

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA



*PATRONES DISTRIBUCIONALES DEL GÉNERO *Isonychia*
(Ephemeroptera: Insecta) EN LA REPÚBLICA MEXICANA*

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

TESINA

Alumno: Cortes Pelagio Jose Eduardo
No. Cta. 091066831

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

A manera de reconocimiento, a familiares, y amigos, que me han motivado y fortalecido en los momentos mas difíciles en mi caminar, contribuyendo de distintas maneras para alcanzar esta meta.

A la personita que hoy día a marcado todo, mi hijo Jose Eduardo Cortes Rebollo, por que con tus travesuras me motivas a seguir y salir adelante my Little Joe.....

A mi esposa con quien hemos compartido momentos alegres y difíciles de olvidar, y se ha esforzado por no repetir su historia, tu puedes. ME...

Al Sr. Jose, mi padre quien me a dado la oportunidad de convertirnos en amigos y darme las herramientas necesarias para enfrentarme a la vida, los tantos viajes que realizamos.....

A la Sra. Olivia, mi madre la cual me ha enseñado el manejo adecuado de los sentimientos a pesar de las circunstancias, distinguir lo importante y necesario de lo superfluo, además la importancia de una buena amistad sin excepciones.....

A mi hommie el George, con quien hemos hecho buenas diabluras, y en esos momentos ha tenido la confianza para acercarse a su hermano.....

A mis tíos Juvenal, Manuel, Carlos, a los que considero como mis hermanos por que desde mi infancia tuve la suerte de convivir con ustedes y disfrutar el deporte.....

Y demás personas que confían en mi y me han regalado un poco de su paciencia, tiempo y amistad.

A la memoria de mi bis Librada Pérez

CONTENIDO

| | |
|--|-----------|
| Introducción..... | 3 |
| Objetivos..... | 6 |
| Materiales y Método..... | 7 |
| Capítulo 1 | |
| 1.1 Conceptos biogeográficos..... | 11 |
| 1.2 Conceptos aplicados al estudio de insectos..... | 11 |
| Capitulo 2 | |
| 2.1 Familias de efímeras..... | 19 |
| 2.2 Morfología, hábitats y distribución de <i>Isonychia</i> | 20 |
| Capitulo 3 | |
| 3.1 Patrones distribucionales en América y en la República Mexicana..... | 23 |
| Conclusión..... | 31 |
| Literatura citada..... | 33 |

INTRODUCCIÓN

Los sistemas dulceacuícolas son importantes porque abastecen de agua a todos los seres vivos, sin embargo, en el mundo solo representan menos del 0.005% de la reserva total de agua del planeta (Mauritis, 1994). Dichos sistemas se dividen en dos tipos principales: lénticos; que se caracterizan por tener poco flujo de corriente como lagos, lagunas, estancamientos y lóticos, como ríos y arroyos donde el flujo es constante (Margalef, 1983). Dentro de estos ambientes se sitúan una gran variedad de organismos, siendo los insectos los invertebrados mejor representados; existen algunos que se desarrollan al menos durante una etapa de su vida en medios acuáticos (Howell, 1978). Se sabe que por lo menos 13 órdenes necesitan agua para completar su ciclo de vida, dentro de los que se hallan los colémbolos, efemerópteros, odonatos, ortópteros, plecópteros, hemípteros, megalópteros, tricópteros, lepidópteros, neurópteros, coleópteros, himenópteros y dípteros (McCafferty, 1981).

Los efemerópteros también conocidos como moscas de mayo, son insectos paleópteros, hemimetábolos de cuerpo blando y alargado cuyo tamaño varía de 10 mm a 3 cm. Los fósiles más antiguos datan del Pérmico, así mismo, se han encontrado náyades del Jurásico muy parecidas a las actuales. Estos organismos tienen dos etapas principales durante su ciclo de vida: las náyades que se desarrolla en medios acuáticos y el imago o adulto que está adaptado a los ambientes terrestres o aéreos y se encargan de la reproducción y ovipostura (McCafferty, 1968).

Los adultos presentan hábitos terrestres, tienen dos pares de alas membranosas y reticuladas en el mesotórax y el metatórax respectivamente (Fig. 1), aunque en algunos géneros el par metatorácico está atrofiado; los apéndices son locomotores y perchadores siendo el primer par de mayor tamaño. La cabeza porta antenas setáceas poco visibles, aparato bucal vestigial y ojos compuestos desarrollados, en el último metámero abdominal muestran un par de cercos y en muchas especies un filamento terminal medio (Ross, 1982). Los machos vuelan en enjambres sobre los cuerpos de agua con el propósito de atraer a la hembra y poder lograr el apareamiento, el macho por lo general muere inmediatamente después de la cópula, la hembra lo hace enseguida de la oviposición, de aquí el nombre de estos organismos, por la brevedad de su vida adulta (Britain, 1982).

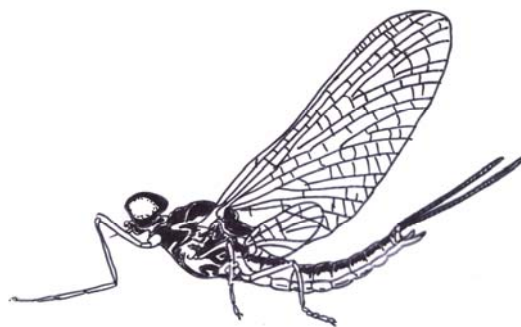


Fig. 1 Efemeróptero adulto (tomado de McCafferty, 1981).

Las náyades solo crecen en medios acuáticos, tienen cuerpo alargado, ya sea cilíndrico o aplanado, su tamaño va de 3 a 25 mm de longitud y tienen sus tagmata bien definidos (Fig. 2a). La cabeza lleva ojos compuestos y tres ocelos; sus antenas son filiformes y el tipo de aparato bucal es masticador. El abdomen está formado por diez metámeros y se caracteriza por tener una

serie de traqueobranquias variables en tamaño y forma, generalmente se encuentran en éste, aunque en ocasiones, se localizan en la base de las coxas como en algunas especies del género *Camelobaetidius*, o bien dispuestas en las maxilas como algunos géneros de la familia Oligoneuridae; presentan un par de cercos en el extremo distal y un filamento medio terminal (Domínguez, 1992).

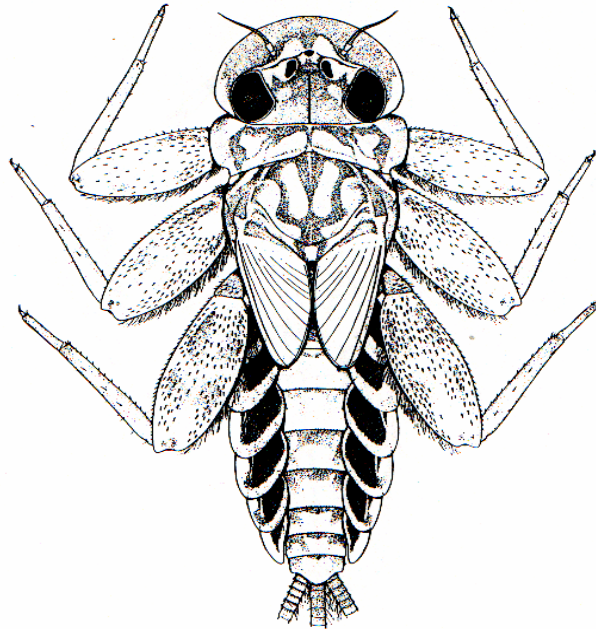


Fig. 2a Náyade de efemeróptero (tomado de McCafferty, 1981).

Las náyades viven en una gran variedad de microhábitats acuáticos; bajo rocas, hojarasca, vegetación o enterradas en el sustrato arenoso o limoso. Una vez que han completado su desarrollo, nadan hacia la superficie del agua sujetándose de algún soporte y emergiendo así la forma alada que puede volar pero aún no es madura sexualmente, a esta fase se le conoce como subimago y se caracteriza por ser ligeramente oscuro y presentar pubescencia, vive uno o dos días después de emerger y posteriormente muda una vez más, de esta forma llega a la etapa adulta, la cual tiene como función principal la reproducción (Usinger, 1956).

Los efemerópteros tienen una amplia distribución mundial, registrándose hasta 1996 unas 2,500 especies de las cuales el 20% se reportan como náyades (McCafferty y Lugo Ortiz, 1996). El estudio de estos organismos representa cada día más importancia en las investigaciones ecológicas, debido al papel que desempeñan en los sistemas acuáticos; por un lado establecen un eslabón primario en la cadena trófica y por el otro degradan y reciclan materia orgánica del sustrato, contribuyendo de manera esencial en la autopurificación de sistemas dulceacuícolas. Factores como la temperatura, tipo de sustrato, velocidad de corriente y disponibilidad de alimento determinan su abundancia y distribución, la diversidad de efemerópteros por lo general esta asociada a la vegetación acuática que los protege, ya que además funciona como una trampa de materia orgánica, de la cual estos organismos se proveen de la mayor parte de su alimento (Britain, 1982).

Por otra parte la disposición de especies de insectos y plantas en la naturaleza representa un desafío para aquellos interesados en comprender los factores determinantes de la biodiversidad a

escala continental. En la práctica, el análisis se ve complicado porque los datos de distribución geográfica para muchos de los taxones refleja un nivel de incertidumbre mucho más alto que en el caso de las aves y los mamíferos. Como el número de especies de insectos y plantas es muy alto, comparado con el número de mamíferos o aves, se hace difícil elaborar bases de datos específicos para extraer generalizaciones sobre las reglas que gobiernan la diversidad. Por este motivo, los estudios generalmente están limitados a grupos más restringidos de especies cuya distribución geográfica y características ecológicas son mejor estudiadas. Así, el conocimiento de los patrones biogeográficos de estos grupos avanza más lentamente, en la medida en que distintos autores son capaces de elaborar bases de datos referentes a la diversidad de algunos taxones focales para los cuales se cuenta con información adecuada (Llorente y Morrone, 2003).

Estudios en biodiversidad han tomado importancia y fuerza en los últimos cinco lustros, desde que se acuñó el neologismo a partir del término diversidad biológica y que con tanto éxito difundió el naturalista Edward O. Wilson. El estudio de la distribución de los seres vivos y sus cambios a través del tiempo y a distintas escalas ha promovido la creación y el desarrollo de teorías, conceptos, métodos y aplicaciones en biogeografía, particularmente en Latinoamérica (Llorente y Morrone, *op. cit.*).

