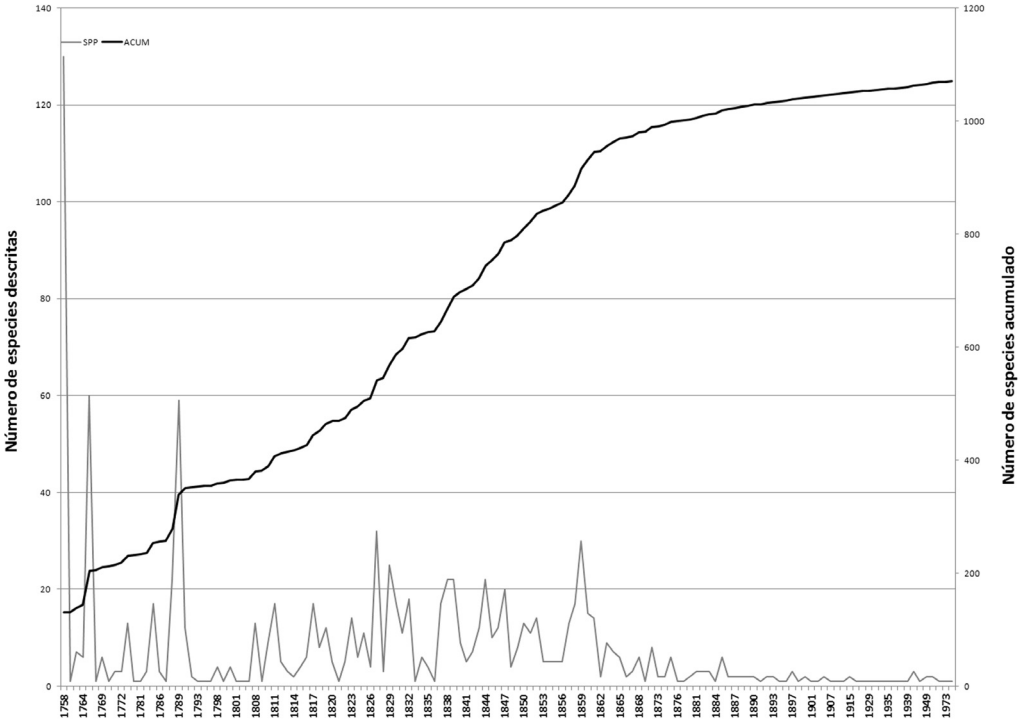


Figura 2. Patrón de descripción de las especies de aves nativas de México a través del tiempo. SPP: curva que denota el número de especies descritas por año; ACUM: número acumulado de especies.

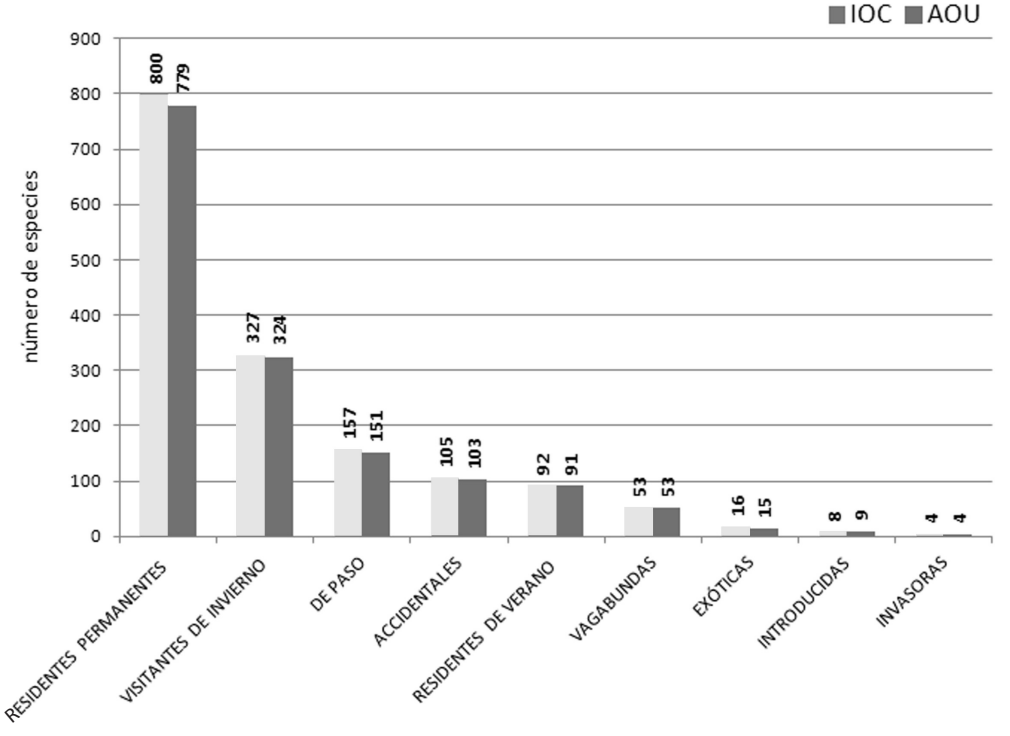


Figura 3. Patrón de riqueza de especies de aves de México de acuerdo a su presencia estacional y a su condición de exóticas, introducidas e invasoras, comparando la nomenclatura de AOU (2013) y de IOC (Gill y Donsker, 2013).

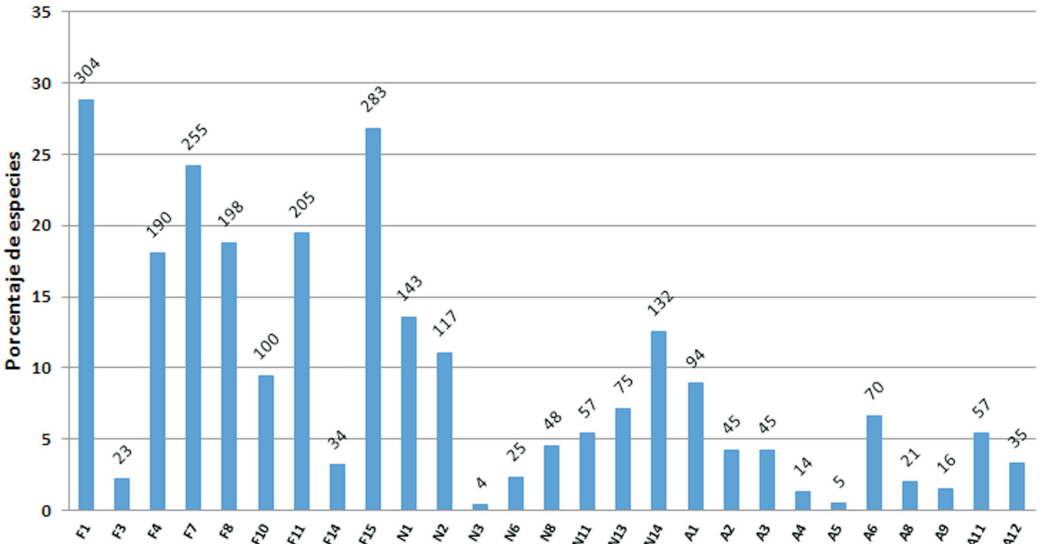


Figura 4. Distribución por tipos de vegetación y ambientes acuáticos (con base en Stotz et al., 1996) para la avifauna total en México. Las etiquetas en el eje horizontal corresponden a: F1, selva alta perennifolia; F3, bosque ripario; F4, bosque mesófilo de montaña; F7, selva baja caducifolia; F8, bosque de galería; F10, bosque de pino; F11, bosque de pino-encino; F14, manglar; F15, bosque secundário; N1, matorral árido de tierras bajas; N2, matorral árido de tierras altas; N3, matorral húmedo/semihúmedo de montaña; N6, pastizal bajo estacionalmente húmedo; N8, pastizal templado norteño; N11, matorral ripário; N13, campos de agricultura; N14, matorral de crecimiento secundario; A1, Pantanos de agua dulce; A2, pantanos salobres/agua salada; A3, playas de arena/lodazales; A4, playas rocosas; A5, playas riverinas; A6, lagos de agua dulce y estanques; A8, ríos; A9, arroyos; A11, aguas costeras; A12, aguas pelágicas.

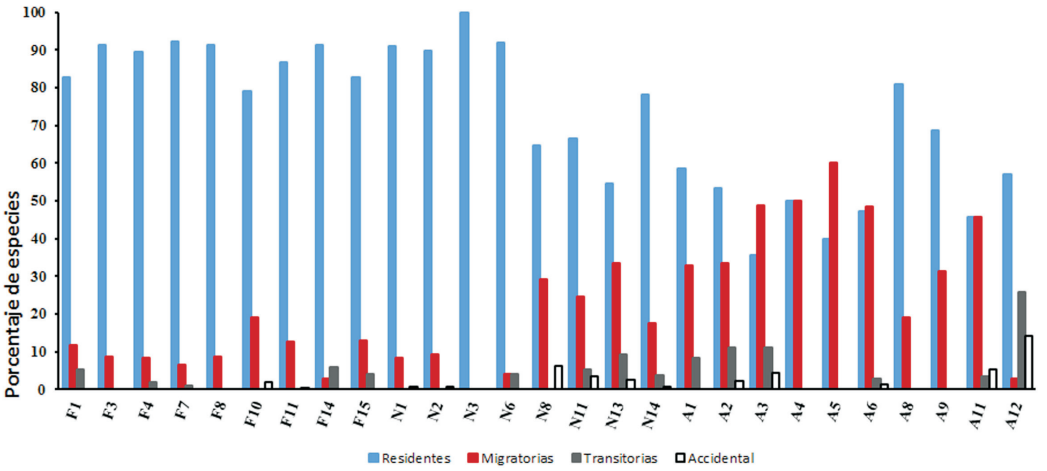


Figura 5. Distribución por tipos de vegetación y ambientes acuáticos (con base en Stotz et al., 1996) para la avifauna total en México en relación con su estatus de residencia. Ver la figura 4 para las claves.

(17%), el bosque mesófilo de montaña (11%) y el bosque de pino (10%). En las tierras bajas, destacan la selva baja caducifolia (16%) y los bosques de galería (8%). El cuasiendemismo mostró aproximadamente el mismo comportamiento aunque es mayor en el manglar (6%), el bosque secundario (6%) y en la selva alta perennifolia (4%). Algunos ambientes sólo contienen especies cuasiendémicas, como las aguas costeras (5%), las playas (4%) y los pastizales húmedos (4%).

Estatus de conservación. Un total de entre 486 y 507 especies (43-44%) de la avifauna mexicana se encuentra en alguna categoría de amenaza de acuerdo a autoridades

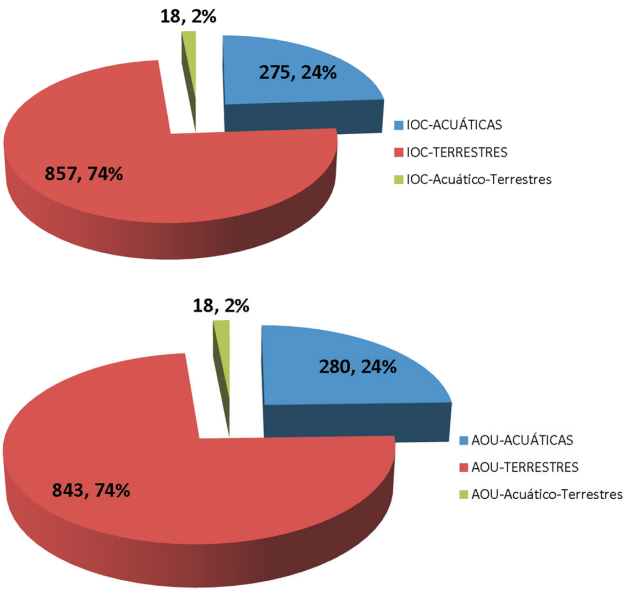


Figura 6. Número de especies de aves de México de acuerdo a sus hábitos, comparando la nomenclatura de AOU (2013) y de IOC (Gill y Donsker, 2013).

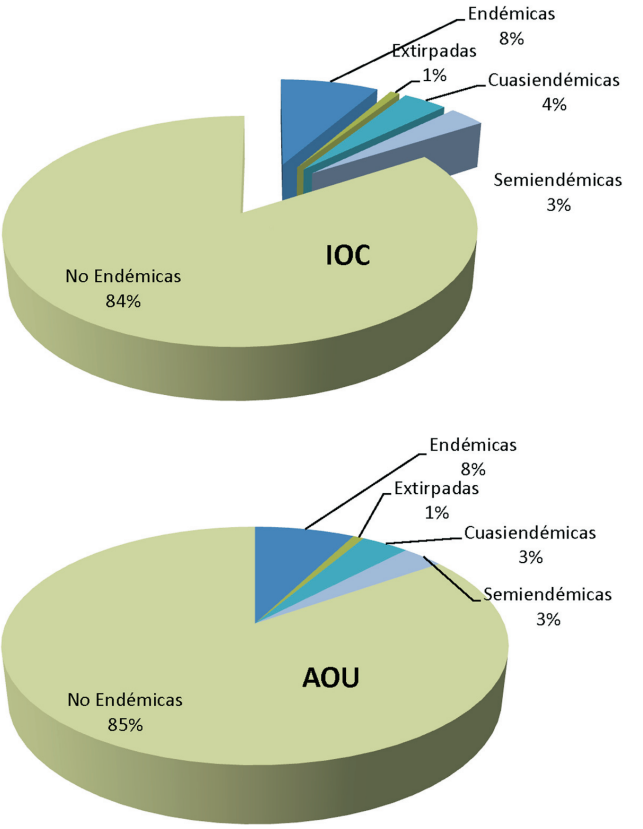


Figura 7. Distribución de la riqueza de especies de aves de México de acuerdo a las diferentes categorías de endemismo, comparando la nomenclatura de AOU (2013) y de IOC (Gill y Donsker, 2013).

nacionales o internacionales, incluyendo la categoría de "Protección especial" de Semarnat (2010). Sin incluir esta última categoría, que puede ser ambigua al tomar en cuenta algunas especies de estatus incierto, el total de especies con algún estatus de conservación es de 369-390 (32-34%). El número de especies que está en cada categoría por cada autoridad y su estatus de endemismo se encuentra en el cuadro 2. Destacan entre ellas especies que están incluidas en todos los listados, que se refieren especialmente a especies endémicas de distribución restringida (e.g., *Lophornis brachylopha, Rynchopsitta terrisi, Cyanolyca nanus*) o de amplia distribución pero que se presentan en bajos números poblacionales en hábitats amenazados (e.g., *Ara macao, Pharomachrus mocinno*).