La distribución de entidades ecológicas o taxonómicas en el espacio geográfico es fundamental (Fig. 2b), porque en ella se sintetizan las más variadas expresiones evolutivas, ya sean vistas en linajes de genes, poblaciones, especies, grupos naturales supraespecíficos, e incluso biotas cuyos elementos han pasado por los mismos sucesos históricos que han influido en los seres vivos y los han moldeado (Llorente y Morrone, *op. cit.*).

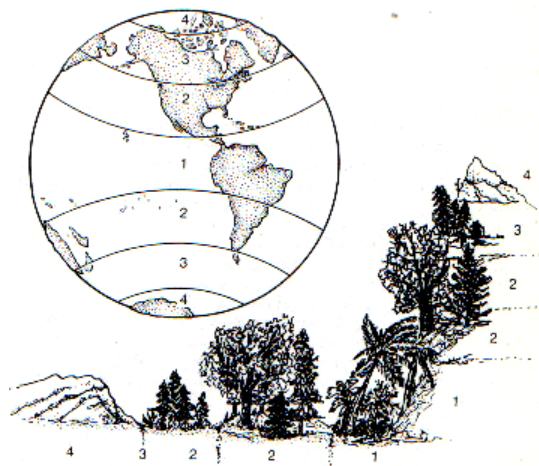


Fig. 2b Dibujo representativo de la correspondencia de las zonas biológicas: 1) Zona tropical, 2) Zona templada, 3) Zona alpina, 4) Zona polar (Ville, 1981).

Entonces la biodiversidad, bioconservación y biogeografía constituyen una tríada íntimamente unida, cuya relevancia aborda intereses académicos o culturales y sociales en distintas dimensiones éticas, económicas o políticas. En esta relación, la búsqueda, el reconocimiento, análisis y comparación de patrones biogeográficos es uno de los aspectos nucleares, por ello la trascendencia del estudio de la biogeografía de nuestra época (Llorente y Morrone, *op. cit.*).

OBJETIVOS

Objetivo General

- Diferenciar los patrones distribucionales del género *Isonychia* (Ephemeroptera: Insecta), en la República Mexicana.

Objetivos particulares

- Recopilar información actualizada del género *Isonychia* en América.
- Recopilar información actualizada del género *Isonychia* en México.
- Realizar inferencias sobre el patrón distribucional del género.

MATERIALES Y METODO

Se recopiló información sobre el género *Isonychia*, realizando una investigación bibliográfica, revisándose artículos, libros, revistas científicas y consulta en red sobre el género *Isonychia*.

Con base en la información disponible para este taxón que habita en México, se efectuó un análisis panbiogeográfico preliminar para el país, con la finalidad de reconocer las relaciones que guarda con otras áreas del Continente Americano, así como ilustrar la distribución de esta familia en la República Mexicana.

Método panbiogeográfico

El método propuesto originalmente por Croizat (1958, 1964) consiste simplemente en delinear en mapas los trazos individuales de distintos taxones y luego superponerlos con el fin de determinar trazos generalizados y comprende los siguientes pasos:

1) Marcar en mapas las localidades de distribución de diferentes grupos monofiléticos (Morrone, 2004), (Fig. 3).

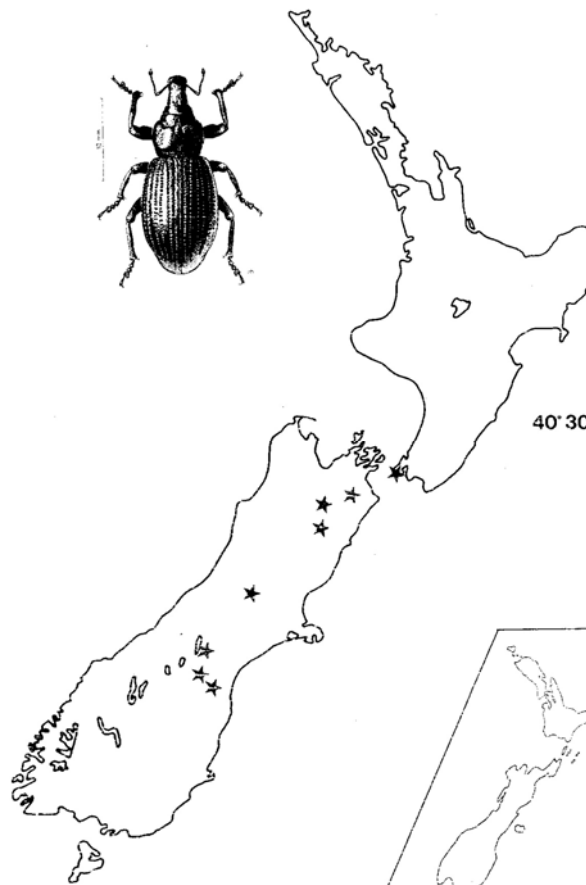


Fig.3 Localidades de distribución de *Lyperobius huttoni* (Tomado de Llorente y Morrone 2003).

2) Unir las localidades de cada especie mediante líneas de menor distancia, que se denominan **trazos individuales** (Page, 1987; Grehan, 2001; Grehan, 1991) (Figs. 4a a 4d), los cuales pueden ser orientados con base en los criterios de línea de base, centro de masa e información filogenética (Morrone y Crisci, 1990a), (fig. 5a a 5c).

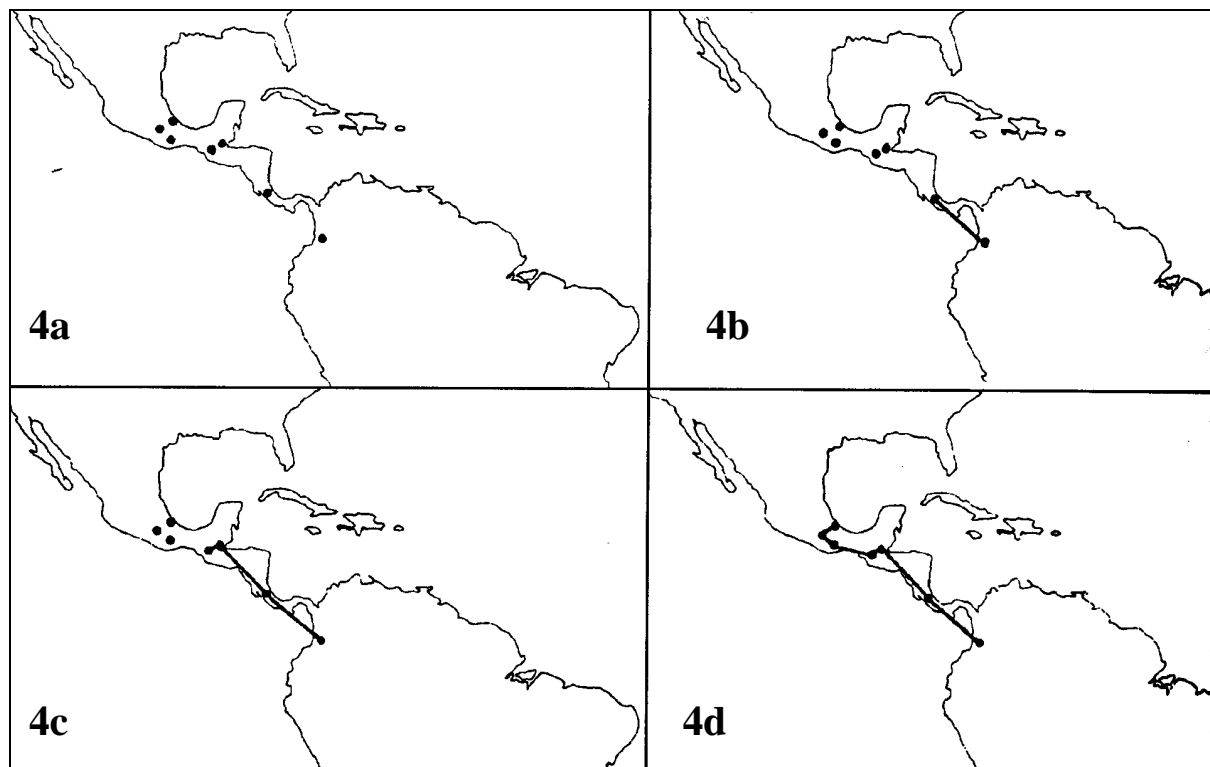


Fig. 4 Construcción del trazo individual; a, localidades de recolección (modificado de Coscarón *et al.*, 1996); b, inicio de la construcción del trazo individual; c, continuación del trazo individual; d, Trazo individual (Tomado de Llorente y Morrone 2003).

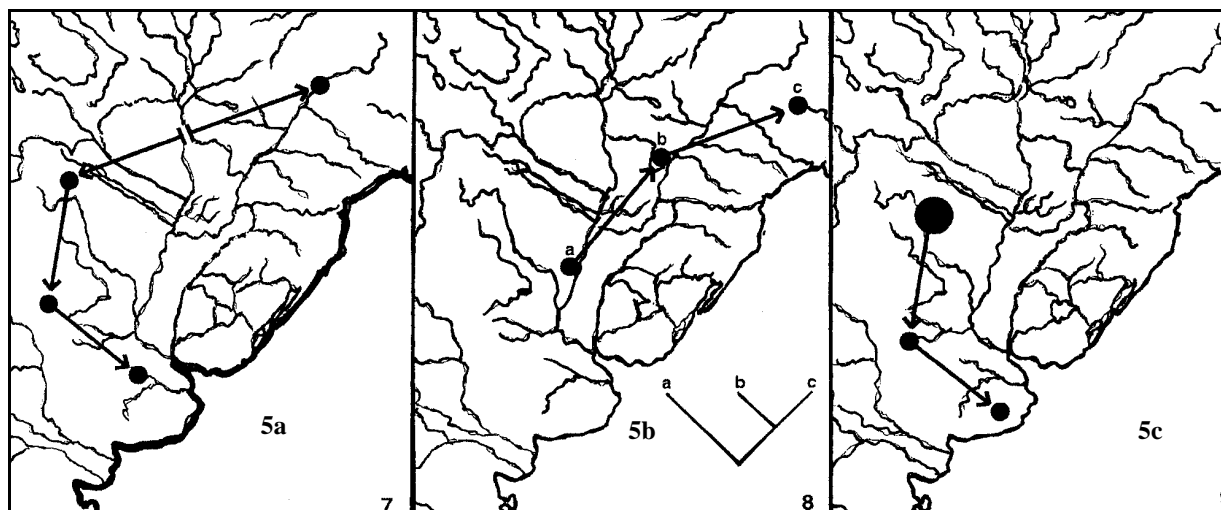


Fig. 5a a 5c. Orientación de trazos individuales: 5a, a partir de una línea de base; 5b, empleando información filogenética; 5c, a partir de un centro de masa. (Tomado de Morrone, 2004).

3) Una vez orientados los trazos individuales, se superponen y cuando varios de ellos coinciden se considera un **trazo generalizado**, que permite sostener la existencia de una biota ancestral ampliamente distribuida y fragmentada por algún evento vicariante (Craw, 1988; Morrone y Crisci, 1995), (Fig. 6a a 6d).

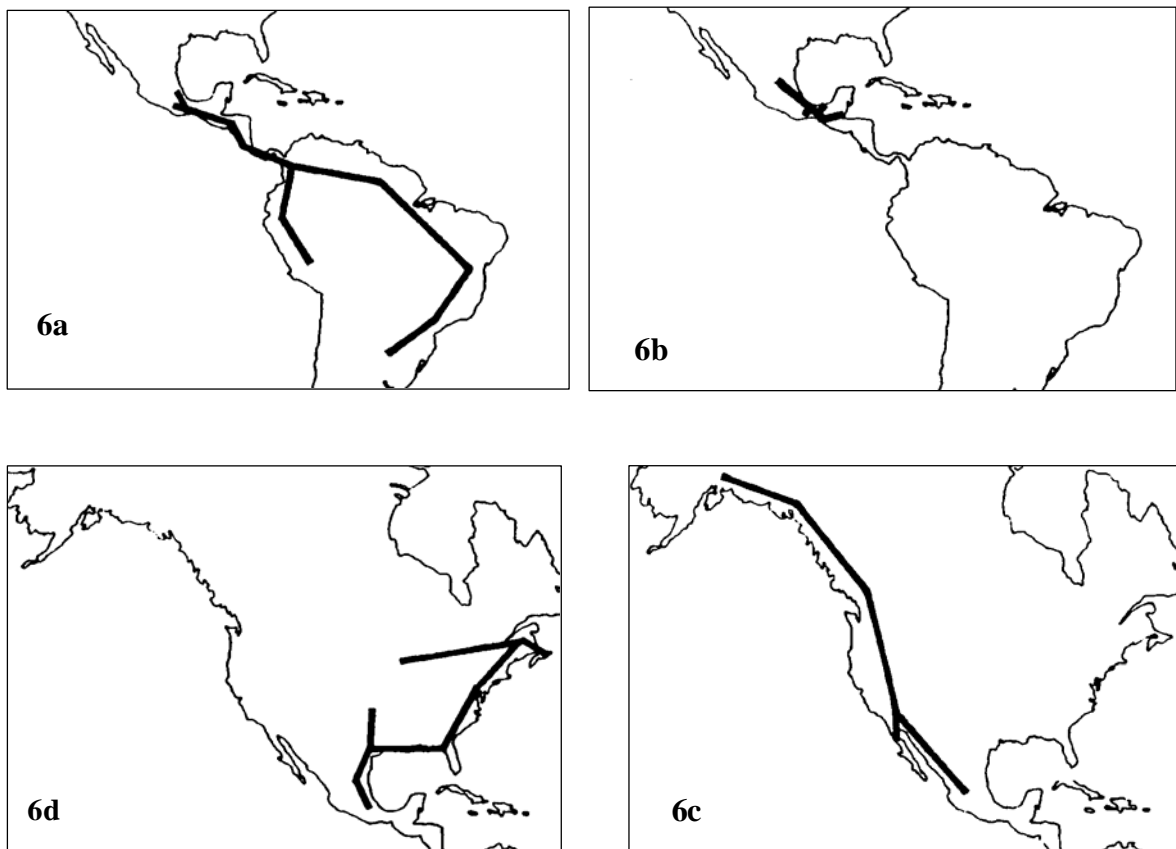


Fig. .6a a 6d trazos individuales (tomado de Contreras y Eliosa, 2003)

4) Cuando dos o más trazos generalizados se superponen en una misma localidad o área, ésta se considera compuesta, lo que implica un origen biótico múltiple, posiblemente en tiempos geológicos diferentes que se relacionan en espacio y tiempo. La superposición de dichos trazos se le conoce como **nodos**, éstos se consideran como áreas con una alta biodiversidad (Fig.7).

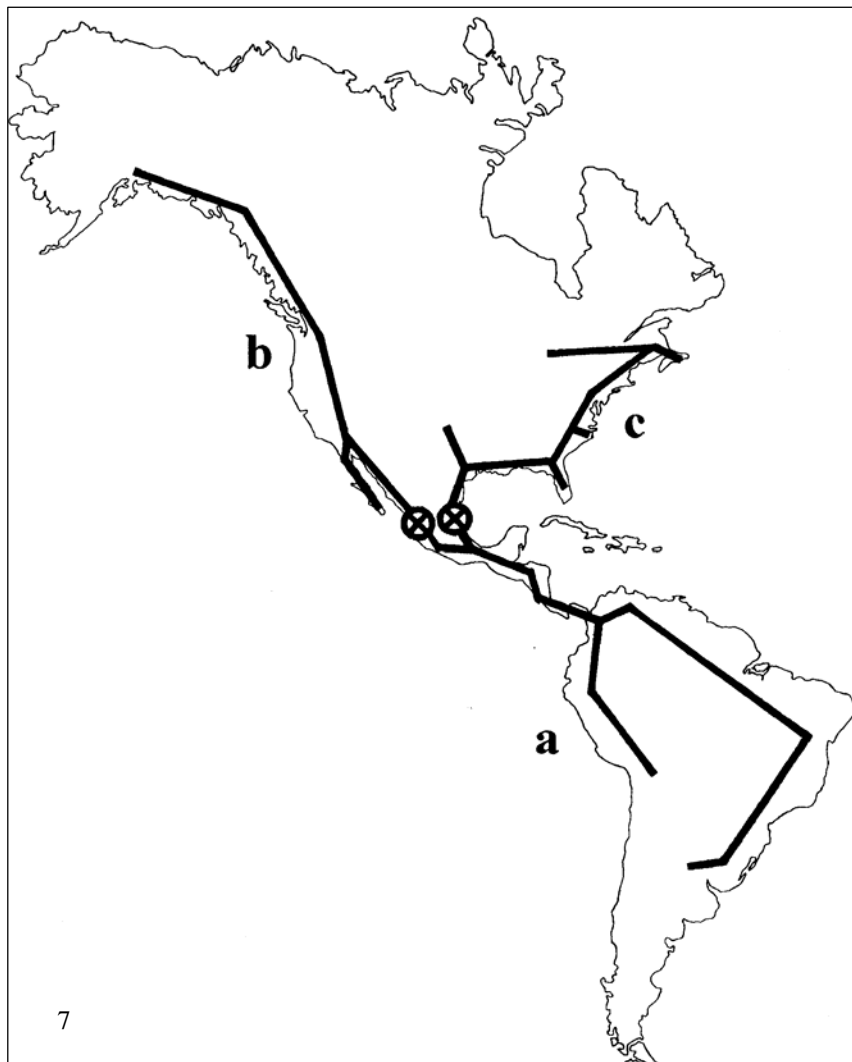


Fig. 7 Diagrama de los trazos generalizados a, b, c, y nodos ⊗; a. Trazo generalizado sudamericano; b. Trazo generalizado norteamericano occidental; c. Trazo generalizado norteamericano oriental. (Tomado de Contreras y Eliosa, 2003).

CAPITULO 1

1.1 Conceptos biogeográficos

El concepto de “centro de origen” ha influenciado a la biogeografía prácticamente desde los inicios de la civilización al presente. La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en espacio y tiempo, al reconocer patrones de distribución, proponer hipótesis acerca de los procesos que los causaron y proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta. Esta disciplina es idiosincrásica, pues pese a la existencia de numerosos libros, simposios y cursos sobre la misma, raramente hay “biogeógrafos”(Nelson 1985), lo cual se debería a que ocupa un espacio intermedio entre la geografía, la geología y la biología, siendo practicada por sistemáticos, ecólogos, paleontólogos y geógrafos, entre otros. En la actualidad, la biogeografía atraviesa por un periodo de renovación teórica y metodológica (Morrone y Crisci 1995; Andersson 1996; Vuilleumier 1999; Crisci, *et. al.* 2001).

La búsqueda de centros de origen para taxa y biotas constituyó una parte esencial del tema de investigación dominante en esta disciplina durante un período que abarcó aproximadamente un siglo, desde la publicación en 1859 de *El Origen de las Especies*, hasta la publicación en inglés del libro, *Phylogenetic Systematics* de Henning. Al cambio contribuyó la difusión de las nuevas ideas de la biogeografía de la vicarianza (Llorente y Espinosa, 1991).

Durante la historia de la biogeografía se han desarrollado varios enfoques diferentes, los que pueden clasificarse en dos grandes campos, denominados biogeografía ecológica y biogeografía histórica (evolutiva). La biogeografía ecológica generalmente analiza patrones de distribución individual o poblacional, a escalas espaciales y temporales pequeñas, mientras que la biogeografía histórica básicamente analiza patrones distribucionales de especies y taxones supraespecíficos, a escalas espaciales y temporales mayores (Morrone *et al.*,1996; Vargas, 2002).

Dentro de la biogeografía histórica contemporánea existen a saber tres enfoques para explicar la distribución de los seres vivos: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía de la vicarianza. De ellos el más antiguo es la biogeografía dispersalista, la cual se considera que se originó a partir de las ideas de Darwin y Wallace a mediados del siglo XIX (Crisci y Morrone, 1992). Este enfoque trabaja con taxones individuales, en el sentido de que son organismos los que se dispersan sobre una geografía estable.

1.2 Conceptos aplicados al estudio de insectos

Dispersalismo (Biogeografía de Darwin–Wallace)

La temática dispersionista que dominó las explicaciones en la biogeografía histórica durante el periodo wallaceano (1860 - 1970), sostuvo que las biotas son producto de sucesivas o progresivas dispersiones a través de barreras normalmente infranqueables. Según las ideas wallaceanas, existen rutas de dispersión comunes, trayectorias coincidentes de dispersión determinadas por migración a través de una geografía estable en sus principales rasgos, es decir, desplazamientos masivos de individuos de una población, o por factores extrínsecos que actúan sobre estructuras especializadas para la dispersión bajo una disposición continental y oceánica permanente. Estas fuerzas dispersoras (viento, corrientes marinas, por ejemplo), combinadas con las fuerzas limitantes o barreras distribucionales, como cordilleras, brazos de mar y desiertos, dan

homogeneidad a las regiones, según el paradigma dispersionista. Pero ¿cabe esperar bajo este mecanismo áreas de endemismo con alta diversidad y conformadas por elementos de diferentes edades y capacidades de dispersión? (Llorente y Bueno, 1989).