Patrones geográficos de la riqueza de especies y el endemismo. La distribución geográfica de la riqueza de especies de aves en México y sus patrones emergentes se ilustra en las figuras 9 a 11. La figura 9 muestra la riqueza de especies registrada por estado, donde se percibe que Oaxaca, Chiapas y Veracruz son los estados más ricos en especies, mientras que los estados menos diversos son aquellos de menor área y complejidad ecológica (DF, Tlaxcala y Aguascalientes). Este patrón general de riqueza con base en entidades geopolíticas, que aunque no tiene los datos más actualizados para algunos estados sirve para entender el patrón general, se puede contrastar con la distribución modelada de la riqueza total de especies (Fig. 10a) y la riqueza de especies residentes (Fig. 10b). Se observa que en ambos casos la mayor concentración de especies se presenta a lo largo de la vertiente del golfo de México y la península de Yucatán, especialmente siendo más elevada la riqueza de especies en las zonas de contacto de ambientes montanos y tropicales de tierras bajas, tanto en el golfo como en la vertiente del Pacífico.

La figura 11 muestra la riqueza modelada de endemismo también comparada con las provincias bióticas de Conabio (1997). En los mapas observamos que a diferencia de la riqueza total de especies, los valores altos de la riqueza de especies endémicas (más de 30 especies; Fig. 11a) y la proporción de especies endémicas (más del 16%; Fig. 11b), se concentran a lo largo del oeste de México, principalmente en las zonas montanas del Eje Neovolcánico, las Sierras Madre Occidental y del Sur, y la planicie costera del Pacífico. Se observa también un área de alto endemismo en la faja norte de la Península de Yucatán, las montañas de la Región Oaxaqueña y en la Sierra Madre Oriental. Las zonas de mayor porcentaje de endemismo se encuentran en la Cuenca Alta del Balsas y el

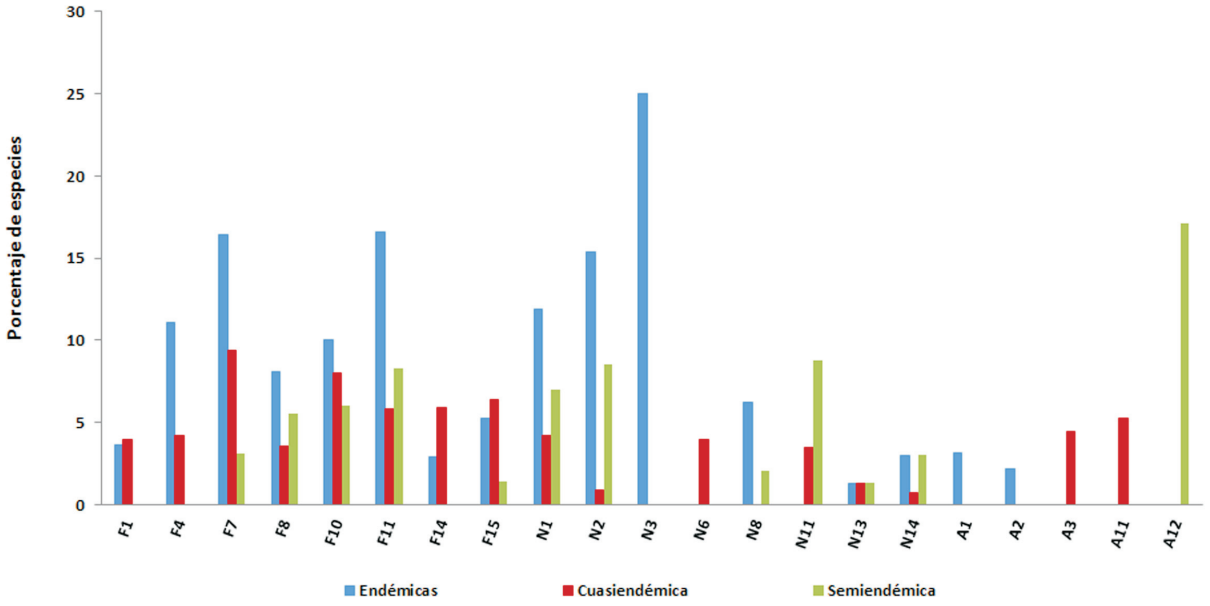


Figura 8. Distribución por tipos de vegetación y ambientes acuáticos (con base en Stotz et al., 1996) con relación a las categorías de endemismo para la avifauna total en México. Ver la figura 4 para las claves.

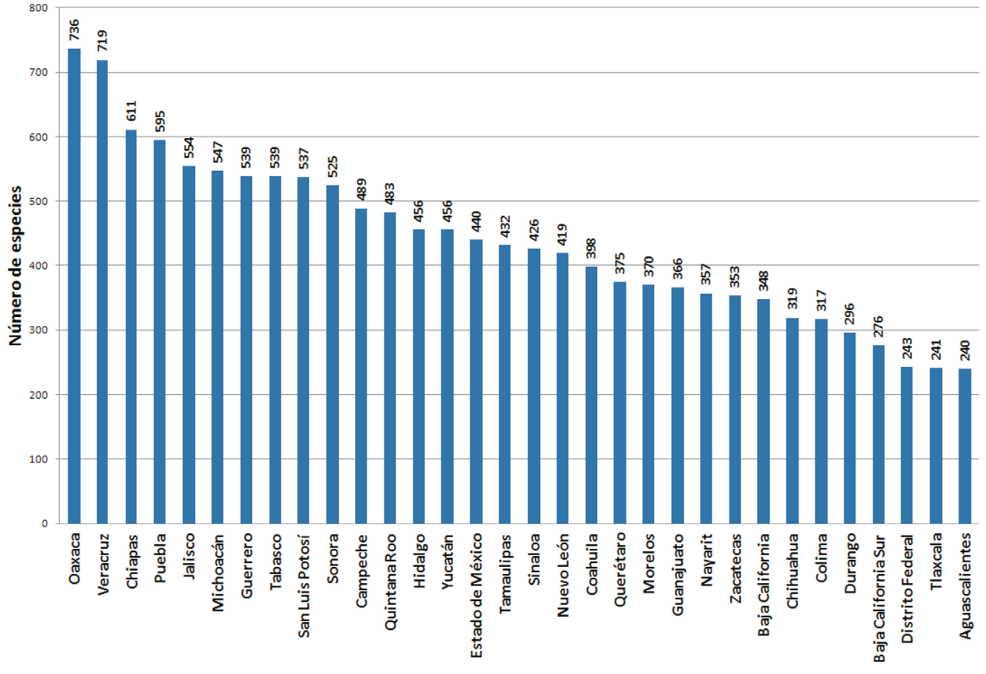


Figura 9. Representación de la riqueza de especies por entidad federativa. Fuentes: Aguascalientes (De la Riva y Franco, 2008); Campeche (Escalona-Segura et al., 2010); Coahuila, Garza-de León et al. (2007); Estado de México (De Sucre-Medrano et al., 2009); Guanajuato (Gurrola-Hidalgo et al., 2012); Guerrero (Navarro-Sigüenza et al., en prep.); Hidalgo (Martínez-Morales et al., 2007); Jalisco (Palomera-García et al., 2007); Michoacán (Villaseñor-Gómez, 2005); Morelos (Conabio y UAEM, 2004); Nuevo León (Contreras-Balderas et al., 2008); Puebla (Jiménez-Moreno et al., 2011); Querétaro (Pineda-López, 2010); Quintana Roo (Correa-Sandoval y MacKinnon, 2011); San Luis Potosí (Sánchez-González y García-Trejo, 2010); Tlaxcala (Fernández et al., 2007); Veracruz (Gallardo-del Ángel y Aguilar-Rodríguez, 2011); Yucatán (Chablé-Santos y Pasos- Enríquez, 2010); Zacatecas (Navarro-Sigüenza et al., en prensa). Todos los demás estados analizados con valores obtenidos de Conabio (2008).

Cuadro 2. Estatus de conservación de las especies de aves de México, de acuerdo a IUCN (2013), Nom-059 (Semarnat, 2010) y CITES (2013) y de acuerdo a las categorías de endemismo en las especies de aves de México. Claves: ED, endémicas; XE, extirpadas-endémicas; X, extirpadas; Q, cuasiendémicas; S, semiendémicas; S/ED, sin categoría de endemismo; ( ) subespecies. IUCN: EX, extinto; EW, extinto en estado silvestre; CR, en peligro crítico; EN, en peligro; VU, vulnerable; NT, casi amenazado. NOM: E, probablemente extinta en el medio silvestre; P, en peligro de extinción; A, amenazada; Pr, sujeta a protección especial

	IOC ED	*AOU ED*	*IOC XE*	*AOU XE*	*IOC X*	*AOU X*	*IOC Q*	*AOU Q*	*IOC S*	*AOU S*	*IOC S/ED*	*AOU S/ED*
IUCN-EX	0	0	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0
IUCN-EW	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
IUCN-CR	3	3	2	3	1	0	0	0	1	1	3	3
IUCN-EN	10	8	0	0	0	0	4	4	0	0	6	6
IUCN-VU	10	10	0	0	1	1	2	2	4	4	21	20
IUCN-NT	11	11	0	0	0	0	3	3	3	3	29	28
sin categoría-IUCN	74	64	0	0	3	3	42	39	34	34	--	--
NOM-E	0	5	5	5	2	2	0	0	0	0	3 (12)	3
NOM-A	13	13	0	0	0	0	8	6	2	2	82 (102)	81
NOM-P	26	24	0	1	1	0	6	6	5	5	33 (56)	33
NOM-Pr	15	14	0	0	0	0	3	3	3	3	96 (130)	97
sin categoría-NOM	54	45	0	0	3	3	34	33	32	32	--	--
CITES-Apéndice I	4	3	0	1	2	1	3	3	0	0	13	12
CITES-Apéndice II	22	18	0	0	0	0	6	5	10	10	83	80
CITES-Apéndice III	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	6	6
sin categoría-CITES	82	75	5	5	4	4	41	39	32	32	--	--
Acuáticas	0	0	1	1	2	2	1	0	11	11	63	61
Terrestres	108	96	4	5	4	3	50	48	31	31	230	226
Acuático-terrestre	0	0	0	0	0	0					2	2
TOTAL	108	96	5	6	6	5	51	48	42	42	295	289

Eje Neovolcánico, cuya proporción de especies endémicas representa hasta un 26% de la avifauna total.

Consideraciones finales. Las aves han sido un grupo muy utilizado para el desarrollo de diversas áreas de la ciencia. Por ello, el conocimiento detallado de los patrones de su diversidad es importante, ya que además han sido el grupo modelo para la implementación de estrategias de conservación a nivel nacional e internacional (Berlanga et al., 2010; Navarro-Sigüenza et al., 2011). A través de los diversos análisis presentados aquí, se observa que el conocimiento básico de la diversidad del taxón en México, número de especies y distribución general de la diversidad, se encuentra en un nivel adecuado, siendo uno de los grupos biológicos mejor estudiados.

A diferencia de otros grupos biológicos, podemos decir que en general las aves de México están ya bien conocidas, por lo que el descubrimiento de nuevas especies es poco frecuente en comparación con países de Asia tropical, los Andes y la Amazonia (Navarro y Sánchez-González, 2003), aunque se han descrito algunas recientemente (Navarro et al., 1992; Navarro-Sigüenza et al., 2013). Sin embargo, el número de especies de aves reconocidas en el país sigue en aumento y ésto es debido principalmente al avance de diversas áreas de la ciencia, como la sistemática molecular y la bioacústica, así como a la aplicación de nuevos enfoques en sistemática y biogeografía, que están presentando nuevas formas de percibir la diversidad biológica de este taxón (Peterson, 1998). Por lo tanto, se sabe que en varios casos lo que antes se consideraba una especie, en realidad está formada por más de una unidad evolutiva (Milá et al., 2007; García-Trejo et al., 2009; Arbeláez-Cortés et al., 2014). Sin embargo, no se descarta la posibilidad de que aún existan algunas especies no conocidas en zonas remotas y poco exploradas, y sobre todo especies crípticas que han pasado desapercibidas entre las formas ya conocidas. Un aspecto muy importante relacionado con este punto es que, al descubrir nuevas especies, así como al dividir especies conocidas en varias,

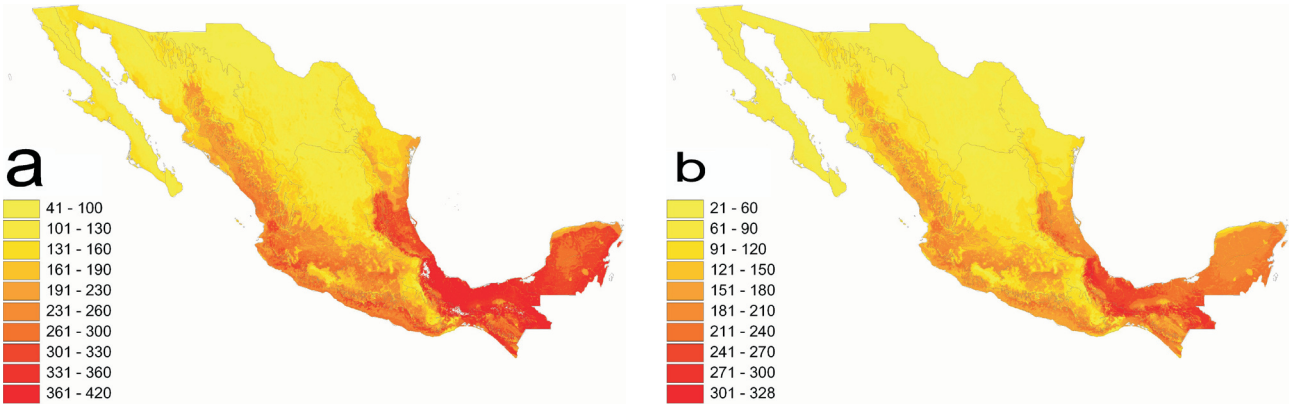


Figura 10. Distribución potencial de la riqueza de especies de aves de México, con base en los mapas de Navarro y Peterson (2007). a), riqueza total; b), riqueza de especies residentes. Ambos mapas se presentan bajo el mapa digital de provincias biogeográficas de Conabio (1997).