Para responder a esta pregunta el dispersionismo invocó eventos espectaculares de dispersión masiva a través de barreras oceánicas y otros autores conjugaron expansiones de área con sucesos geológicos totalmente improbables, como la emersión y hundimiento de puentes que conectaron ocasionalmente a los continentes, permitiendo así irrupciones explosivas de especies de un continente a otro. Habría que aclarar sin embargo, que la biogeografía estrictamente darwiniana sólo se basó en la dispersión accidental como mecanismo de conformación de patrones de distribución. Darwin fue escéptico para aceptar la idea de movimientos continentales o la existencia de puentes intercontinentales (Llorente y Bueno *op cit.*).

Así, los dos principios fundamentales del programa dispersionista fueron; a) la historia de las regiones consiste en grandes integraciones de biotas alocrónicas o reemplazamientos de una biota dominante por otra antigua, y b) por lo tanto, el origen de las especies que conforman las biotas se localizan en unos pocos, centros de origen, sí no es que en uno solo (Llorente y Bueno *op cit.*).

Wallace en 1876 basó su división del mundo en regiones biogeográficas de acuerdo al trabajo de 1858 de Sclater sobre regionalización. A diferencia de De Candolle, Wallace sólo reconoció la existencia de seis regiones biogeográficas: Neártica, Paleártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana (fig. 8). Algo similar a Darwin, los nexos entre las regiones de Wallace se fundamentaron en interrelaciones históricas producidas por diferentes medios de dispersión de los organismos (Llorente y Bueno *op cit.*). Los centros de origen y rutas de migración entre las diferentes áreas biogeográficas se localizaron y trazaron bajo la idea de que los continentes eran fijos. Esa idea fue heredada a sus seguidores en este siglo. Entonces el dispersionismo basó sus explicaciones bajo el concepto de espacio absoluto; las áreas de endemismo venían a ser contenedores que podían ser llenados por especies que procedían de otros lugares. Esta idea aún influye las explicaciones sobre la gran diversidad biológica en México (Rzedowski, 1978).

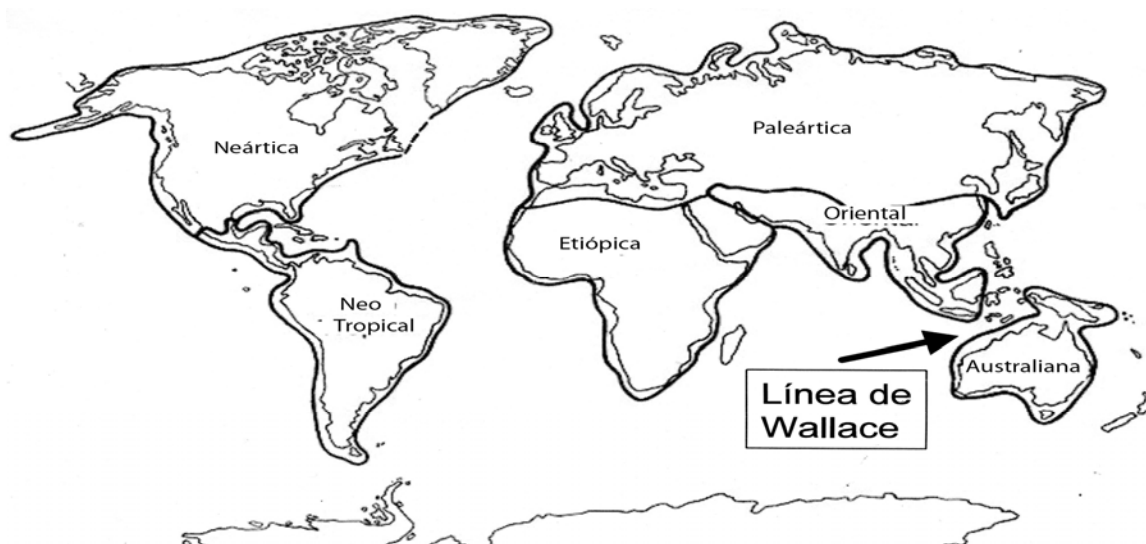


Fig. 8 Principales regiones biogeográficas desde Wallace (Tomado y modificado de Myers & Giller, 1988)

Área, Clima y Evolución.

El programa dispersionista avanzó durante este siglo con el fin de buscar centros de origen y rutas de dispersión. El hecho de que muchos taxa muestran gradientes de riqueza, uno o varios sitios de su área de distribución que presentan alta "densidad de especies" o de géneros, fue evidencia suficiente para suponer que los centros de origen eran posibles de ubicar. En general, para muchas especies de plantas y animales los sitios de mayor riqueza de especies se localizaron dentro de los trópicos (Llorente y Bueno, 1989).

Para Darwin y Wallace, los centros de origen se localizaron posiblemente en Eurasia donde se generan las especies que ocupan todas las regiones de la Tierra. ¿Por qué ahí precisamente? Ellos pensaron que se debía a la inestabilidad ambiental que impera en esas zonas (climática, de disponibilidad de alimento) y a que sus poblaciones tienen un área mayor de distribución, lo que favorecía la formación de especies o linajes dominantes (Selección Natural). Estas nuevas especies desplazarían a las más antiguas y primitivas, las cuales tenderían a migrar hacia los trópicos, donde habría mayor cantidad de recursos, por lo que la competencia sería mínima y permitiría su coexistencia con un mayor número de especies (Llorente y Bueno *op. cit.*).

De acuerdo a esta concepción, las distribuciones geográficas de las especies evolucionan en dos etapas:

1. Cuando los factores climáticos y geográficos son favorables, los organismos están en estado de "movilidad", por lo que expanden activamente su área de distribución geográfica de acuerdo con sus capacidades de dispersión, adquiriendo las especies su distribución ancestral o cosmopolitismo primitivo. Esta etapa corresponde a la etapa de dispersión (fig.9).
2. Cuando los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza. Este periodo de "inmovilidad" permite el aislamiento espacial de las poblaciones en distintos sectores del área, mediante el surgimiento de barreras geográficas y la consecuente diferenciación de nuevas especies (Llorente y Espinosa, 1991).

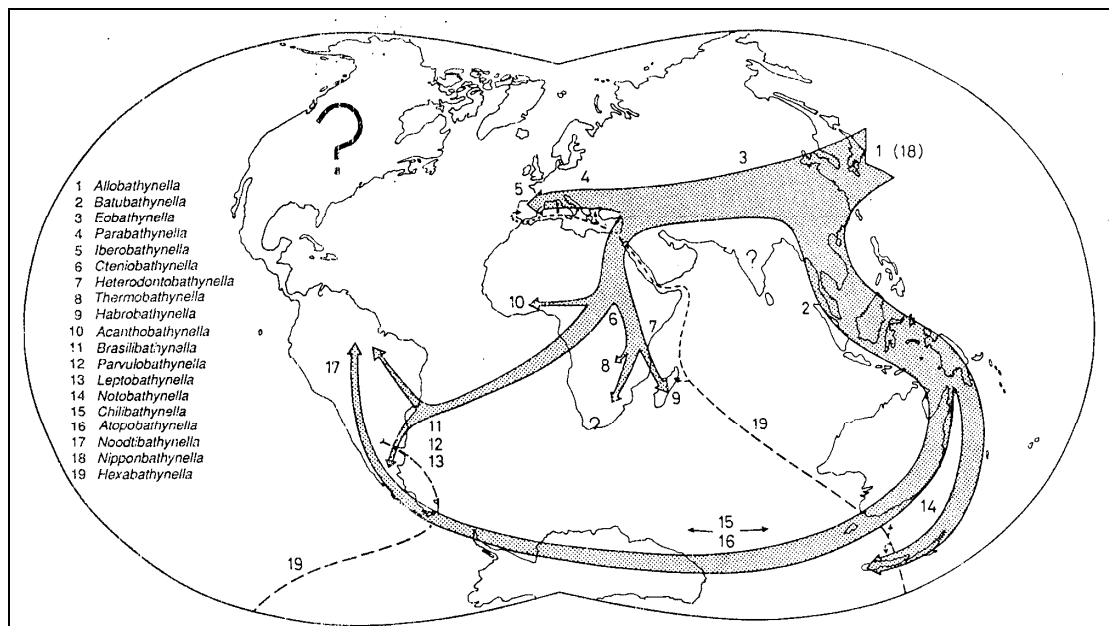


Fig. 9 Rutas de dispersión de la familia Parabathynellidae (Tomado de Myers & Giller, 1988)

Biogeografía Cladística

La sistemática filogenética de Willi Hennig. En la década de 1950 apareció una obra que generaría más tarde un programa de investigación en torno a ella. Se trata de los *Fundamentos para una Sistemática Filogenética* del entomólogo alemán Willi Hennig; planteó en su obra que el objetivo de una sistemática filogenética debe ser la construcción de un sistema de referencia que refleje principalmente, las relaciones filogenéticas de parentesco. Por parentesco filogenético, Hennig, entendió a las relaciones genealógicas que existen entre organismos o grupos de organismos. Para Hennig las relaciones de parentesco deben buscarse solamente a partir de caracteres homólogos derivados - que denominó sinapomorfías - y deben distinguirse de aquellos caracteres que no se adquieren por herencia, sino por evolución convergente o paralela (homoplasias), (en Llorente y Bueno, 1989).

Las conclusiones a que accede la sistemática filogenética de Hennig, hoy conocida como *cladista*, son fundamentalmente de ancestría común inmediata (taxa hermanos).

De manera general, el método de la biogeografía cladística busca estudiar grupos cuya monofilia sea demostrable, de acuerdo con un análisis filogenético previo, a través de un cladograma taxonómico. Es importante mencionar que se deben estudiar varios grupos con diferentes capacidades de dispersión, pues el análisis de un solo grupo es irrelevante, ya que se busca encontrar congruencia entre patrones diferentes. Después se estudian las áreas geográficas habitadas por los taxones de los grupos bajo estudio; luego se busca la congruencia entre las hipótesis filogenéticas de los grupos y las áreas geográficas que ocupan sus elementos, por medio de un cladograma general de áreas. El objetivo de la biogeografía cladística es encontrar la interrelación de áreas de endemismo habitadas por los taxones en estudio (fig. 10).



Fig.10 Análisis biogeográfico cladístico de tres taxones hipotéticos. Se incluyen las distribuciones geográficas, análisis cladísticos, los cladogramas de áreas y el cladograma general de áreas (Tomado de Morrone y Crisci, 1990b).

La estructura básica que sigue la sistemática cladista para descubrir estas relaciones (Sober, 1988), es la siguiente: “Hay objetos que poseen propiedades. Los objetos son taxa y sus propiedades son caracteres de morfología, fisiología, genética, bioquímica, etc., la meta es confirmar hipótesis acerca de las relaciones de descendencia que se obtienen de esos objetos. Las hipótesis son evaluadas por medio de la visualización de las implicaciones que tienen acerca de cómo las propiedades que tienen los objetos fueron transmitidos a ellos”.

En la sistemática cladista se supone que los taxa terminales de un cladograma obtuvieron sus estados de carácter a partir de sus ancestros, o que se originaron por mutación espontánea (novedades evolutivas). Esto no es algo que una hipótesis afirme y que sea negada por otra. La idea de la transmisión vertical de caracteres no se pone a prueba aquí, sino que simplemente se asume (Llorente y Bueno, 1989).

A mitad del siglo pasado ocurrieron tres sucesos que convergieron hacia el origen de la Biogeografía de la Vicarianza como un nuevo paradigma de la biogeografía histórica: (1) el desarrollo de la sistemática filogenética iniciada por Willi Hennig, (2) el difícil desarrollo de la teoría de la tectónica de placas hasta su aceptación plena en la década de 1970, y (3) el papel de crítico duro que jugó León Croizat para el dispersionismo así como sus proposiciones conceptuales y metodológicas (Llorente y Bueno *op. cit.*).

La biogeografía de la vicarianza parte de dos principios: (1) la congruencia observada entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de los miembros de dos o más grupos monofiléticos es una evidencia para hipotetizar que comparten una historia común; y (2) la congruencia entre patrones filogenéticos y biogeográficos de taxones distintos implica como causa más probable una historia común (Wiley, 1988)

Con la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas, dejó de ser una desmesura imaginar grandes masas terrestres transportando biotas enteras por millares de kilómetros a lo largo de eras y períodos geológicos. La vicarianza afirma que las razas y especies surgen como resultado de episodios de vicariación, es decir, de la subdivisión de poblaciones originalmente continuas por causa del surgimiento de una barrera, y no como resultado de episodios aislados de dispersión (Croizat, *et al.*, 1974; Nelson & Platnick, 1981). Dicho de otra forma, la vicarianza sostiene que la causa de la especiación alopátrida son fundamentalmente los cambios geológicos, más que la migración.

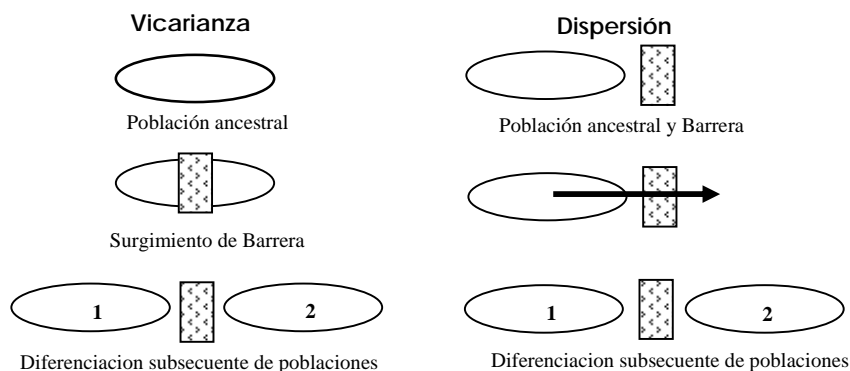


Fig.11 Vicarianza: fenómeno por el cual el surgimiento de una barrera divide a una población o una biota en dos o más fragmentos, permitiendo que con el paso del tiempo cada uno evolucione aisladamente (Izquierda). Dispersión: dispersiones a través de barreras (Derecha), (Tomado de Nelson & Platnick, 1981).

Panbiogeografía

La panbiogeografía es un intento por reintroducir y enfatizar la importancia de las dimensiones geográficas y espaciales de la diversidad de los seres vivos, para el entendimiento de los procesos y patrones evolutivos (Craw *et al.*, 1999). Este enfoque propone que existe una estrecha relación entre la historia de la biota y de la Tierra. Así mismo, destaca el papel que juega el conocimiento de los procesos pasados para entender la perspectiva del presente (Espinosa y Llorente, 1993). Por lo tanto, los estudios panbiogeográficos están apoyados por la historia geológica, y muchas veces corroboran el conocimiento existente o ayudan a postular nuevas hipótesis sobre la formación de los continentes (Craw, 1984).

La panbiogeografía aporta nuevas síntesis y explicaciones biogeográficas a escala local, regional y global, las cuales no se oponen a las explicaciones pasadas, sino más bien se suman y complementan (Craw, 1989). Aunque la base teórica de la biogeografía de la vicarianza y de la panbiogeografía es semejante, hay ciertas diferencias, quizás el punto medular sea la concepción de los panbiogeógrafos del espacio como un componente inseparable de la individualidad de la especie (Espinosa y Llorente, *op. cit.*) y considerar la capacidad de dispersión de los grupos como un aspecto secundario (Craw, 1989).

El enfoque panbiogeográfico establece que cuando los factores climáticos y geográficos son favorables las especies se encuentran en un estado de movilidad por lo que su área de distribución se expande activamente. Si los organismos han ocupado todo el espacio geográfico o ecológico disponible, su distribución se estabiliza (Morrone y Crisci, 1990a; Espinosa y Llorente, *op. cit.*). La panbiogeografía no pretende resolver los dilemas dispersalistas y vicariancistas, pero ofrece un método de análisis para comparar los patrones de distribución geográfica. Para ello resume diferentes puntos:

- Los patrones de distribución constituyen una base empírica para el análisis biogeográfico.
- Los patrones de distribución proveen información acerca de cómo y dónde y cuándo las plantas y animales evolucionan.
- Los componentes espacial y temporal de esta distribución pueden ser representados gráficamente.
- Se pueden derivar hipótesis verificables de la evolución, la relación de las distribuciones y la historia de la Tierra, a partir de las correlaciones geográficas entre las formas de distribución y las formaciones geomorfológicas (Craw *et al.*, 1999).

La panbiogeografía asimismo, constituye una aproximación metodológica para explicar los procesos históricos, que consiste en dibujar las distribuciones puntuales de plantas y animales en mapas y conectar sus áreas de distribución disyunta con líneas conocidas como trazos individuales, y buscar coincidencias entre trazos individuales para construir trazos generalizados (Morrone y Crisci, 1990a).

La panbiogeografía está sustentada por cinco conceptos básicos: trazo individual, trazo generalizado, nodo, línea de base y centro de masa. El concepto fundamental es el **trazo individual** éste representa las coordenadas del taxón en el espacio, es decir el sector del espacio en el cual la evolución de ese taxón tiene lugar (fig. 12).

Para determinar la dirección del trazo individual, es decir orientarlo, se propone una hipótesis sobre una *línea de base* (“base line”), de acuerdo con los rasgos tectónicos mayores que el trazo atraviesa, tal como una plataforma oceánica (Craw, 1983, 1988; Craw & Page, 1988), (Fig. 11-12).

Una tercera forma de orientar un trazo individual es a partir de un *centro de masa* que es el centro de mayor diversidad del taxón considerado (Heads, 1987; Craw, 1988; Craw & Heads, 1988; Grehan & Henderson, 1988).

La coincidencia de varios trazos individuales determina un *trazo generalizado* Grehan (1988) lo califica como una homología geográfica, representa una biota ancestral, fragmentada por eventos físicos o geológicos (Fig. 13).

Las localidades o áreas particularmente complejas, en donde dos o más trazos generalizados se superponen, se denominan *nodos* (Craw, 1982, 1983, 1988; Page, 1987). Los nodos representan fragmentos de mundos bióticos y geológicos ancestrales diferentes que se relacionan en espacio-tiempo, como respuesta a algún cambio tectónico, como por ejemplo, la colisión de dos masas continentales para formar un área compuesta.

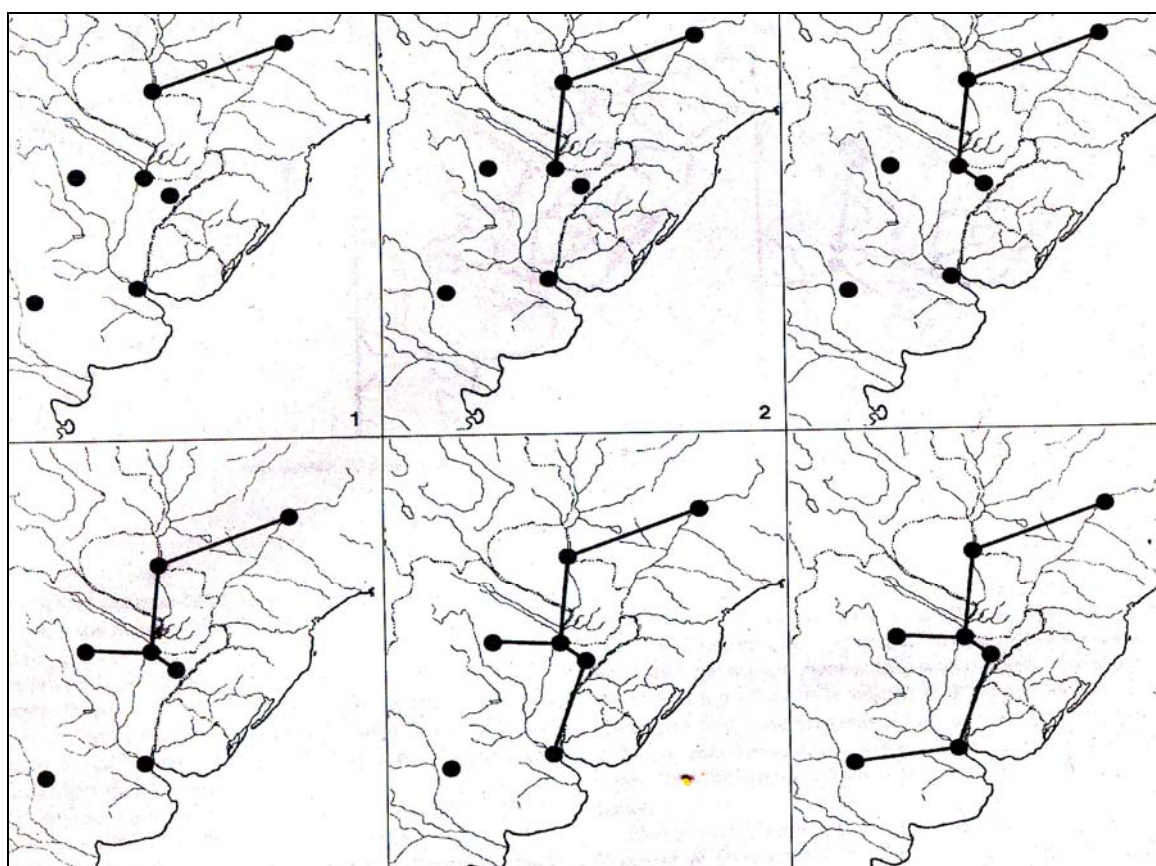


Fig. 12 Obtención de un trazo individual, uniendo entre si las localidades de distribución de una especie, de modo que cada una se conecte con la más cercana. (Tomado de Morrone, 2004).