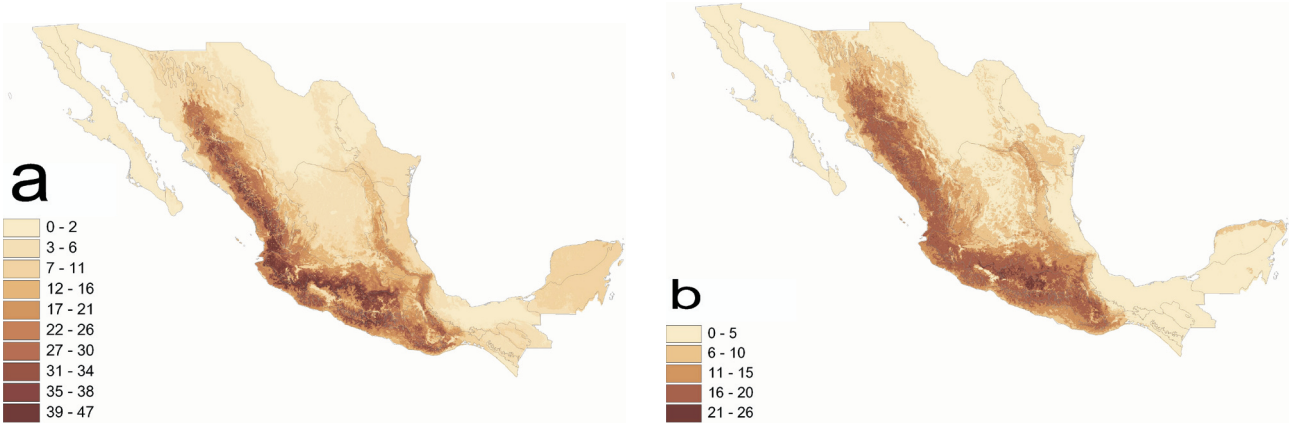


Figura 11. Distribución geográfica de la riqueza de especies endémicas de México. a), riqueza de especies; b), proporción de especies endémicas sobre el total de especies residentes.

se producen cambios importantes en los patrones de riqueza, endemismo y prioridades de conservación del taxón (Peterson y Navarro, 1999; Peterson y Navarro-Sigüenza, 2009).

Donde existe una mayor contribución de nueva información sobre diversidad de las aves, es en la documentación de sus patrones geográficos y ecológicos. Existe un claro aumento de la bibliografía sobre estudios locales y regionales dentro de México (Navarro-Sigüenza et al., 2008), en donde se documentan la riqueza de especies, la composición de las comunidades y las estimaciones poblacionales (Ramírez-Albores, 2010). Esta información incrementa nuestro conocimiento de la distribución ecológica y la abundancia de las especies en diferentes ambientes y regiones, además de que muchas veces proveen de información nueva acerca de la biogeografía de las especies en el país, a través de la publicación de nuevos registros distribucionales, generalmente referidos a los estados (Pineda-López et al., 2012) que en algunos casos involucran especies desconocidas previamente en México (Erickson et al., 2001).

La enorme diversidad de aves en nuestro país obedece a distintos factores de orden histórico y ecológico (Escalante et al., 1998). La posición de México entre 2 regiones biogeográficas, Neártica y Neotropical, y la compleja orografía han producido un mosaico de condiciones ecológicas y geográficas en donde distintos procesos de especiación han originado un elevado número de especies endémicas y han posibilitado la existencia de un gran número de especies totales (Fig. 1). México es un país con una elevada diversidad beta (β), es decir, aunque en términos de la superficie territorial de México

la diversidad es inusualmente elevada, la orografía ha posibilitado que un mayor número de especies ocupe un número correspondiente de nichos ecológicos a lo largo de los distintos ambientes (Arita y Rodríguez, 2002; Melo et al., 2009; Arita et al., 2012). Gráficamente, esto puede observarse en las figuras 10 y 11. La mayor concentración de especies residentes se encuentra en las zonas de colindancia entre la Sierra Madre Oriental y la vertiente del golfo, mientras que para especies endémicas se observa una franja de alta concentración de especies en la colindancia entre la vertiente sur del Eje Neovolcánico y la Depresión del Balsas, misma que continúa a lo largo de la Sierra Madre Occidental y la vertiente del Pacífico.

En términos de riqueza de especies, la alta concentración puede ser explicada por la gran diversidad de familias y especies de origen Neotropical que se han establecido en la región sureste de México (Escalante et al., 1998; Weir et al., 2009), misma que se incrementó luego de que distintos eventos históricos promovieran diversificación (García-Moreno et al., 2004; Sánchez-González y Navarro-Sigüenza, 2009; Barber y Klicka, 2010). En cuanto a las especies endémicas, el surgimiento del Eje Neovolcánico, iniciado en el Mioceno Tardío hace aproximadamente 11 millones de años (Ferrari et al., 1999; Nieto-Samaniego et al., 2009) propició la diferenciación de distintas especies a lo largo de elevaciones medias en las montañas y en la vertiente del Pacífico (Peterson y Navarro-Sigüenza, 1999; Bonaccorso et al., 2010; Ornelas et al., 2013). De acuerdo con lo anterior, se espera que la mayor diversidad de especies se encuentre en ambientes de elevaciones medias, como los bosques mesófilos de montaña y de tierras bajas, como la selva alta perennifolia y la selva baja caducifolia del Pacífico, esto incrementado notablemente por la cantidad de especies que se han diferenciado evolutivamente en ésta última (Ríos-Muñoz y Navarro-Sigüenza, 2012; Arbeláez-Cortés et al., 2013).

Los datos aquí presentados constituyen una actualización del conocimiento sobre los patrones históricos y ecológicos que han modelado la avifauna de México (Fig. 12). La incorporación de nuevos métodos de análisis al estudio de la avifauna mexicana indica que la diversidad de este grupo en México puede ser mayor de la que se conocía en estudios previos (Navarro-Sigüenza y Peterson, 2004). Finalmente, los datos en este trabajo deben ser empleados también para la conservación (Rojas-Soto et al., 2010), que debe incluir en sus estrategias la preservación de especies endémicas y de distribución muy restringida, así como especies en alguna categoría de riesgo de acuerdo a las distintas listas, así como zonas de alta riqueza y endemismo (Navarro-Sigüenza et al., 2011).

Agradecimientos

A los editores Fernando Álvarez Noguera y Antonieta Arizmendi por la invitación a participar en este volumen y por su infinita paciencia. Dos revisores anónimos mejoraron el manuscrito con sus comentarios y Leopoldo Vázquez donó las fotografías que ilustran el capítulo. En diferentes etapas de la creación del "Atlas de las Aves de México" hemos tenido financiamiento de Conabio, PAPIIT-UNAM, National Science Foundation, Fondos Sectoriales Semarnat-Conacyt, Proyectos Ciencia Básica de Conacyt (152060) y del British Council México; así como apoyo logístico y académico diverso de Octavio Rojas, Claudia Abad, Blanca Hernández, Hesiquio Benítez, Erick García Trejo, Patricia Ramírez Bastida, César Ríos, Tania Kobelkoswky, Elsa Figueroa, Fernando Puebla, Víctor Vargas, Rubén Ortega, Vicente Contreras, múltiples estudiantes y colegas que han apoyado las labores de captura y georreferenciación de datos. Agradecemos también a los muchos observadores de aves que han compartido sus registros a través de la base aVerAves y a los responsables de las colecciones biológicas que nos han permitido el acceso a sus datos: American Museum of Natural History; Academy of Natural Sciences of Philadelphia; Bell Museum of Natural History; Museum Für Naturkunde, Zentralinstitut Der Humboldt-Universität Zu Berlin; Bird Group, Natural History Museum; Zoologische Forschungsinstitut Und Museum Alexander Koenig, Bonn; Übersee-Museum Bremen; Carnegie Museum of Natural History; California Academy of Sciences; Canadian Museum of Nature; Colección Ornitológica, Centro de Investigaciones Biologicas, UAEM; Cornell University Museum of Vertebrates; Museo Civico Federico Craveri di Storia Naturale; State Darwin Museum of Natural History (Moscú); Denver Museum of Natural History; Delaware Museum of Natural History; Department of Zoology, Manchester Museum; ENCB, Instituto Politécnico Nacional; Museo de Zoología, FES Zaragoza, UNAM; Fort Hays State College; Field Museum of Natural History; Senckenberg Museum Frankfurt; Museo Civico di Storia Naturale Giacomo Doria, Génova; Colección Nacional de Aves, Instituto de Biología, UNAM; Instituto de Ecología y Alimentos, Universidad Autónoma de Tamaulipas; Instituto de Historia Natural y Ecología Chiapas; Iowa State University; University of Kansas Natural History Museum; Los Angeles County Museum of Natural History; Natuurhistorische Museum Leiden; Louisiana State University Museum of Zoology; Museo de las Aves de México; Museo de La Biodiversidad Maya, Campeche; Museo Civico Di Storia Naturale di Milano; Museum of Comparative Zoology, Harvard University; Museum D'historie Naturelle de la Ville de Geneve; Moore Laboratory of Zoology; Museum Michigan State

Figura 12. Aves mexicanas representativas de la gran diversidad del taxón en México: a, agrupamiento de aves acuáticas residentes y migratorias. Cerceta ala azul *Anas discors* (Anatidae), garceta pie dorado *Egretta thula* (Ardeidae) y cormoranes comunes *Phalacrocorax brasilianus* (Phalacrocoracidae). Estero Boca de Apiza, Colima; b, momoto corona café (*Momotus mexicanus*, Momotidae). Xixila, Guerrero; c, loro corona lila (*Amazona finschi*; Psittacidae), especie endémica del Pacífico mexicano. Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, Jalisco; d, rascador nuca rufa (*Melozone kieneri*; Emberizidae), especie endémica de México. Encinares de Xixila, Guerrero; e, zacatonero rayado (*Oriturus superciliosus*, Emberizidae), género monotípico endémico de México. Ciénegas de Lerma, Estado de México; f, grupo de alimentación de bobos cafés (*Sula leucogaster*, Sulidae). Morros de Potosí, Guerrero. Fotos cortesía de Leopoldo Vázquez Reyes.

University; Museo Nacional de Ciencias Naturales Madrid; Museum Nationale D'histoire Naturelle Paris; Zoological Museum Moscow State University; Museo Regionali di Scienze Naturali Torino; Museum Mensch und Natur Munich; Museum of Vertebrate Zoology, Berkeley; Museo de Zoología, Facultad de Ciencias, UNAM; University of Nebraska; Naturhistorische Museum Wien; Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm; Red Mexicana de Información Sobre Biodiversidad (REMIB); Royal Ontario Museum; San Diego Natural History Museum; Sistema Nacional de Información Sobre Biodiversidad (SNIB, Conabio); Zoological Institute and Museum, Russian Academy of Sciences; Museo Zoologico "La Specola", Universita Degli Studi Di Firenze; Staatliche Museen Fur Naturkunde Stuttgart; Southwestern College; Texas Cooperative Wildlife Collections; Universidad Autónoma de Baja California; Colección Ornitológica, Facultad de Ciencias Biológicas, UANL; University of Arizona; University of British Columbia Museum of Zoology; University of California Los Angeles; Florida Museum of Natural History; University of Michigan, Museum of Zoology; Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo; University Museum of Zoology, University of Cambridge; University of Oklahoma; Barrick Museum, University of Nevada, Las Vegas; United States National Museum of Natural History; Burke Museum, University of Washington; Western Foundation of Vertebrate Zoology y Peabody Museum of Natural History, Yale University.

Literatura citada

Álvarez-Romero, J., R. Medellín, A. Oliveras-de Ita, H. Gómez-de Silva y O. Sánchez. 2008. Animales exóticos en México: una amenaza para la biodiversidad. Conabio, Instituto de Ecología UNAM, Semarnat. México, D. F. 518 p.

American Ornithologists' Union (AOU). 1983. Check-list of North American birds, 6th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C. 877 p.

American Ornithologists' Union (AOU). 1998. Check-list of North American birds. 7th ed. American Ornithologists' Union, Washington, D. C. 829 p.

Arbeláez-Cortés, E. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2013. Molecular evidence of the taxonomic status of western Mexican populations of *Phaethornis* (Aves: Trochilidae). Zootaxa 3716:81-97.

Arbeláez-Cortés, E., B. Milá y A. G. Navarro-Sigüenza. 2014. Multilocus analysis of intraspecific differentiation in three endemic bird species from the dry forest of the northern Neotropics. Molecular Phylogenetics and Evolution 70:362-377.

Arita, H. T. y P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and the scaling of species diversity. Ecography 25:541-550.

Arita, H. T., A. Christen, P. Rodríguez y J. Soberón. 2012. The presence-absence matrix reloaded: the use and interpretation of range-diversity plots. Global Ecology and Biogeography 21:282-292.

Arizmendi, M. C. 2001. Multiple ecological interactions: nectar robbers and hummingbirds in a highland forest in Mexico. Canadian Journal of Zoology 79:997-1006.