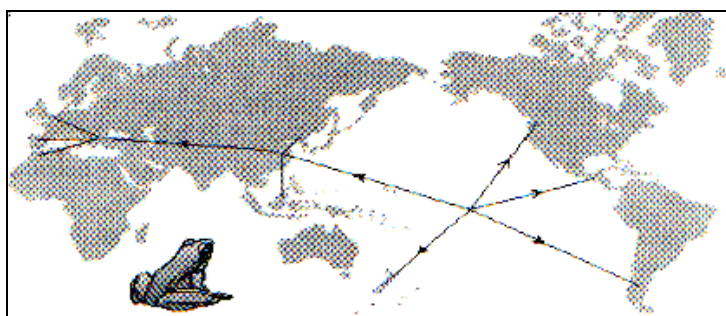


Fig. 13 Trazo individual de *Letopelma* y taxas afines (amphibia). (Tomado de Morrone y Crisci, 1990b).

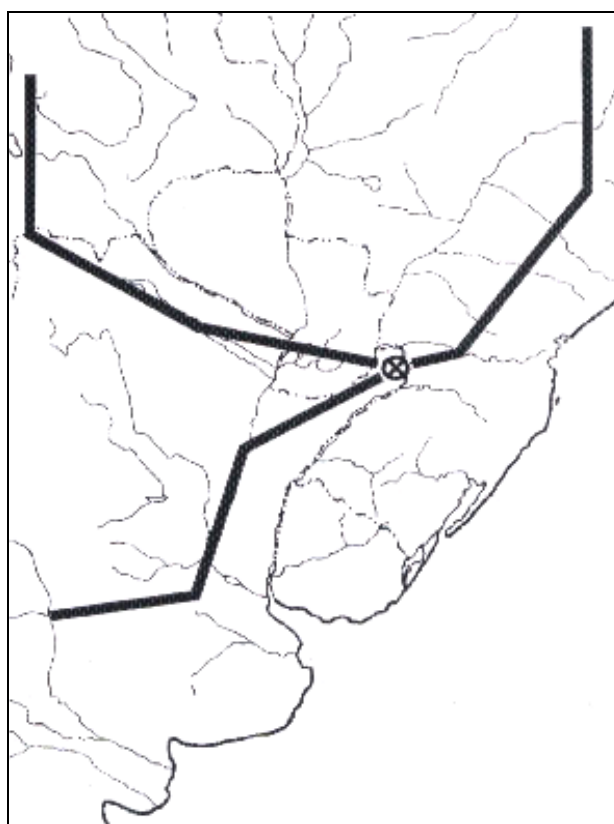


Fig.14 Tres trazos generalizados que se superponen en un nodo (Tomado de Morrone, 2004).

Si bien la panbiogeografía ha sido incluida dentro del enfoque cladista y vicariancista (Nelson y Platnick, 1981), los panbiógrafos neocelandeses actuales se han preocupado de deslindarla como un enfoque autónomo. Craw *et al.*, (1999) reivindican a la panbiogeografía como un intento por reintroducir y dar énfasis a la dimensión geográfica o espacial dentro de la diversidad orgánica, para entender los procesos y patrones evolutivos. Bajo esta premisa, su meta es recuperar la importancia de los lugares y las localidades como sujetos directos de análisis en la indagación biogeográfica. Así la panbiogeografía sostiene que el análisis espacial de las localidades resulta central para entender los procesos y patrones del cambio orgánico, pues no existe ningún proceso evolutivo que no se relacione de forma esencial con el lugar y tiempo particular en que ocurre.

CAPITULO 2

2.1 Familias de efímeras

Clasificación de efímeras de Norteamérica; incluye nombres recientes que se aplican a las familias (Cuadro 1).

| |
|-------------------------------|
| Clase Insecta |
| Orden Ephemeroptera |
| Suborden Carapacea |
| • Familia Baetiscidae |
| Suborden Furcatergalia |
| Infraorden Lanceolata |
| • Familia Leptophlebiidae |
| • Familia Behningiidae |
| Superfamilia Potamanthoidea |
| • Familia Potamanthidae |
| Superfamilia Euthyplocioidea |
| • Familia Euthyplociidae |
| Superfamilia Ephemeroidea |
| • Familia Ephemeridae |
| • Familia Palingeniidae |
| • Familia Polymitarcyidae |
| Superfamilia Caenoidea |
| • Familia Neoephemeridae |
| • Familia Caenidae |
| Superfamilia Ephemerelloidea |
| • Familia Ephemerellidae |
| • Familia Leptohiphidae |
| Suborden Pisciforma |
| • Familia Acanthametropodidae |
| • Familia Ameletidae |
| • Familia Ametropodidae |
| • Familia Baetidae |
| • Familia Metretopodidae |
| • Familia Siphonuridae |
| Suborden Setisura |
| • Familia Isonychiidae |
| • Familia Oligoneuriidae |
| • Familia Pseudironidae |
| • Familia Arthropleidae |
| • Familia Heptageniidae |

Cuadro 1. Sistema de clasificación de efímeras (Tomado de McCafferty, 1991).

2.2 Morfología, hábitats y distribución de *Isonychia*

Para la familia Isonychiidae solo hay un género; las náyades y los adultos son un alimento esencial para los peces, especialmente para las truchas, existen estudios que así lo demuestran (Leonard & Leonard 1962), McCafferty (1981); estos autores también comentaron e ilustraron el papel que desempeñan estos organismos.

Pocos estudios comprenden la biología y la ecología de *Isonychia* en etapa inmadura o como adultos. Algunos trabajos realizados al respecto son los de Leonard & Leonard *op. cit.*, Edmunds (1975). El género *Isonychia* originalmente fue establecido por Eaton en 1871 para incluir las nuevas especies *I. manca* e *I. ignota*, así como especies Paleárticas, después en 1881 propuso un nuevo nombre *Chirotonetes* reemplazando el nombre de *Isonychia*. Mc Dunnough (1923) corrigió la interpretación de Eaton y restauró el nombre de *Isonychia* (Kondratieff & Voshell, 1983).

Numerosos investigadores describieron especies de *Isonychia* en Norteamérica [Say (1839), Walker (1853), Walsh (1862), Eaton (1871,1885), McDunnough (1931), Needham (1932), Traver (1932, 1934), Berner (1948) y Burks (1953)] Traver fue el más prolífico, describiendo 16 de las 25 especies conocidas en Norteamérica}; En 1931 McDunnough revisó los géneros de efímeras para Norteamérica, describió dos nuevas especies y una nueva subespecie, dando por vez primera las claves taxonómicas de las especies conocidas en Norteamérica. Kondratieff y Voshell (1983) dividieron formalmente a *Isonychia* en dos subgéneros, basados en el estudio de características morfológicas de náyades así como de adultos (en Kondratieff & Voshell, *op. cit.*).

Isonychia ha tenido una historia interesante en cuanto a la clasificación de la familia, se le ha considerado que comparte similitudes con Heptageniidae y Baetidae. Por ello se le ha incluido en la familia de Baetidae, y Siphonuridae.

Burks (1953) estableció la subfamilia Isonychiidae dentro de la familia Siphonuridae para incluir la enigmática *Isonychia*. McCafferty y Edmunds (1979), introdujeron esta clasificación basándose en los registros sobre efímeras existentes en el mundo, e incluyeron a *Isonychia* en la subfamilia Isonychiidae dentro de la familia Oligoneuriidae. Rick (1973) introdujo esta clasificación por primera vez. McCafferty y Edmunds realizaron esta clasificación, basándose principalmente en los caracteres de las náyades: las que poseen doble hilera de sedas filamentosas en fémur y tibia sobre el protórax, traqueobranquias en la maxila, carece de un sistema traqueal con ramificaciones en la parte ventral cefálica y gran cantidad de sedas en la maxila y el labro (Kondratieff & Voshell, *op. cit.*), (Fig. 15).

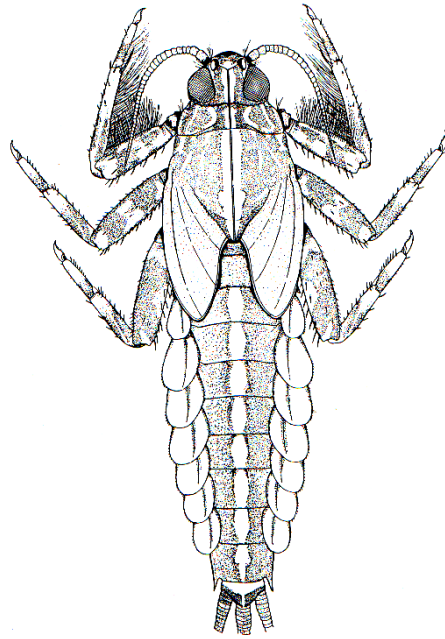


Fig.15 *Isonychia sicca manca*, náyade madura, vista dorsal (Tomado de Allen & Cohen, 1977)

Edmunds (1975) elaboró una hipótesis sobre un linaje de los siflonúridos los cuales se supone poseen etapas similares a las efímeras ancestrales, un ancestro como *Isonychia* derivó a Oligoneuriidae y supuso que éste evolucionó en Gondwana antes del Cretácico, después se extendió a regiones templadas de Laurasia. Registros fósiles del Oligoceno aparentemente así lo demuestran (Lewis, 1974). Actualmente el género *Isonychia* se ubica en la región Holártica con pocas especies Orientales y algunas otras en la región Neotropical. La distribución de *Isonychia* en la zona Holártica es muy antigua comparada con otros taxa de efímeras y tal vez la distribución hacia el Sur de los continentes se llevó en Laurasia.

Caracteres morfológicos de *Isonychia*

Isonychia Eaton

Imago: tamaño 8-18 mm, alas 8-17 mm de envergadura alar

Cabeza: ojos compuestos, remanencias de traqueobranquias

Tórax: en los apéndices protorácicos puede presentar varios tonos de café, los apéndices meso y metatorácicos de color blanquizco o amarillento

Abdomen: con diez metámeros

Imago hembra: tamaño del cuerpo 9-19 mm, alas 9-18 mm. Similitud con el macho en apariencia y estructura. Ojos compuestos pequeños.

Náyade madura: tamaño del cuerpo 8-22 mm

Cabeza: Hipognata; en la parte frontal media está la carina, debajo de ésta los ocelos; antenas 2 a 3 veces más largas que la cabeza, debajo están los ojos, las maxilas con dos palpos segmentados, traqueobranquias en las maxilas.

Tórax: apéndices con espinas.

Abdomen: traqueobranquias en los metámeros 1 a 7.

La familia Isonychiidae incluye solo un género, *Isonychia*. En Norteamérica y Centroamérica se han descrito cuatro grupos de especies: bicolor con cuatro especies (*I. bicolor*, *I. rufa*

McDunnough, *I. tusculanensis* Berner, *I. velma* Needham), arida con un solo representante (*I. arida* (Say), *sicca* contiene cinco especies (*I. bernerii*, *I. campestris*, *I. edmundsi*, *I. intermedia* (Eaton), *I. sicca*), y diversa con una sola especie (*I. diversa* Traver). (Kondratieff & Voshell, 1983).

Imago (macho)

Presentan distintas tonalidades (rojo oscuro, rojo pálido, guinda, rojo, rojo brillante y rosáceo). Las coloraciones pueden variar geográfica y ecológicamente por lo tanto esto no se usa para determinación de la especie. En el subgénero *Prionoides*, hay dos patrones de color: 1) el anaranjado hasta llegar a café. 2) un café terroso con manchas amarillentas en la región anterolateral, este color solo se encuentra en *I. sayi*. La coloración de los apéndices en algunos casos es un apoyo para la identificación tal es el caso de *I. arida*. La pigmentación de las membranas es un carácter útil para separar ciertas especies de *Isonychia*. Los órganos genitales de los machos, particularmente los penes, son útiles para diferenciar las especies en *I. bicolor*, el tamaño y la forma están con relación al tamaño del organismo y la ubicación geográfica (Kondratieff & Voshell *op. cit.*).

Imago (hembra)

Las hembras generalmente tienen pocos caracteres que son útiles para diferenciar las especies. Básicamente cuentan con dos proyecciones en la placa subanal. En el subgénero *Prionoides* el margen posterior es un poco profundo en su alrededor.

La intensidad del color abdominal depende de la ausencia o presencia de huevecillos amarillentos, en algunos casos estos huevecillos son útiles para realizar la caracterización de las especies, la forma de los huevos en el género *Isonychia* son esféricos no se observan los polos; en el subgénero *Prionoides* son ovalados. (Kondratieff & Voshell, *op. cit.*)

Náyade

Las náyades son muy similares en sus estructuras y existen pocos caracteres para su diferenciación. Las partes que constituyen la boca esencialmente no varían entre estas especies; cabeza, tórax y abdomen tienen mucha similitud; el tergo y externa son estructuras similares lo que varía es su posición y con algunas espinas, sedas y serraciones marginales. Los filamentos caudales, son muy similares en estas especies. La estructura de algunos apéndices son características particulares de alguna especie el número y posición de las espinas, el grosor son otros caracteres, generalmente *Isonychia sicca sicca* tiene pocas espinas comparado con *Prionoides*. La disposición y características de los diferentes tipos de traqueobranquias son usadas para la identificación, hay dos formas de traqueobranquias en las coxas, en el caso de *Prionoides* se aprecian las traqueobranquias como un único filamento, en todos los demás casos de *Isonychia* se observan éstas como filamentos multibranquiales. La superficie de las traqueobranquias separa las especies de *I. sicca*, *I. bicolor*, *I. arida*. En *Isonychia sicca* la parte distal se encuentra esclerotizada, el margen anterior con tres o más hileras de espinas, la parte media con una hilera distintiva de espinas, en lo que respecta a *I. bicolor* e *I. arida* poseen dos o menos hileras de espinas y en la parte media no se distingue ninguna hilera de espinas (Kondratieff & Voshell, *op. cit.*).

CAPITULO 3

3.1 Patrones distribucionales en América y México

En América los registros de recolección de *Isonychia* son escasos generando un retraso en este sentido debido a complicaciones para clasificar a *Isonychia*, que en etapas de náyades son muy parecidas a otros géneros de efímeras, por ende la familia Isonychiidae ha sufrido constantemente cambio de Familia, cambio de nombre, hasta que a finales de la década de 1970 se optó por ubicarlo en su propia familia Isonychiidae, por contar con caracteres distintivos del resto de las efímeras. Esto ha influido notablemente, ya que la información taxonómica de esta familia es relativamente nueva (Cuadro 2).

Familia Isonychiidae

- *Isonychia arida* (Say), 1839 [USA:NE,SE]
 - *Baetis arida* Say, 1839 (orig.)
 - *Isonychia pictipes* Traver, 1934 (sin.)
- *Isonychia beneri* Kondratieff & Voshell, 1984 [USA:SE]
- *Isonychia bicolor* (Walker), 1853 [CAN:NE;USA:NE,SE]
 - *Chirotonetes albomanicatus* Needham, 1905 (sin.)
 - *Isonychia albomanicata* (Needham), 1905 (sin.)
 - *Isonychia christina* Traver, 1934 (sin.)
 - *Isonychia circe* Traver, 1934 (sin.)
 - *Isonychia fattigi* Traver, 1934 (sin.)
 - *Isonychia harperi* Traver, 1934 (sin.)
 - *Isonychia matilda* Traver, 1934 (sin.)
 - *Isonychia pacoleta* Traver, 1932 (sin.)
 - *Isonychia sadleri* Traver, 1934 (sin.)
 - *Palíngenia bicolor* Walker, 1853 (orig.)
 - *Siphilurus bicolor* (Walker), 1853(comb.)
- *Isonychia campestris* McDunnough, 1931 [CAN:NE,NW;USA:NW]
 - *Isonychia sicca campestris* McDunnough, 1931 (orig.)
- *Isonychia diversa* Traver, 1934 [USA:SE] (recently extinct)
- *Isonychia georgiae* McDunnough, 1931 [USA:SE]
 - *Isonychia annulata* Traver, 1932 (sin.)
 - *Isonychia notata* Traver, 1932 (sin.)
 - *Isonychia thalia* Traver, 1934 (sin.)
- *Isonychia hoffmani* Kondratieff & Voshell, 1984 [USA:SE]
- *Isonychia intermedia* (Eaton), 1885 [MEX:SW;USA:SW]
 - *Chirotonetes intermedius* Eaton, 1885 (orig.-)
- *Isonychia obscura* Traver, 1932 [USA;NE,SE]
- *Isonychia rufa* McDunnough, 1931 [CAN:NE;USA:NE,NW,SE]
- *Isonychia sayi* Burks, 1953 [USA:NE,SE]
- *Isonychia serrata* Traver, 1932 [USA:SE]
- *Isonychia sicca* (Walsh), 1862 [CAN:NE;MEX:FS,SW;USA:NE,SE,SW]
 - *Baetis sicca* Walsh, 1862 (orig.)
 - *Chirotonetes mancus* (Eaton), 1871 (sin.)
 - *Chirotonetes siccus* (Walsh), 1862 (comb.)
 - *Isonychia edmundsi* Kondratieff & Voshell, 1984 (sin.)

Cuadro 2. Registros de la familia Isonychiidae en Estados Unidos, sin = sinónimo (Tomado de McCafferty,

- *Isonychia manca* Eaton, 1871 (sin.)
- *Isonychia sicca manca* Eaton, 1871 (sin.)
- *Isonychia sicca sicca* (Walsh), 1862 (stat.)
- *Siphylurus siccus* (Walsh), 1862 (comb.)
- *Isonychia similis* Traver, 1932 [USA:SE]
- *Isonychia aurea* Traver, 1932 (sin.)
- *Isonychia tusculanensis* Berner, 1948 [USA:SE]
- *Isonychia velma* Needham, 1932[USA:NW]

Cuadro 2. Continuación

Por otra parte existen registros de especies del género que solo se han reportado para Norteamérica y en algunos casos para Canadá; *Isonychia arida* (Say), [USA: NE, SE], *Isonychia beneri* Kondratieff & Voshell, [USA: SE], *Isonychia bicolor* (Walker), [CAN: NE; USA: NE, SE], *Isonychia diversa* Traver, [USA: SE] (extinta recientemente). *Isonychia georgiae* McDunnough, [USA: SE], *Isonychia hoffmani* Kondratieff & Voshell, [USA: SE], *Isonychia obscura* Traver, [USA; NE, SE], *Isonychia rufa* McDunnough, [CAN: NE; USA: NE, NW, SE], *Isonychia sayi* Burks, [USA: NE, SE], *Isonychia serrata* Traver, 1932 [USA: SE], *Isonychia similis* Traver, [USA: SE], *Isonychia tusculanensis* Berner, [USA: SE], *Isonychia velma* Needham, 1932[USA: NW] (Fig.16).