Barber, B. y J. Klicka. 2010. Two pulses of diversification across the Isthmus of Tehuantepec in a montane Mexican bird fauna. Proceedings of the Royal Society B 277:2675-2681.

Berlanga, H., J. A. Kennedy, T. D. Rich, M. C. Arizmendi, C. J. Beardmore, P. J. Blancher, G. S. Butcher, A. R. Couturier, A. A. Dayer, D. W. Demarest, W. E. Easton, M. Gustafson, E. Íñigo-Elías, E. A. Krebs, A. O. Panjabi, V. Rodríguez-Contreras, K. V. Rosenberg, J. M. Ruth, E. Santana-Castellón, R. M. Vidal y T. Will. 2010. Conservando a nuestras aves compartidas: la visión trinacional de Compañeros en Vuelo para la conservación de las aves terrestres. Cornell Laboratory of Ornithology, Ithaca. 52 p.

Bonaccorso, E., A. T. Peterson, A. G. Navarro-Sigüenza y R. C. Fleischer. 2010. Molecular systematics and evolution of the *Cyanocorax* jays. Molecular Phylogenetics and Evolution 54:897-909.

CITES, 2013. Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. http://www.cites.org/esp/; última consulta: 5.X.2013.

Clements, J. F., T. S. Schulenberg, M. J. Iliff, B. L. Sullivan, C. L. Wood y D. Roberson. 2013. The eBird/Clements checklist of birds of the world: Version 6.8. http://www.birds.cornell.edu/clementschecklist/download/; última consulta: 5.X.2013.

Chesser, R. T., R. C. Banks, F. K. Barker, C. Cicero, J. L. Dunn, A. W. Kratter y K. Winker. 2013. Fifty-fourth supplement to the American Ornithologists' Union check-list of North American birds. Auk 130:558-571.

Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1997. Provincias biogeográficas de México. Escala 1:4 000 000. Conabio, México, D. F.

Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 2008. Capital Natural de México. Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio. México.

Conabio (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) y Universidad Autónoma del Estado de Morelos (UAEM) 2004. Aves. *In* La Diversidad Biológica en Morelos: Estudio del Estado, T. Contreras-MacBeath, J. C. Boyás y F. Jaramillo (eds.). Conabio y Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México. p. 40.

Contreras-Balderas, J., J. González-Rojas, J. García-Salas e I. Ruvalcaba-Ortega. 2008. Nuevo León. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto y A. T. Peterson (eds.). CIPAMEX, Pachuca, Hidalgo, México. p. 165-198.

Correa-Sandoval, J. C. y B. H. MacKinnon. 2011. Aves. *In* Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, Tomo 2, C. Pozo (ed.). El Colegio de la Frontera Sur, Conabio, Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones (PPD). México, D. F. p. 252-262.

Cory, C. B., C. E. Hellmayr y B. Conover. 1918-1949. Catalogue of birds of the Americas and the adjacent islands in Field Museum of Natural History. Including all species and subspecies known to occur in North America, Mexico, Central America, South America, the West Indies, and islands of the Caribbean Sea, the Galapagos Archipelago, and other islands which may properly be included on account of their faunal affinities. Field Museum of Natural History Zoological Series, volume XIII, parts I (1) 1942, (2) 1948, (3) 1948, (4) 1949; II (1) 1918, (2) 1919; III 1924; IV 1925; V 1927; VI 1929; VII 1934; VIII 1935; IX 1936; X 1937; XI 1938. [Parts I (1-4) are by C. E. Hellmayr and B. Conover; II (1-2) by C. B. Cory; III-V by C. B. Cory and C. E. Hellmayr; VI-XI by C. E. Hellmayr.

Chablé-Santos, J. y R. Pasos-Enríquez. 2010. Aves. *In* Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, R. Durán y M. Méndez (eds). CICY- PPD-FMAM, Conabio, SEDUMA. p. 264-266.

Cracraft, J., F. K. Barker, M. J. Braun, J. Harshman, G. Dyke, J. Feinstein, S. Stanley, A. Cibois, P. Schikler, P. Beresford, J. García-Moreno, M. D. Sorenson, T. Yuri y D. P. Mindell. 2004. Phylogenetic relationships among modern birds (Neornithes): toward an avian tree of life. *In* Assembling the tree of life, J. Cracraft y M. J. Donoghue (eds.). Oxford University Press, New York. p. 468-489.

Davis, L. I. 1972. A field guide to the birds of Mexico and Central America. University of Texas Press, Austin. p. 282.

Dickinson, E. C. (ed.). 2003. The Howard and Moore complete checklist of the birds of the world. 3rd ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 1039 p.

Dyke, G. y G. Kaiser (eds.). 2011. Living dinosaurs: the evolutionary history of modern birds. John Wiley and Sons. Chichester, UK. 422 p.

Eisenmann, E. 1955. The species of Middle American birds. A list of all species recorded from Mexico to Panama, with suggested English names, outlines of range, and a distributional bibliography. Transactions of the Linnean Society of New York 7:1-128.

Erickson, R. A., R. A. Hamilton y S. N. G. Howell. 2001. New information on migrant birds in northern and central portions of the Baja California Peninsula, including species new to Mexico. *In* Birds of the Baja California Peninsula: status distribution, and taxonomy, R. A. Erickson y S. N. G. Howell (eds.). Monographs in Field Ornithology No. 3. American Birding Association, Colorado Springs. p. 112-170.

Escalante, P., A. G. Navarro y A. T. Peterson. 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México. *In* Diversidad biológica de México, T. P. Ramamorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). UNAM, México, D. F. p. 279-304.

Escalona-Segura, G., J. Salgado-Ortiz, J. Vargas-Soriano y J. A. Vargas-Contreras. 2010. Aves. *In* La biodiversidad en Campeche: estudio de estado, G. J. Villalobos-Zapata y J. Mendoza-Vega (coords). Conabio, Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. p. 350-357.

ESRI (Environmental Systems Research Institute). 2005. ArcView GIS version 3.2.a. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute, Inc.

Fernández, J. A., J. C. Windfield-Pérez y M. C. Corona. 2007. Tlaxcala. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. G. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto y A. T. Peterson (eds.). CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México. p. 137-164.

Ferrari, L., M. López-Martínez, G. Aguirre-Díaz y G. Carrasco-Núñez. 1999. Space-time patterns of Cenozoic arc volcanism in central Mexico: from the Sierra Madre Occidental to the Mexican Volcanic Belt. Geology 27:303-307.

Flores-Villela, O. y A. G. Navarro. 1993. Análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural 44:387-395.

Friedmann, H., L. Griscom y R. T. Moore. 1950. Distributional check-list of the birds of Mexico. Part I. Pacific Coast Avifauna 29:1-202.

Gallardo-del Ángel, J. C. y S. H. Aguilar-Rodríguez. 2011. Aves. *In* La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado. Conabio, Gobierno del estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A. C. México. p. 559-577.

García-Moreno, J., A. G. Navarro, A. T. Peterson y L. A. Sánchez-González. 2004. Genetic variation coincides with geographic structure in the common bush tanager (*Chlorospingus ophthalmicus*) complex from Mexico. Molecular Phylogenetics and Evolution 33:186-196.

García-Trejo, E. A., A. Espinosa-de los Monteros, M. C. Arizmendi y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Molecular systematics of the red-bellied and golden-fronted woodpeckers. Condor 111:442-452.

Garza-de León, A., I. Morán, F. Valdés y R. Tinajero. 2007. Coahuila. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto y T. A. Peterson (eds.). CIPAMEX. Pachuca, Hidalgo, México. p. 98-136.

Gill, F. B. 2007. Ornithology. Third edition, WH Freeman and Co., New York. 758 p.

Gill, F. y D. Donsker (eds.). 2013. IOC World Bird Names (version 3.4). http://www.worldbirdnames.org/; última consulta: 5.X.2013.

Goldman, E. A. 1951. Biological investigations in Mexico. Smithsonian Miscelaneous Collections 115:1-476.

Gómez-de Silva, H. y E. Alvarado-Reyes. 2010. Breve historia de la observación de aves en México en el siglo XX y principios del siglo XXI. Huitzil 11:9-20.

González-García, F. y H. Gómez-de Silva. 2003. Especies endémicas: riqueza, patrones de distribución y retos para su conservación. *In* Conservación de aves. Experiencias en México, H. Gómez-de Silva y A. Oliveras-de Ita (eds.). CIPAMEX, Conabio, NFWF, México, D. F. p. 150-194.

Griscom, L. 1950. Distribution and origin of the birds of Mexico. Bulletin Museum of Comparative Zoology 103:341-382.

Gurrola-Hidalgo, M. A., B. P. Escalante-Pliego, A. S. López-González y F. T. Sanabria-Ordoñez. 2012. Aves. *In* La

biodiversidad en Guanajuato: estudio de estado. Conabio-Instituto de Ecología del Estado de Guanajuato (IEE). México. Vol. II. p. 242-262.

Hackett, S. J., R. T. Kimball, S. Reddy, R. C. K. Bowie, E. L. Braun, M. J. Braun, J. L. Chojnowski, A. Cox, K. L. Han, J. Harshman, C. J. Huddleston, B. D. Marks, K. J. Miglia, W. S. Moore, F. H. Sheldon, D. W. Steadman, C. C. Witt y T. Yuri. 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. Science 320:1763-1768.

Hazevoet, C. J. 1996. Conservation and species lists: taxonomic neglect promotes the extinction of endemic birds, as exemplified by taxa from eastern Atlantic islands. Bird Conservation International 6:181-196.

Helbig, A. J., A. G. Knox, D. T. Parkin, G. Sangster y M. Collinson. 2002. Guidelines for assigning species rank. Ibis 144:518-525.

Herrera, A. L. 1898-1914. Ornitología Mexicana. La Naturaleza ser. 2, 3: 129-229, 267-358, 407-547, 563-680; Ser. 3, 1(A):1-232.

Howell, S. N. G. y S. Webb. 1995. A guide to the birds of Mexico and northern Central America. Oxford University Press, Oxford. p. 851.

Jetz, W., G. H. Thomas, J. B. Joy, K. Hartmaan y A. O. Mooers. 2012. The global diversity of birds in space and time. Nature 491:444-448.

Jiménez-Moreno, F. J., M. C. López-Téllez, R. Méndoza-Cuamatzi, M. A. Pineda-Maldonado y O. R. Rojas-Soto. 2011. Aves. *In* La Biodiversidad en Puebla: estudio de estado. México. Conabio, Gobierno del Estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. p. 159-163.

Koleff, P., J. Soberón, H. T. Arita, P. Dávila, O. Flores-Villela, J. Golubov, G. Halffter, A. Lira-Noriega, C. E. Moreno, E. Moreno, M. Munguía, M. Murguía, A. G. Navarro-Sigüenza, O. Téllez, L. Ochoa-Ochoa, A. T. Peterson y P. Rodríguez. 2008. Patrones de diversidad espacial en grupos selectos de especies. *In* Capital Natural de México. Vol. 1. Conocimiento actual de la biodiversidad, J. Soberón, G. Halffter y J. Llorente- Bousquets (comps.). Conabio, México, D. F. p. 323-364.

Lepage, D. 2013. Avibase- the World bird database. http://avibase.bsc-eoc.org; última consulta: 3.IX.2013.

McCormack, J. E., M. G. Harvey, B. C. Faircloth, N. G. Crawford, T. C. Glenn y R. T. Brumfield. 2013. A phylogeny of birds based on over 1,500 loci collected by target enrichment and high-throughput sequencing. PLoS ONE 8:e54848.

Martínez-Morales, M. A., R. Ortiz-Pulido, B. de la Barreda, I. L. Zuria, L. Bravo-Cadena y J. Valencia-Herverth. 2007. Hidalgo. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto y T. A. Peterson (eds.). CIPAMEX. Pachuca. p. 49- 95.

Melo, A. S., T. F. L. B. V. Rangel y J. A. F. Diniz-Filho. 2009. Environmental drivers of beta-diversity patterns in New-World birds and mammals. Ecography 32:226-236.

Milá, B., T. B. Smith y R. K. Wayne. 2007. Speciation and rapid phenotypic differentiation in the yellow-rumped warbler *Dendroica coronata* complex. Molecular Ecology 6:159-173.

Miller, A. H., H. Friedmann, L. Griscom y R. T. Moore. 1957. Distributional checklist of the birds of Mexico. Part II. Pacific Coast Avifauna 33:1-436.

Morony, J., W. Bock y J. Farrand. 1975. Reference list of the birds of the world. Department of Ornithology, American Museum of Natural History, New York. 207 p.

Navarro, A. G. y H. Benítez. 1993. Riqueza y endemismo de las aves de México. Revista Ciencias, Número Especial 7:45-54.

Navarro, A. G. 1994. La sistemática ornitológica en México: posibilidades y limitaciones. *In* Taxonomía Biológica, J. Llorente e I. Luna (comps.). Ediciones Científicas Universitarias, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México. p. 471-483.

Navarro, A. G. y B. E. Hernández-Baños. 1999. Filogenia y clasificación de las aves: una nueva visión. *In* La evolución biológica, J. Núñez-Farfán y L. Eguiarte (comps.). Facultad de Ciencias-Instituto de Ecología UNAM y Conabio, México, D. F. p 265-295.

Navarro, A. G., A. T. Peterson, P. Escalante y H. Benítez. 1992. *Cypseloides storeri* a new species of swift from Mexico. Wilson Bulletin 104:55-64.

Navarro, A. G. y L. A. Sánchez-González. 2003. La diversidad de las aves. *In* Conservación de aves: experiencias en México, H. Gómez-de Silva y A. Oliveras (eds.). CIPAMEX, Conabio, NFWF, México, D. F. p. 24-85.

Navarro-Sigüenza, A. G., A. T. Peterson y A. Gordillo-Martínez. 2003. Museums working together: The atlas of the birds of Mexico. *In* Why museums matter: avian archives in an age of extinction, N. Collar, C. Fisher y C. Feare (eds.). Bulletin British Ornithologists' Club, Supplement 123A. p. 207-225.

Navarro-Sigüenza, A. G. y A. T. Peterson. 2004. An alternative species taxonomy of Mexican birds. Biota Neotropica 4(2). [Online.] www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/; última consulta: 10.X.2013.

Navarro-Sigüenza, A. G. y A. T. Peterson. 2007. Mapas de las aves de México basados en WWW. Informe final SNIB-Conabio proyecto No. CE015. México D. F.

Navarro-Sigüenza, A. G., R. Ortíz-Pulido y A. T. Peterson. 2008. Un panorama breve de la historia de la ornitología mexicana. Ornitología Neotropical 19(Suppl.):367-379.

Navarro-Sigüenza, A. G., A. T. Peterson, M. A. Puig-Samper y G. Zamudio. 2007. The Ornithology of the Real Expedición Botánica a Nueva España (1787-1803): an analysis of the manuscripts of José Mariano Mociño. Condor 109:809-824.

Navarro-Sigüenza, A. G., A. Lira-Noriega, M. C. Arizmendi, H. Berlanga, P. Koleff, J. García-Moreno y A. T. Peterson. 2011. Áreas de conservación para las aves de México: integrando criterios de priorización. *In* Planeación para la conservación de la biodiversidad terrestre en México: retos en un país megadiverso, Conabio-Conanp (coords.). Conabio-Conanp, México, D. F. p. 108-129.

Navarro-Sigüenza, A. G., M. A. García-Hernández y A. T. Peterson. 2013. A new species of brush-finch (*Arremon*:

Emberizidae) from western Mexico. Wilson Journal of Ornithology 25:443-453.

Navarro-Sigüenza, A. G., E. A. García-Trejo, G. Hernández-Alonso, A. T. Peterson, N. Pérez-Valadéz y O. R. Rojas-Soto. (En prensa). Aves. *In* La diversidad biológica de Zacatecas: estudio de estado. Conabio, Gobierno del Estado de Zacatecas.

Nieto-Samaniego, A. F., L. Ferrari, S. A. Alaniz-Álvarez, G. Labarthe-Hernández y J. Rosas-Elguera. 1999. Variation of Cenozoic extension and volcanism across the southern Sierra Madre Occidental volcanic province, Mexico. GSA Bulletin 3:347-363.

Ornelas, J. F., V. Sosa, D. E. Soltis, J. M. Daza, C. González, P. S. Soltis, C. Gutiérrez-Rodríguez, A. Espinosa-de los Monteros, T. A. Castoe, C. Bell y E. Ruiz-Sánchez. 2013. Comparative phylogeographic analyses illustrate the complex evolutionary history of threatened cloud forests of northern Mesoamerica. PLoS ONE 8:e56283. doi:10.1371/journal.pone.0056283

Palomera-García, C., E. Santana, S. Contreras-Martínez y R. Amparán. 2007. Jalisco. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva, O. Rojas-Soto y A. T. Peterson (eds.). CIPAMEX. Pachuca. p. 1-48.

Peters, J. L. 1931. Checklist of the birds of the World, Volume 1. Harvard University Press/Museum of Comparative Zoology, Cambridge, Massachusetts. 547 p.

Peterson, A. T. 1998. New species and new species limits in birds. Auk 115:555-558.

Peterson, A. T. y A. G. Navarro-Sigüenza. 1999. Alternate species concepts as bases for determining priority conservation areas. Conservation Biology 13:427-431.

Peterson, A. T., A. G. Navarro y H. Benítez. 1998. The need for continued scientific collecting: a geographic analysis of Mexican bird specimens. Ibis 140:288-294.

Peterson, A. T. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2006. Consistency of taxonomic treatments: a response to Remsen (2005). Auk 123:885-887.

Peterson, A. T. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. Constructing check-lists and avifauna-wide reviews: Mexican bird taxonomy revisited. Auk 126:915-921.

Pettingill, O. S. Jr. 1969. Ornithology in laboratory and field. Fourth edition. Burgess, Minneapolis. p. 524.

Phillips, A. R. 1961. Emigraciones y distribución de aves terrestres en México. Revista Sociedad Mexicana de Historia Natural 22:295-311.

Phillips, A. R. 1970. Avifauna in Mexico. The avifauna of northern Latin America: a symposium held at the Smithsonian Institution, 13-15 April 1966. /H. K. Buechner y J. H. Buechner (eds.). Smithsonian Contributions to Zoology 26:69-74.

Pineda-López, R. 2010. Listado actualizado de las aves de Querétaro. Universidad Autónoma de Querétaro. http://www.uaq.mx/FCN/Investigadores/Prod/RPL/Listado%20Aves%20Queretaro%20Julio%202010.pdf; última consulta: 5.X.2013.

Pineda-López, R., N. Fevre-Morales y M. Martínez. 2012. Confirmación de la presencia del gavilán caracolero (*Rostrhamus sociabilis*) en Jalisco, México. Huitzil 13:39-42.

Prum, R. O. 2005. Evolution of the morphological innovations of feathers. Journal of Experimental Zoology 304B:570-579.

Ramírez-Albores, J. E. 2010. Avifauna de sitios asociados a la selva tropical en la Depresión Central de Chiapas, México. Acta Zoológica Mexicana (N. S.) 26:539-562.

Ramírez-Bastida, P., A. G. Navarro-Sigüenza y A. T. Peterson. 2008. Aquatic bird distributions in Mexico: designing conservation approaches quantitatively. Biodiversity and Conservation 17:2525-2558.

Remsen, J. V. Jr. 2005. Pattern, process, and rigor meet classification. Auk 122:403-413.

Remsen, J. V. Jr., C. D. Cadena, A. Jaramillo, M. Nores, J. F. Pacheco, J. Pérez-Emán, M. B. Robbins, F. G. Stiles, D. F. Stotz y K. J. Zimmer. 2013. A classification of the bird species of South America. American Ornithologists' Union. http://www.museum.lsu.edu/~Remsen/SACCBaseline.html; última consulta: 5.X.2013.

Ridgway, R. 1901-1919. The birds of North and Middle America: a descriptive catalogue of the higher groups, genera, species, and subspecies of birds known to occur in North America, from the Arctic lands to the Isthmus of Panama, the West Indies and other islands of the Caribbean Sea, and the Galapagos Archipelago. Parts 1-8. Bulletin US National Museum 50.

Ridgway, R. y H. Friedmann. 1941-1946. The birds of North and Middle America: a descriptive catalogue of the higher groups, genera, species, and subspecies of birds known to occur in North America, from the Arctic lands to the Isthmus of Panama, the West Indies and other islands of the Caribbean sea, and the Galapagos Archipelago. Parts 9-10. Bulletin US National Museum 50. P. 1-254, 1-487.

Ríos-Muñoz, C. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2012. Patterns of species richness and biogeographic regionalization of the avifaunas of the seasonally dry tropical forest in Mesoamerica. Studies on Neotropical Fauna and Environment 47:171-182.

de la Riva, H. G. y R. E. V. Franco. 2008. Aves. *In* La biodiversidad en Aguascalientes: estudio de estado. Conabio, Instituto del Medio Ambiente del Estado de Aguascalientes, Universidad Autónoma de Aguascalientes. México. p. 148-161.

Rodríguez-Yáñez, C., R. Villalón y A. G. Navarro. 1994. Bibliografía de las aves de México (1825-1992). Publicaciones Especiales Museo de Zoología, Facultad de Ciencias UNAM 8:1-153.

Rojas-Soto, O. R., A. G. Navarro-Sigüenza y A. Espinosa-de los Monteros. 2010. Systematics and bird conservation policies: the importance of species limits. Bird Conservation International 20:176-185.

Salvadori, T. 1895. Catalogue of the Chenomorphae (Palamedeae, Phoenicipteri, Anseres), Crypturi, and Ratitae in the collection of the British Museum. British Museum of Natural History, Printed by the Trustees, London. 724 p.

Salvin, O. y F. D. Godman. 1879-1904. Biologia Centrali Americana (Aves) Vols. I, II, III. Taylor and Francis, London.

Sánchez-González, L. A. y E. A. García-Trejo. 2010. San Luis Potosí. *In* Avifaunas estatales de México, R. Ortiz-Pulido, A. Navarro-Sigüenza, H. Gómez-de Silva y A. T. Peterson (eds.), CIPAMEX. Pachuca. p. 199-242.

Sánchez-González, L. A. y A. G. Navarro-Sigüenza. 2009. History meets ecology: a geographic analysis of ecological restriction in the Neotropical humid montane forests avifaunas. Diversity and Distributions 15:1-11.

Şekercioğlu, C. H., G. C. Daily y P. R. Ehrlich. 2004. Ecosystem consequences of bird declines. Proceedings of the National Academy of Sciences 101:18042-18047.

Semarnat (Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales). 2010. Norma Oficial Mexicana Nom-059-Semarnat-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación, 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Sereno, P. C. 1999. The evolution of dinosaurs. Science 284:2137-2147.

Sereno, P. C y A. B. Arcucci. 1990. The monophyly of crurotarsal archosaurs and the origin of bird and crocodile ankle joints. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen 180:21-52.

Sharpe, R. B. 1874. Catalogue of the Accipitres or diurnal birds of prey in the collection of the British Museum. British Museum of Natural History, Printed by the Trustees, London. 524 p.

Sibley, C. G. y B. L. Monroe. 1990. Distribution and taxonomy of birds of the World. Yale University Press, New Haven. P. 1111.

Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y D. K. Moskovitz. 1996. Neotropical birds: ecology and conservation. University of Chicago Press, Chicago. p. 502.

de Sucre-Medrano, A. E., P. Ramírez-Bastida, H. Gómez-de Silva y S. Ramírez-Varela. 2009. Aves. *In* La diversidad biológica del Estado de México: estudio de estado, G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López, M. Quintanar, E. Collado y J. E. San Román (comps.). Conabio, Gobierno del Estado de México. p. 131-144.

Swainson, W. 1827. A synopsis of the birds discovered in Mexico by W. Bullock, F. L. S., and H. S., Mr. William Bullock. Philosophical Magazine (New Series) 1:364-369, 433-442.

Turner, A. H, D. Pol, J. A. Clarke, G. M. Erickson y M. A. Norell. 2007. A basal dromaeosaurid and size evolution preceding avian flight. Science 317:1378-1381.

Villaseñor-Gómez, L. E. 2005. Aves. *In* La biodiversidad en Michoacán: estudio de estado. L. E. Villaseñor (ed.). Conabio, Secretaría de Urbanismo y Medio Ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México. p. 101-103.

Weir, J. T., E. Bermingham y D. Schluter. 2009. The great American biotic interchange in birds. Proceedings of the National Academy of Sciences 106:21737-21742.

Xu, X., M. A. Norell, X. Kuang, X.Wang, Q. Zhao y C. Jia. 2004. Basal tyrannosauroids from China and evidence for protofeathers in Tyrannosauroids. Nature 431:680-684.

Revista Mexicana de Biodiversidad, Supl. 85: S496-S504, 2014
DOI: 10.7550/rmb.31688

Biodiversidad de Chordata (Mammalia) en México

Biodiversity of Chordata (Mammalia) in Mexico

Víctor Sánchez-Cordero, Francisco Botello, José Juan Flores-Martínez, Ruth A. Gómez-Rodríguez, Lázaro Guevara, Gabriel Gutiérrez-Granados✉ y Ángel Rodríguez-Moreno

Laboratorio de Sistemas de Información Geográfica, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito exterior s/n, Ciudad Universitaria, 04510 México D. F., México.
✉ *gabgg@st.ib.unam.mx*

Resumen. Los mamíferos son uno de los grupos más conspicuos de las comunidades terrestres de vertebrados y muestran una serie de características internas y externas que los han llevado a ser exitosos en casi todos los ecosistemas del mundo. El objetivo de esta revisión es actualizar el estado de conocimiento de los mamíferos de México. En México los mamíferos forman un grupo altamente diverso, ubicando al país en el tercer lugar mundial con 564 especies silvestres, alcanzando aproximadamente el 10% de la diversidad total. La descripción de las especies no ha sido homogénea a lo largo del tiempo y tuvo un mayor auge desde mediados de 1700 hasta 1950. La distribución de los mamíferos incluye todo el territorio nacional; el 77% son especies menores a 5 kg y pertenecen, principalmente, a los órdenes Rodentia, Chiroptera y Soricomorpha. Las tendencias poblacionales están poco documentadas en la mayoría de los órdenes pero, en general, los mamíferos han visto disminuidas sus poblaciones como resultado de las actividades antrópicas. La información analizada sugiere que a pesar de que el grupo de los mamíferos en México es uno de los más estudiados, continúa ofreciendo interesantes retos teóricos y de manejo.

Palabras clave: mamíferos marinos, mamíferos terrestres, número de especies, talla, hábitat.

Abstract. Mammals constitute one of the most conspicuous groups of terrestrial vertebrates showing internal and external characteristics that have allowed them to be successful in virtually all ecosystems worldwide. The objective of this revision is to update the current knowledge of mammals occurring in Mexico. In Mexico mammals constitute a highly diverse group, ranking third worldwide with 564 species, representing close to 10% of the total mammal fauna. The description of mammals in Mexico has been uneven through time; a significant increase occurred from 1700 to 1950. Mammals are distributed nationwide; a total of 77% of species are less than 5 kg, belonging to the Orders Rodentia, Chiroptera and Soricomorpha. Population trends are poorly documented in most species, but it is likely that populations have been negatively affected by human activities. We conclude that despite mammals are a well-studied group compared with other vertebrates, they continue to offer interesting theoretical insights and challenges for their conservation and sustainable use.

Key words: marine mammals, terrestrial mammals, number of species, size, habitat.

Introducción

Los mamíferos son uno de los grupos más conspicuos de las comunidades terrestres de vertebrados. Su éxito se debe en gran medida a las altas tasas metabólicas que tienen, a la capacidad de incrementar el metabolismo durante los periodos de actividad y a la habilidad de mantener constante la temperatura del cuerpo a través de complejos mecanismos fisiológicos (Bakker, 1971; LaBarbera, 1987). Los mamíferos evolucionaron de ancestros terápsidos a finales del Triásico (Jenkings, 1970; Luo, 2007) y conforman un grupo importante en el estudio de la evolución de los vertebrados. En la actualidad, cuentan con cerca de 5 416 especies (Wilson y Reeder, 2005) y han desarrollado una espectacular diversidad de especializaciones, reflejada en un intervalo de biomasa corporal impresionante que va desde el murciélago abejorro (*Craseonycteris thonglongyai*) de 1 gr de peso, hasta la ballena azul (*Balaenoptera musculus*) con más de 100 toneladas de peso. Asimismo, diversas adaptaciones eco-fisiológicas han permitido que habiten los más diversos ecosistemas del mundo. Los objetivos de esta revisión son: dar una visión general del grupo de los mamíferos y realizar una actualización del estado de su conocimiento en el país.

Descripción morfológica del grupo. Las características externas principales son: *1)* la presencia de una cubierta

Recibido: 30 abril 2012; aceptado: 19 febrero 2013

de pelo, excepto en los sirénidos, con escaso pelaje y los cetáceos, ausente por su adaptación al medio acuático y *2)* la producción de leche en las glándulas mamarias de las hembras (MacDonald, 2001; Grzimek et al., 2003; Villa y Cervantes, 2003). Las características internas más relevantes de los mamíferos son: *1)* la capacidad de generar calor internamente, lo que les permite tener una temperatura corporal más o menos constante; *2)* corazón de 4 cavidades, característica fisiológica que guarda estrecha relación con la endotermia, ya que conserva separadas la sangre venosa y la arterial; *3)* en el cráneo se aprecia una considerable reducción del número de huesos con respecto a los reptiles a pesar de contar con una mayor cavidad encefálica y en el oído, la presencia de los huesecillos martillo y yunque es exclusiva del grupo. La dentición es heterodonta, con dientes especializados en incisivos, caninos, premolares y molares, y *4)* en la columna vertebral, se aprecian 5 regiones bien diferenciadas, que son la cervical, dorsal, lumbar, sacra y coxal. Otros caracteres esqueléticos que destacan son la presencia de esternón, el desarrollo de la espina en la escápula y la fusión de los huesos de la pelvis (MacDonald, 2001; Grzimek et al., 2003; Villa y Cervantes, 2003).

Ciclo de vida. La mayoría de los mamíferos son vivíparos, salvo los monotremas que son ovíparos, y la fecundación siempre es interna. Todas las hembras experimentan una cierta forma de ciclo estral, en la cual los óvulos deben prepararse y estar listos para una potencial fertilización. Las hormonas regulan cambios en varios aspectos de la fisiología de la hembra a través del ciclo y la preparan para la fertilización, la gestación y la lactancia (Vaughan et al., 1999).

Un componente fundamental de la evolución, del comportamiento y de la historia de vida de los mamíferos es el cuidado parental que las hembras realizan, y en algunos casos los machos, de la progenie, el cual comienza incluso antes de que los óvulos se fertilicen. Una vez que ésto ocurre, los embriones se alojan dentro del cuerpo de la madre, que les brinda protección y todo el alimento que necesitan, mientras completan su etapa de desarrollo. Apenas nacen, todas las crías de los mamíferos se alimentan de la leche que produce la madre; esta es una característica exclusiva (Martin et al., 2001).

Durante el desarrollo embrionario se pueden diferenciar 3 grupos importantes de mamíferos. Los monotremas -Prototheria- ponen huevos, que es la condición reproductiva más primitiva de los mamíferos (Feldhamer, 2003; Grzimek et al., 2003). En los marsupiales -Metatheria- los embriones nacen en una fase muy precoz de desarrollo, después de un periodo muy corto de la gestación (8 a 43 días); posteriormente, se alojan en el marsupio, donde permanecen unidos a los pezones hasta completar su desarrollo y los periodos de lactancia son proporcionalmente muy superiores a los de los placentarios (Young, 1977). En los mamíferos placentarios -Eutheria- la gestación dura mucho más. Durante este periodo, los embriones están vinculados a la hembra a través de una placenta (Feldhamer, 2003; Grzimek et al., 2003).

Tamaño corporal. La talla en los organismos es el resultado de diferentes presiones de selección, tanto de índole fisiológico como ecológico (Brown et al., 1993; Blanckenhorn, 2000; Terribile et al., 2009). Existen 2 limitantes ecológicas que han mantenido la frecuencia de distribución del tamaño corporal sesgada a especies pequeñas; éstas tienen una mayor capacidad de transformar los recursos alimenticios en energía y esta energía puede ser eficientemente invertida en esfuerzo reproductivo (Lindstedt y Boyce, 1985; Brown et al., 1993). Una excepción a este patrón se da en las islas, donde los mamíferos considerados de tamaño corporal pequeño pueden presentar una tendencia a tamaños corporales mayores ("gigantismo") y aquellos de tamaño corporal grande, presentan tendencias a tamaños corporales menores ("enanismo") (Lomolino, 1985; Adler y Levins, 1994). Los mamíferos en México no son la excepción; de las 564 especies registradas en este trabajo terrestres y marinas, el 77% son especies menores a 5 kg, peso límite que se ha asignado arbitrariamente para delimitar tamaños corporales "pequeños" de "medianos y/o grandes", con base en la fisiología de cada una de las especies (Merrit, 2010). En el caso de los mamíferos marinos, la variación es de casi 2 órdenes de magnitud y va de los 25 kg de *Phocoena sinus* a las 160 toneladas de *Balaenoptera musculus*. En los mamíferos terrestres, la variación es parecida a las especies marinas y el peso puede ir desde los 4 g del murciélago *Balantiopteryx io*, hasta los casi 300 kg de *Tapirus bairdii* (Ceballos y Oliva, 2005).

Distribución y hábitat. Los patrones de distribución de los mamíferos son, generalmente, resultado de un proceso macroevolutivo en el que el tamaño corporal juega un papel importante, dando una relación especie-específica, en la que los procesos energéticos son determinantes (Clauset y Erwin, 2008). En México, los mamíferos se distribuyen en prácticamente todos los ecosistemas, incluyendo ambientes marinos, terrestres y lacustres. La ecorregión con mayor número de especies es la denominada "Sierras Templadas", en tanto las ecorregiones "California Mediterránea" y "Grandes Planicies", son las que menos especies de mamíferos presentan (Cuadro 1).

Diversidad

México ocupa el tercer lugar mundial en cuanto al número de especies de mamíferos (Ceballos y Oliva,

Cuadro 1. Numero de órdenes y especies por ecorregiones de México

Región biogeográfica	*Órdenes*	*Especies*
California Mediterránea	7	79
Desiertos de América del Norte	9	143
Elevaciones Semiáridas Meridionales	11	171
Grandes Planicies	10	80
Selvas Cálido-Húmedas	11	177
Selvas Cálido-Secas	10	214
Sierras Templadas	11	236

2005). Ramírez-Pulido et al. (2005) reportaron 475 especies de mamíferos terrestres, en tanto Wilson y Reeder (2005) documentaron la presencia de 489 terrestres; con las 41 especies marinas reportadas, México suma un total de 530 especies de mamíferos, aunque Ceballos y Oliva (2005) reportaron un total de 525 especies. El número de especies reportadas de mamíferos varía según el autor y año de publicación, ésto se debe en gran medida a la desaparición de sinonimias y a la descripción de nuevas especies, *v.gr. Natalus lanatus* (Tejedor, 2005; Reeder et al., 2007). Aquí, consideramos y cotejamos la información de diversos autores (Torres et al., 1999; Ramírez-Pulido et al., 2005; Ceballos y Oliva, 2005; Wilson y Reeder, 2005), documentando un total de 564 especies de mamíferos silvestres en México (Cuadro 2), lo que representa aproximadamente el 13% de la diversidad mundial. Sólo Brasil con 648 especies e Indonesia con 670 especies superan en número de especies a México que ocupa el segundo lugar en especies endémicas con 157, sólo superado por Indonesia (Arita, 1997; Arita y Ceballos, 1997; Ceballos y Simonetti, 2002; Ceballos y Oliva, 2005). El estado con el mayor número de especies es Oaxaca (199 spp.) y el que menos tiene es Tlaxcala con 28 especies. Los órdenes más representados son Rodentia y Chiroptera (Arita, 1998; Arita, 1999; Jiménez-Guzmán et al., 1999; Ramírez-Pulido, 1999; Arita, 2001; Ceballos, 2002; Ceballos y Oliva, 2005; Ramírez-Pulido et al., 2005).

Recientemente, se ha incrementado de manera importante el conocimiento sobre la distribución de las especies en regiones que históricamente no habían sido inventariadas. Por ejemplo, el estado de Guanajuato, que a mediados de la década pasada tenía una riqueza documentada de sólo 65 especies de mamíferos (Ceballos y Oliva, 2005), ha incrementado a 118 especies, con inventarios de fauna reciente y revisión detallada de ejemplares de colecciones científicas (Charre-Medellín et al., 2011; Magaña-Cota et al., 2010; Sánchez et al., en prensa). Otro caso interesante es el del D. F., en donde se registraron 63 especies (Ceballos y Oliva, 2005) y actualmente, no obstante la reducida área que ocupa (1 479 km^2), cuenta con una riqueza de 87 especies de mamíferos (Guevara et al., en prensa; Hortelano-Moncada y Cervantes, 2011; Cuadro 3).

Cuadro 2. Número de especies, géneros y familias incluidas en los 14 órdenes reconocidos actualmente para México, de acuerdo con Ceballos y Oliva (2005), Torres et al. (1995), actualizado con Wilson y Reader (2005)

Orden	*Familia*	*Género*	*Especies*	*Especies endémicas*
Artiodactyla	4	8	11	0
Carnivora	8	27	41	3
Cetacea	7	25	41	1
Chiroptera	7	65	144	15
Cingulata	1	2	2	0
Didelphimorphia	1	7	8	1
Erinaceomorpha	1	2	3	3
Lagomorpha	1	4	20	7
Perissodactyla	1	1	1	0
Pilosa	2	2	2	0
Primates	1	2	3	0
Rodentia	9	50	254	112
Sirenia	1	1	1	0
Soricomorpha	1	4	33	20
Total	**46**	**200**	**564**	**162**

Endemismos. El endemismo de los mamíferos en México es elevado; de las 564 especies documentadas en este trabajo, 157 (28%) son endémicas, siendo el grupo de los roedores el que mayor número presenta (112 especies), seguido por los soricomorfos (20 especies) y los quirópteros (15 especies) (Ceballos y Oliva, 2005; Cuadro 2). Del total de endemismos, casi el 75% de especies se encuentra en los bosques templados de la Faja Transvolcánica Mexicana, el noroeste de Oaxaca y en las selvas del occidente central; en tanto, el resto de endemismos se distribuye principalmente en las islas del golfo de California y en menor medida en otras regiones del país (Ceballos y Oliva, 2005).

Predicciones de nuevas especies. Se ha demostrado recientemente que la idea de que se conocen cerca del total de las especies de mamíferos en el mundo es incorrecta (Ceballos y Ehrlich, 2009). Algunos estudios estiman que podrían existir entre 1 000 y 2 000 especies de mamíferos aún por descubrir durante el presente siglo (Reeder et al., 2007; Ceballos y Ehrlich, 2009). De esta manera, en México no sería improbable que se documenten aún

Cuadro 3. Riqueza de los mamíferos de México por estado (modificado de Llorente y Ocegueda, 2008), con información de Guevara et al. (en prensa), Charre-Medellín et al. (2011), Magaña-Cota et al. (2010), Núñez-Garduño (2005), Sánchez et al. (en prensa), Castillo et al. (2010), Retana et al. (2010), Contreras-MacBeath et al. (2006), Martínez et al. (2011), Morales-Vela et al. (2011), Escobedo (2011), Hernández-Betancourt et al. (2010) y Antochiw-Alonso (2010)

Estado	*Terrestres*	*Voladores*	*Marinos*	*Total*
Aguascalientes	57	22	0	79
Baja California	67	18	28	113
Baja California Sur	45	19	32	96
Campeche	55	50	14	119
Chiapas	85	81	5	171
Chihuahua	95	34	0	129
Coahuila	80	27	0	107
Colima	40	46	11	97
Distrito Federal	57	30	0	87
Durango	81	39	0	120
Guanajuato	88	30	0	118
Guerrero	63	52	9	124
Hidalgo	59	38	0	97
Jalisco	93	70	14	177
México	55	27	0	82
Michoacán	85	75	6	166
Morelos	54	47	0	101
Nayarit	54	43	18	115
Nuevo León	63	28	0	91
Oaxaca	108	83	8	199
Puebla	95	66	0	161
Querétaro	36	31	0	67
Quintana Roo	64	50	15	129
San Luis Potosí	93	47	0	140
Sinaloa	58	47	11	116
Sonora	88	40	12	140
Tabasco	38	41	9	88
Tamaulipas	85	54	5	144
Tlaxcala	21	7	0	28
Veracruz	93	77	8	178
Yucatán	53	37	29	119
Zacatecas	75	40	0	115

descripciones de especies nuevas; esto dependerá, en gran medida, del grado de conocimiento que se acumule en torno a la variación intraespecífica e interespecífica, como resultado de más colectas y el análisis escrupuloso de ejemplares depositados en colecciones biológicas.

La curva de acumulación de descripción de las especies de mamíferos que habitan en México (Fig. 1), tomando en cuenta las 564 hasta ahora descritas, no muestra el comportamiento logarítmico típico que es común en aquellas comunidades o taxones que han sido exhaustivamente muestreados (Jiménez-Valverde y Hortal, 2003; Shen et al., 2003; Ugland, 2003). Se observa que entre 1750 y 1930 la pendiente es elevada, es decir, en estos años fueron descritas la mayoría de las especies presentes en México (*ca.* 500). A partir de 1930, la pendiente disminuye, al igual que el intervalo de tiempo entre descripciones. Sin embargo, aún no se distingue una asíntota bien definida. Aunado a ésto, el empleo de un estimador no paramétrico de la diversidad (Jacknife 1) muestra que, basados en la tasa de descripción de especies, al menos se puede duplicar el número de especies descritas para México (Fig. 1).

Tendencias poblacionales en los mamíferos mexicanos. De acuerdo con la Nom-059-Semarnat-2010, existen 10 especies de roedores y 4 de murciélagos que están en peligro de extinción. De éstas, 9 son endémicas del país y a 4 sólo se les encuentra en islas, como los roedores *Dipodomys gravipes*, *Neotoma martinensis*, *Peromyscus guardia* y el murciélago *Myotis vivesi* (Ceballos y Oliva, 2005). Todas estas especies están en peligro de extinción por causas antropogénicas, en especial, por la introducción de fauna exótica como ratas y gatos (Mellink et al., 2002; Vazquez-Domínguez et al., 2004; Floy et al., 2005).

La escasez de ejemplares de topos y musarañas (Erinaceomorpha y Soricomorpha) en colecciones biológicas podría reflejar erróneamente una baja abundancia de sus poblaciones, pero es probable que ésto se deba a la dificultad que implica su captura y como consecuencia, el bajo rendimiento durante el muestreo (Ramírez-Pulido

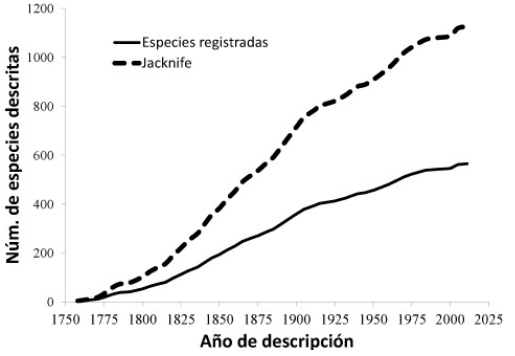


Figura 1. Curva de acumulación de especies que describe la tendencia temporal en la descripción de especies de mamíferos silvestres de México.

et al., 2005). Los topos registrados en México tienen una distribución marginal y sus poblaciones son más comunes en los EUA. De *Scalopus aquaticus*, se conoce que sus poblaciones son extremadamente raras o incluso extintas en Texas y México (Matson et al., 2011). Por otro lado, dentro de la familia de las musarañas (Soricidae), las especies *Cryptotis parva*, *C. mexicana*, *Sorex saussurei* y *S. oreopolus* (Carraway, 2007), son comúnmente recolectadas en trampas para roedores. Sin embargo, también existen especies que sólo se conocen de unos cuantos individuos recolectados en México, como *Cryptotis goodwini* y *C. griseoventris* o en casos extremos, está *C. nelsoni* y *S. stizodon*, que sólo se conocen de la localidad tipo y la tendencia de sus poblaciones es desconocida.

Las liebres y conejos (Lagomorpha) son abundantes en México; sin embargo, la cacería furtiva y la destrucción del hábitat han disminuido considerablemente muchas poblaciones de especies como *Lepus callotis*, *L. flavigularis* y *Romerolagus diazi* (Amcela et al., 2011) o incluso ubicándolas en riesgo de extinción, como el conejo de Omiltemi *Sylvilagus insonus* (Cervantes et al., 2004). Por otro lado, están especies comunes en recuperación o con uso cinegético como *Lepus californicus*, *Sylvilagus cunicularius*, *S. floridanus* y *S. brasiliensis*. En el caso de los llamados hormigueros (Pilosa), ninguna de las 2 especies *Cyclopes didactylus* y *Tamandua mexicana* están consideradas en riesgo en la Nom-059-Semarnat-2010 y *T. mexicana* es considerada una especie de amplia distribución. Asimismo, los armadillos (Cingulata) no están considerados en riesgo y *Dasypus novemcinctus*, es una especie común de amplia distribución (Ceballos y Navarro, 1991; Semarnat, 2010).

El orden Didelphimorphia está representado en México por 7 especies, de las cuales 3 se encuentran en alguna categoría de riesgo (*Caluromys derbianus*, *Chironectes minimus*, *Metachirus nudicaudus*), las especies restantes son comunes y de amplia distribución. Los didélfidos, en general son comunes y de amplia distribución; sin embargo, 3 especies, *Chironectes minimus*, *Caluromys derbianus* y *Metachirus nudicaudus*, están consideradas como en peligro de extinción (Semarnat, 2010).

De 39 especies de carnívoros, 17 se encuentran en Nom-059-Semarnat-2010, 7 de ellos en la categoría en peligro de extinción, 2 ya extintas en vida silvestre en México (*Canis lupus* y *Ursus arctos*) y 1 extinta (*Monachus tropicalis*). Con lo que respecta al orden Artiodactyla, 4 de las 9 especies se encuentran en alguna categoría de riesgo (Semarnat, 2010). Uno de los mamíferos terrestres más grandes presentes en México es *Tapirus bairdii* (Perissodactyla) que está considerado como en peligro de extinción (Semarnat, 2010) y sus poblaciones están restringidas a ciertos estados del sureste del país, siendo su amenaza principal la pérdida de hábitat (Naranjo, 2010).

En México, hay 3 especies de monos (Primates) *Alouatta pigra*, *Alouatta palliata* y *Ateles geoffroyi*, y las 3 están consideradas en peligro de extinción (Semarnat, 2010); sus principales poblaciones se encuentran distribuidas en las selvas del sureste del país y la península de Yucatán (Estrada et al., 2004; Pozo-Montuy et al., 2008). Finalmente, los mamíferos marinos muestran patrones poblacionales variables. Por ejemplo, 37 especies están catalogadas en alguna categoría de riesgo, en tanto que 2 especies *Phocoena sinus* y *Balaenoptera acutorostrata*, están catalogadas como en peligro de extinción (Semarnat, 2010). El caso de esta última es particular, ya que en su distribución más norteña es una especie común y con poblacionales grandes (Waring et al., 2000).

Es probable que la lista de especies bajo algún grado de amenaza se incremente, ya que existe la posibilidad de que algunas especies crípticas aún no se hayan descrito, o bien, el conocimiento de su biología sea muy escaso. En este sentido, la determinación del límite entre especies es una línea de investigación preponderante (Wiens y Servedio, 2000; Rödder et al., 2011; Zapata y Jiménez, 2012). La diagnosis de las especies, sólo con morfología y sin el entendimiento de la geografía o la información del hábitat, es problemática debido a que entre muchos mamíferos existe un patrón de similitud morfológica entre especies filogenéticamente cercanas, en donde la distinción a menudo sólo se da en el tamaño (Baker y Bradley, 2006). Con el desarrollo de esta área, diversos grupos taxonómicos verán modificados el número de especies, principalmente aquellos que han recibido poca atención de taxónomos, como algunos grupos morfológicamente homogéneos de roedores, murciélagos y musarañas (Baker y Bradley, 2006).

De esta manera, el descubrimiento de especies nuevas dependerá de al menos 2 componentes. En primer lugar, el descubrimiento de especies morfológicamente conspicuas encontradas en áreas pobremente muestreadas (Patterson, 2002; Ceballos y Ehrlich, 2009), en donde la recolecta científica, ordenada y responsable (Sikes et al., 2011) será el principal promotor de esta información. Aún existen regiones y hábitats que han sido poco explorados en nuestro país y que no han sido muestreados en la búsqueda específica de algunos grupos taxonómicos, como son los roedores arborícolas, los topos y las musarañas, por citar algunos ejemplos. Además, las técnicas de muestreo modernas, como el uso de fototrampas enriquecen la exploración a largo plazo y bajo costo. Esta técnica ha sido capaz de detectar individuos que posteriormente fueron identificados como especies nuevas para la ciencia (Rovero et al., 2008).

Para el diseño de futuras expediciones en busca de mamíferos, las técnicas basadas en la interpretación del nicho ecológico de las especies, proyectados como su distribución potencial, proveen una herramienta esencial que permite optimizar recursos, esfuerzo y tiempo (Raxworthy et al., 2003; Menon et al., 2010). La importancia de continuar la recolecta científica en México resalta ante el reciente redescubrimiento de especies que se creía estaban extintas (Arroyo-Cabrales et al., 2005; Cervantes y Guevara, 2010; Álvarez-Castañeda et al., 2010), evitando el riesgo de restar especies.

En segundo lugar, está el descubrimiento de especies como resultado del análisis con nuevas técnicas como las moleculares (Hey y Pihno, 2011), que deben complementarse con criterios basados en características morfológicas (Wiens y Servedio, 2000), morfométricas (Zapata y Jiménez, 2012) y ecológicas (Rödder et al., 2011).

Otro reto teórico importante en el análisis del grupo de los mamíferos, se refiere al estudio de aquellas especies de amplia distribución y los complejos de especies que son un buen modelo para poner a prueba el límite entre las mismas, como los roedores *Peromyscus maniculatus*, *P. leucopus y Reithrodontomys fulvescens*, las musarañas *Sorex saussurei* y *Notiosorex crawfordi* o el conejo del desierto *Sylvilagus audobonii*. Incluso las especies de talla mayor, también ofrecen retos al respecto, como ha sido demostrado recientemente con la debatida descripción de un nuevo pecarí en Brasil (van Roosmalen et al., 2007; Gongora et al., 2011). Estos estudios son cada vez más comunes en México, facilitando la actualización taxonómica (Cervantes et al., 2010; Kerhoulas y Arbogast, 2010; Ávila-Valle et al., 2011), la descripción de nuevas especies (Baker et al., 2003; González-Ruíz et al., 2011) y dictando la decisión de elevar a la categoría de especie aquellas consideradas previamente subespecies (Ceballos y Ehrlich, 2009).

Es necesario dirigir esfuerzos de conservación del grupo en general, aunque algunas especies están en estado crítico, como *Tylomys bullaris* o *Sorex sclateri*, propuestas por la iniciativa EDGE (Evolutionarily Distinct and Globally Endangered), la cual establece prioridades de conservación basado en la diversidad filogenética (Issac et al., 2011). Independientemente de los criterios que se propongan en la clasificación de especies amenazadas, es indispensable realizar actividades de manejo, uso y conservación de este grupo de vertebrados, reto cada vez más creciente para los mastozoólogos de este país.

Literatura citada

Álvarez-Castañeda, S., A. Gutiérrez y M. de la Paz. 2010. Rediscovery of the *Neotoma* population on Datil (Turner) Island, Sonora, México. Western North American Naturalist 70:437-440.

Amcela (Asociación mexicana para la conservación y estudio de los lagomorfos, A. C.), M. F. J. Romero y C. H. Rangel. 2008. *Sylvilagus insonus*. *In* IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org; última consulta: 14.V.2012.

Antochiw-Alonso, D. 2010. Mamíferos acuáticos. *In* Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, R. Durán y M. Méndez (eds.). CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. p. 279-285.

Arita, H. T. 1998. Escalas y la diversidad de mamíferos de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Informe final SNIB-Conabio proyecto No. P075. México D. F.

Arita, H. T. 2001. Patrones geográficos de diversidad de los mamíferos terrestres de América del Norte. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Bases de datos SNIB2010-Conabio proyecto No. Q068. México, D. F.

Arita, H. T. y G. Ceballos. 1997 Los mamíferos de México: distribución y estado de conservación. Revista Mexicana de Mastozoología 2:33-71.

Baker, R. y R. Bradley. 2006. Speciation in mammals and the genetic species concept. Journal of Mammalogy 87:643-662.

Baker, R., M. O´Neill y R. McAliley. 2003. A new species of desert shrew, *Notiosorex*, based on nuclear and mitochondrial sequence data. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 222:1-12.

Bakker, R. T. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals. Evolution 25:636-658.

Blanckenhorn, W. U. 2000. The evolution of body size: what keeps organisms small? The Quarterly Review of Biology 75:385-407.

Brown, J. H., P. A. Marquet y M. L. Taper. 1993. Evolution of body size: consequences of an energetic definition of fitness. The American Naturalist 142:573-584.

Carraway, L. 2007. Shrews (Eulypotyphla: Soricidae) of Mexico. Monographs of the Western North American Naturalist 3:1-91.

Castillo, G. E., J. A. Vargas, G. Rivas y D. Antochiw. 2010. Mamíferos acuáticos. *In* La biodiversidad en Campeche: estudio de estado, G. J. Villalobos-Zapata y J. Mendoza-Vega (coords.). Conabio, Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México. p. 372-277.

Ceballos, G. 2002. Actualización de la base de datos del Atlas Mastozoológico de México. Universidad Nacional Autónoma de México. Instituto de Ecología. Bases de datos SNIB 2010-Conabio proyectos No. T009 y A003. México, D. F.

Ceballos, G. y D. Navarro. 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals. *In* Topics in Latin American mammalogy: history, biodiversity and education, M. A. Mares y D. J. Schmidly (eds.). University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma. p. 167-198.

Ceballos, G. y G. Oliva (Coords.). 2005. Los mamíferos silvestres

de México. Conabio/Fondo de Cultura Económica, México D. F. 988 p.

Ceballos, G. y P. R. Ehrlich. 2009. Discoveries of new mammal species and their implications for conservation and ecosystem services. Proceedings of the National Academy of Sciences 106:3841-3846.

Ceballos, G., J. Arroyo-Cabrales, R. A. Medellín e Y. Domínguez-Castellanos 2005. Lista actualizada de los mamíferos de México. Revista Mexicana de Mastozoología 9:21-71.

Ceballos, G. y J. A. Simonetti. 2002. Diversidad y conservación de los mamíferos neotropicales. Conabio/Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 582 p.

Cervantes, F. y L. Guevara. 2010. Rediscovery of the critically endangered Nelson's small-eared shrew (*Cryptotis nelsoni*), endemic to Volcán San Martín, eastern Mexico. Mammalian Biology 75:451-454.

Cervantes, F., C. Lorenzo y F. X. González-Cózatl. 2004. The Omiltemi rabbit (*Sylvilagus insonus*) is not extinct. Mammalian Biology 69:61-64.

Cervantes, F., J. Arcangeli, Y. Hortelano y A. Borisenko. 2010. DNA barcodes effectively identify the morphologically similar Common Opossum (*Didelphis marsupialis*) and Virginia Opossum (*Didelphis virginiana*) from areas of sympatry in Mexico. Mitochondrial DNA 21:44-5.

Charre-Medellín, J. F., V. Sánchez-Cordero, G. Magaña-Cota, M. Álvarez-Jara y F. Botello. 2012. Noteworthy record of Jagouarundi (*Puma yagouaroundi*) in the State of Guanajuato, Mexico. The Southwestern Naturalist 57:117-118.

Clauset, A. y D. H. Erwin. 2008. The evolution and distribution of species body size. Science 321:399-401.

Contreras-MacBeath, T., J. R. Bonilla-Barbosa, J. C. Boyás, G. Bustos-Zagal, J. M. Caspeta, R. Castro, M. A. Lozano, J. I. Martínez-Thomas, H. Mejía-Mojica, A. L. Ortiz-Villaseñor, D. Portugal-Portugal, R. Trejo-Albarrán, A. Trejo-Loyo y F. Urbina-Torres. 2006. Biodiversidad. *In* La diversidad biológica en Morelos: estudio del estado, T. J. Contreras-MacBeath, J. C. Boyás y F. Jaramillo-Monroy (eds.). Conabio/Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México, D. F. p. 31-58.

De la Riva-Hernández, G. 2008. Biodiversidad *In* La biodiversidad en Aguascalientes: estudio de estado, V. H. Ávila, E. D. Melgarejo y A. Cruz (eds.). Conabio, Instituto del Medio Ambiente del Estado de Aguascalientes, Universidad Autónoma de Aguascalientes. México, D. F. p. 161-171.

Escobedo, E. 2011. Mamíferos terrestres. *In* Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación. Tomo 2, C. Cabrera-Pozo (ed.). El Colegio de la Frontera Sur, Conabio, Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones. México, D. F. p. 362-370.

Estrada, A., L. Luecke, S. Van Belle, E. Barrueta y M. Rosales-Meda. 2004. Survey of black howler (*Alouatta pigra*) and spider (*Ateles geoffroyi*) monkeys in the Mayan sites of Calakmul and Yaxchilan, Mexico and Tikal, Guatemala. Primates 45:33-39.

Feldhamer, G. 2003. Mammalogy: adaptation, diversity, and ecology. McGraw-Hill, San Francisco. 643 p.

Floyd, H. C., J. J. Flores-Martínez, L. G. Herrera, O. Mejía y B. May. 2010. Conserving the endangered Mexican fishing bat (*Myotis vivesi*): genetic variation indicates extensive gene flow among islands in the Gulf of California. Conservation Genetics 11:813-822.

Gongora, J, C. Biondo, J. D. Cooper, A. Taber, A. Keuroghlian, M. Altrichter, F. Ferreira do Nascimento, A. Y. Chong, C. Y. Miyaki, R. Bodmer, P. Mayor y S. González. 2011. Revisiting the species status of *Pecari maximus* van Roosmalen et al. (2007) (Mammalia) from the Brazilian Amazon. Bonn Zoological Bulletin 60:95-101.

González-Ruiz, N., J. Ramírez-Pulido y J. Arroyo-Cabrales. 2011. A new species of mastiff bat (Chiroptera: Molossidae: Molossus) from Mexico. Mammalian Biology. Doi:10.1016/j.mambio.2010.06.004.

Grzimek, B., N. Schlager y D. Olendorf. 2003. Grzimek's animal life encyclopedia. Thomson Gale. Detroit. 524 p.

Guevara, L., F. Botello y M. Aranda (en prensa). Mamíferos. *In* La biodiversidad en el Distrito Federal: estudio de estado. Conabio.

Hernández-Betancourt, S. F., J. Cimé-Pool, J. Sosa-Escalante, J. Pech-Canché, J. Chablé-Santos. 2010. Mamíferos terrestres. *In* Biodiversidad y desarrollo humano en Yucatán, R. Durán y M. Méndez (eds.). CICY, PPD-FMAM, Conabio, Seduma. p. 286-271.

Hey, J. y C. Pihno. 2011. Population genetics and objectivity in species diagnosis. Evolution. doi:10.1111/j.1558-5646.2011.01542.

Hortelano-Moncada, Y. y F. A. Cervantes. 2011. Diversity of wild mammals in a megalopolis: Mexico City, Mexico, changing diversity. *In* Changing environment, O. Grillo y G. Venora (eds.). InTech, disponible en: http://www.intechopen.com/books/changing-diversity-in-changing-environment/diversity-of-wild-mammals-in-a-megalopolis-mexico-city-mexico; última consulta: 5.I.2013.

Isaac, N. J. B., S. T. Turvey, B. Collen, C. Waterman y J. E. M. Baillie. 2007. Mammals on the EDGE: conservation priorities based on threat and phylogeny. PLoS ONE 2: e296. doi:10.1371/journal.pone.0000296.

Jenkins, F. A. 1970. Cynodont post- cranial anatomy and the "prototherian" level of mammalian organization. Evolution 24:230-252.

Jiménez-Guzmán, A., M. A. Zúñiga-Ramos y J. A. Niño-Ramírez. 1999. Mamíferos de Nuevo León, México. Universidad Autónoma de Nuevo León. Nuevo León. 178 p.

Jiménez-Valverde, A. y J. Hortal. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. Revista Ibérica de Aracnología 8:151-161.

Kerhoulas, N. J. y B. S. Arbogast. 2010. Molecular systematics and Pleistocene biogeography of Mesoamerican flying squirrels. Journal of Mammalogy 91:654-667.

LaBarbera, M. 1989. Body size as a factor in ecology and evolution. Annual Review of Ecology and Systematics 20:97-117.

Lindstedt, S. L. y M. S. Boyce. 1985. Seasonality, fasting

endurance and body size in mammals. The American Naturalist 125:873-878.

Llorente-Bousquets, J. y S. Ocegueda. 2008. Estado del conocimiento de la biota. *In* Capital natural de México, vol. I. Conocimiento actual de la biodiversidad. Conabio, México. p. 283-322.

Lomolino, M. V. 1985. Body size of mammals on islands: the island rule reexamined. The American Naturalist 125:310-316.

Luo, Z. X. 2007. Transformation and diversification in early mammal evolution. Nature 450:1011-1019.

Macdonald, D. y S. Norris 2001. The new encyclopedia of mammals. Oxford University Press, New York. 961 p.

Magaña-Cota, G. E., J. F. Charre-Medellín, R. Hernández, J. Iglesias, B. Chávez-Galván, R. Bolaños, R. Cecaira-Rico, V. Sánchez-Cordero y F. Botello. 2010. Primeros registros del murciélago vampiro de pata peluda (*Diphylla ecaudata*) para el estado de Guanajuato, México. Therya 1:213-220.

Martin, E. R., R. H. Pine y A. F. DeBlase. 2001. A manual of mammalogy: with keys to families of the world. Mc Graw Hill, Nueva York. 352 p.

Martínez-Vázquez, J., R. M. González-Monroy, M. C. López-Téllez y A. G. Colodner-Chamudis. 2011. Mamíferos. *In* La biodiversidad en Puebla: estudio de estado, A. Handal-Silva, B. Cantú-Montemayor, O. Villarreal-Espino, P. Antonio-López, L. López-Reyes, A. Cruz-Angón y F. Camacho-Rico (eds.). Conabio, Gobierno del Estado de Puebla, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. México D. F. p. 163-169.

Matson, J., N. Woodman, I. Castro-Arellano y P. C. de Grammont. 2011. *Scalopus aquaticus*. *In* IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.2. www.iucnredlist.org; última consulta: 14.V.2012.

Menon, S, B. I. Choudhury, M. L. Khan y A. T. Peterson. 2010. Ecological niche modelling and local knowledge predict new populations of *Gymnocladus assamicus* a critically endangered tree species. Endangered Species Research 11:175-181.

Merritt, J. F. 2010. The biology of small mammals. The Johns Hopkins University Press, Baltimore. 313 p.

Morales-Vela, B., J. A. Padilla-Saldívar, D. Madeleine y A. Antochiw. 2011. Mamíferos Marinos. *In* Riqueza biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación, tomo 2. C. Cabrera-Pozo (ed.). El Colegio de la Frontera Sur, Conabio, Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones. México, D. F. p. 233-241.

Naranjo, E. 2009. Ecology and conservation of Baird's tapir in Mexico. Tropical Conservation Science 2:140-158.

Núñez-Garduño A. 2005. Mamíferos. *In* La biodiversidad de Michoacán: estudio de estado, G. Villaseñor (ed.). Conabio, Secretaría de urbanismo y medio ambiente, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México D.F. p. 104-105.

Patterson, B. 2002. On the continuing need for scientific collecting of mammals. Mastozoología Neotropical 9:253-262.

Pozo-Montuy, G., J. C. Serio-Silva, Y. M. Bonilla-Sánchez, N. Bynum y R. Landgrave. 2008. Current status of the habitat and population of the black howler monkey (*Alouatta pigra*) in Balancán, Tabasco, Mexico. American Journal of Primatology 70:1169-1176.

Ramírez-Pulido, J., A. Castillo-Morales, A. Salame-Méndez, A. Castro-Campillo y N. González-Ruíz. 2005. Variación y distribución de *Sorex* (Mammalia: Soricomorpha) del centro de México. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 3° Época 2:189-189.

Ramírez-Pulido, J., J. Arroyo-Cabrales y A. Castro-Campillo. 2005. Estado actual y relación nomenclatural de los mamíferos terrestres de México. Acta Zoológica Mexicana 21:21-82.

Raxworthy, C., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R. A. Nussbaum, G. E. Schneider, M. A. Ortega-Huerta y A. T. Peterson. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. Nature 426:837-841.

Reeder, D. M., K. M. Helgen y D. E. Wilson. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 269:1-36.

Reeder, D. M., K. M. Helgen y D. E. Wilson. 2007. Global trends and biases in new mammal species discoveries. Occasional Papers, Museum of Texas Tech University 269:1-36.

Retana, O., M. Weber y D. Guzmán. 2010. Mamíferos terrestres. *In* La biodiversidad en Campeche: estudio de estado, G. J. Villalobos-Zapata y J. Mendoza-Vega (coords.). Conabio, Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. México D. F. p. 372-277.

Rödder, D., S. Schmidtlein, S. Schick y S. Lötters. 2011. Climate envelope models in systematics and evolutionary research: theory and practice. *In* Climate change, ecology and systematics, T. R. Hodkinson, M. B. Jones, R. S. Warlen y J. A. N. Parnell (eds.). Cambridge University Press, New York. 544 p.

Rovero, F., G. B. Rathbun, A. Perkin, T. Jones, D. O. Ribble, C. Leonard, R. R. Mwakisoma y N. Doggart. 2008. A new species of giant sengi or elephant-shrew (genus *Rhynchocyon*) highlights the exceptional biodiversity of the Udzungwa Mountains of Tanzania. Journal of Zoology 274:126-133.

Sánchez, O., C. Elizalde-Arellano, J. C. López-Vidal, G. Magaña-Cota, G. Téllez-Girón, F. Botello y V. Sánchez-Cordero. En prensa. Mamíferos silvestres de Guanajuato: estado de su conocimiento. *In* La biodiversidad en Guanajuato: estudio de estado. Instituto de Ecología del Estado, Universidad de Guanajuato, Centro de Investigación y Estudios Avanzados IPN-Irapuato, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Instituto de Ecología A.C., Conabio. México D. F. p 14-87.

Semarnat, 2010. Norma Oficial Mexicana NOM-059-SEMARNAT-2010, Protección ambiental - Especies nativas de México de flora y fauna silvestres - Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio - Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. 30 de diciembre de 2010, Segunda Sección, México.

Shen, T. J., A. Chao y C. F. Lin. 2003. Predicting the number

of new species in further taxonomic sampling. Ecology 84:798-804.

Sikes, R. S. y W. L. Gannon. 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. Journal of Mammalogy 92:235-253.

Tejedor, A. 2005. A new species of funnel-eared bat (Natalidae: *Natalus*) from Mexico. Journal of Mammalogy 86:1109-1120.

Terribile, L. C., M. A. Olalla-Tárraga, J. A. F. Diniz-Filho y M. A. Rodríguez. 2009. Ecological and evolutionary components of body size: geographic variation of venomous snakes at the global scale. Biological Journal of the Linnean Society 98:94-109.

Torres, A., C. Esquivel y G. Ceballos. 1999. Diversidad y conservación de los mamíferos marinos de México. Revista Mexicana de Mastozoología 1:22-43.

Ugland, K. I., S. J. Gray y K. E. Ellingsen. 2003. The species accumulation curve and estimation of species richness. Journal of Animal Ecology 72:888-897.

Van Roosmalen, M. G. M, L. Frenz, P. Van Hooft, H. H. De Iongh y H. Leirs. 2007. A new species of living peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon. Bonner Zoologische Beiträge 55:105-112.

Vaughan, T., J. Ryan y N. Czaplewski, 1999. Mammalogy. Saunders College Publishing. Philadelphia. 724 p.

Villa, R. y F. Cervantes. 2003. Los Mamíferos de México. Grupo Editorial Iberoamérica. México D. F. 140 p.

Waring, G. T., J. M. Quintal y S. L. Swartz. 2000. U.S. Atlantic and Gulf of Mexico marine mammal stock assessments-2000. NOAA, Technical Memorandum NMFS-NE-162. 301 p.

Wiens, J. y M. R. Servedio. 2000. Species delimitation in systematics: inferring diagnostic differences between species. Proceedings of the Royal Society of London B 267:631-636.

Wilson, D. y M. Reeder. 2005. Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, tercera edición. Johns Hopkins University Press, Baltimore. 2000 p.

Zapata, F. e I. Jiménez. 2012. Species delimitation: inferring gaps in morphology across geography. Systematic Biology 61:179-194.