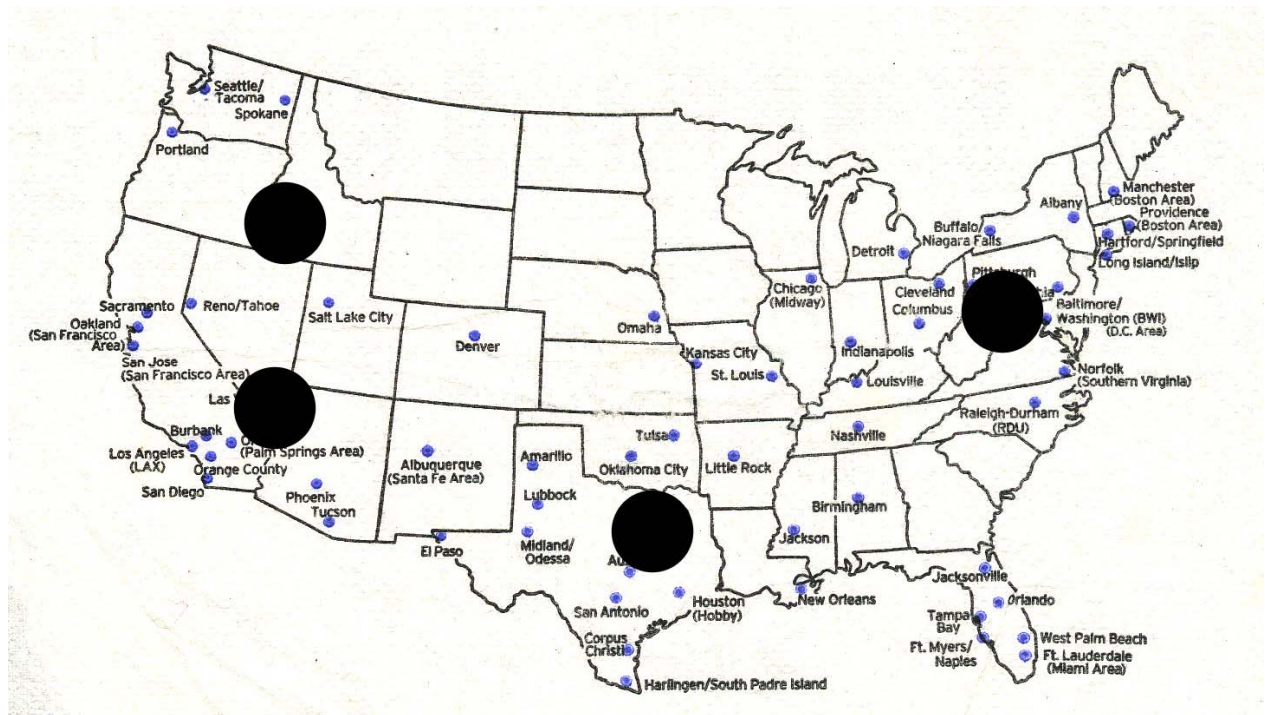


Fig. 16 Los círculos muestran la distribución de especies de la familia Isonychiidae que se han reportado solo para Estados Unidos (Tomado de McCafferty, 1991).

En el cuadro 3 se resume la distribución de los taxones registrados, donde se aprecia que los registros corresponden a 7 países, dos de Norteamérica y cinco de Mesoamérica. México y Estados Unidos son los países con el mayor número de especies registradas actualmente de la familia Isonychiidae con (3), seguidos de Canadá (2), Costa Rica/ Guatemala / Honduras y Belice (1).

| Especies | Méx. | USA. | Gu. | Ho. | Can. | Bel. | CR. | Total |
|----------------------|-------------|-------------|------------|------------|-------------|-------------|------------|--------------|
| <i>I. sicca</i> | x | x | x | x | x | x | x | 7 |
| <i>I. campestris</i> | x | x | | | x | | | 3 |
| <i>I. intermedia</i> | x | x | | | | | | 2 |
| Total | 3 | 3 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | |

Cuadro 3. Distribución por países de la familia Isonychiidae. Méx. = México, USA = Estados Unidos, Gu = Guatemala, Ho = Honduras, Can = Canadá, Bel = Belice, CR = Costa Rica.

Isonychia sicca es la especie de más amplia distribución, registrada en siete países, dos de Norte América y cinco de Mesoamérica, se distribuye al Sureste de Canadá, Noreste / Sureste / Suroeste de Estados Unidos, al Oriente de México siguiendo hacia Guatemala, Belice, Honduras y Costa Rica (Tomado de Allen & Brusca, 1978), (fig. 17).



Fig. 17 Trazo individual de *Isonychia sicca* en América, países que lo definen: Canadá, Estados Unidos, México, Belice, Guatemala, Honduras, Costa Rica.

En lo que respecta a *Isonychia campestris*, en esta especie existen registros de distribución solo en tres países; en el Sureste de Canadá, Noroeste-Suroeste de Estados Unidos, Occidente-Oriente de México, no habiendo más registros de recolección en otros países (Tomado de Allen, 1990 a), (Fig. 18).



Fig. 18 Trazo individual de *Isonychia campestris* en América, países que lo definen: Canadá, Estados Unidos, México.

Solo en dos países se tienen registros de distribución de *Isonychia intermedia*; suroeste de Estados Unidos y en el noroeste de México (Tomado de Allen, 1990b), (Fig. 19).



Fig. 19 Trazo individual de *Isonychia intermedia* en América, países que lo definen: Estados Unidos, México.

De la superposición de los trazos individuales se obtuvieron dos trazos generalizados en el continente americano;

A) **Norteamericano Occidental.** Este trazo se extiende desde el sureste de Alaska al noroeste de México. En la parte norte de Baja California se presenta una bifurcación, la cual extiende una de sus ramas a la península y otra rama hacia la parte continental. Este trazo incluye los trazos individuales de las tres especies (*Isonychia sicca*, *Isonychia intermedia* e *Isonychia campestris*) (Llorente y Morrone, 2003), (Fig. 20).

B) **Norteamericano Oriental.** Abarca desde el sureste de Canadá hacia la parte del Golfo en México, finalizando en la parte norte de Centroamérica. Este trazo generalizado se construyó a partir de los trazos individuales de dos especies (*Isonychia sicca*, *Isonychia campestris*), (Llorente y Morrone, *op. cit.*), (Fig.20).



Fig.20 Trazo generalizado y nodos en México, sugeridos a partir del análisis de distribución del genero *Isonychia*. a) Trazo generalizado norteamericano occidental; b) trazo generalizado norteamericano oriental. El círculo con una "X" en el centro indica un nodo.

Los nodos representan áreas biogeográficas complejas que se pueden reconocer como centros de diversidad de especies, reconociéndose en este análisis dos nodos: el **nodo oriental** con gran diversidad de especies (reptiles, aves, plantas, insectos) y **nodo occidental** con gran diversidad de aves no así de otros grupos de vertebrados e insectos, aunque el endemismo es mayor tanto en proporción porcentual como en el nivel jerárquico de los taxones endémicos (Morrone, 2004).

El cuadro 4 resume la distribución de la familia Isonychiidae dentro de la República Mexicana, donde se aprecian los registros correspondientes a 17 estados, NL = Nuevo León (2), SLP = San Luis Potosí (1), Tam = Tamaulipas (1), BCS = Baja California Sur (2), BCN = Baja California Norte (2), Son = Sonora (2), Sin = Sinaloa (1), Coa = Coahuila (1), Jal = Jalisco (2), Nay = Nayarit (1), Chi = Chihuahua (2), Dur = Durango (2), Ver = Veracruz (2), Tab = Tabasco (1), Oax = Oaxaca (1), Chs = Chiapas (1), Mich = Michoacán (1) Tomado de Ibarra, 1992.

| Especies | NL. | SLP. | Tam. | BCS. | BCN. | Son. | Sin. | Coa. | Jal. | Nay. | Chi. | Dur. | Ver. | Tab. | Oax. | Chs. | Mich. | Total |
|----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|-----------|
| <i>I. sicca</i> | X | X | X | X | X | | | | X | | | X | X | X | X | X | X | 11 |
| <i>I. campestris</i> | X | | | X | X | X | X | X | X | X | X | X | X | | | | | 11 |
| <i>I. intermedia</i> | | | | | | X | | | | | X | | | | | | | 2 |
| Total | 2 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | |

Cuadro 4. Especies registradas en la República Mexicana.

Por lo que respecta a la República Mexicana se observa la distribución de la familia Isonychiidae. De acuerdo a la información existente, *Isonychia sicca*, cuenta con registros en los estados de Baja California Norte, Baja California Sur, Jalisco, Michoacán, Durango, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Chiapas, Oaxaca (Tomado de Allen, 1990b; Allen & Cohen, 1977), (Fig. 21),... *Isonychia campestris* se ha colectado en Nuevo León, Baja California Norte, Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Coahuila, Jalisco, Nayarit, Chihuahua, Durango, Veracruz (Tomado de Allen, 1990a), (Fig. 22). En el caso de *Isonychia intermedia* se ha registrado en Sonora y Chihuahua (Tomado de Allen, 1990b), (Fig. 23).

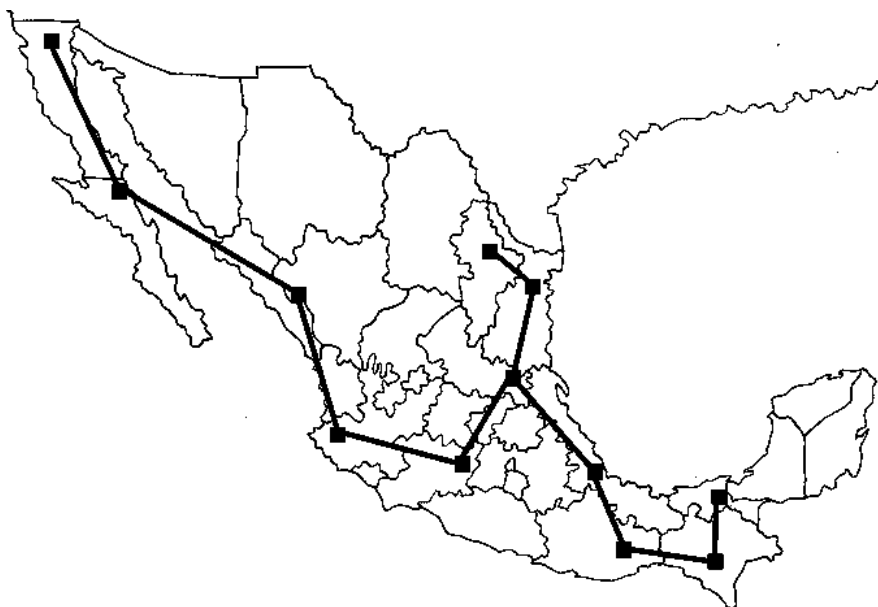


Fig.21 Trazo individual de *Isonychia sicca* en la República Mexicana. Estados que lo definen: Baja California Sur, Baja California Norte, Durango, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, San Luis Potosí, Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Oaxaca, Chiapas.



Fig.22 Trazo individual de *Isonychia campestris* en la República Mexicana. Estados que lo definen: Baja California Sur, Baja California Norte, Sonora, Sinaloa, Chihuahua, Durango, Nayarit, Jalisco, Coahuila, Nuevo León, Veracruz.



Fig.23 Trazo individual de *Isonychia intermedia* en la República Mexicana. Estados que lo definen: Sonora, Chihuahua.

Varios autores (Rzedowski, 1978, 1991; Fa y Morales, 1998) han explicado las afinidades biogeográficas de la biota de México. Los resultados del presente análisis son congruentes con algunos de estos estudios y reflejan que la biota de México tiene un origen compuesto, con un componente laurásico relacionado con la biota de Norteamérica (del este y oeste) y con un componente gondwánico relacionado con América Central y del Sur. La relación de las especies de la Familia Isonychiidae presentes en México con la de otras áreas del Continente Americano es sugerida a partir de los trazos generalizados propuestos (Fig. 24).

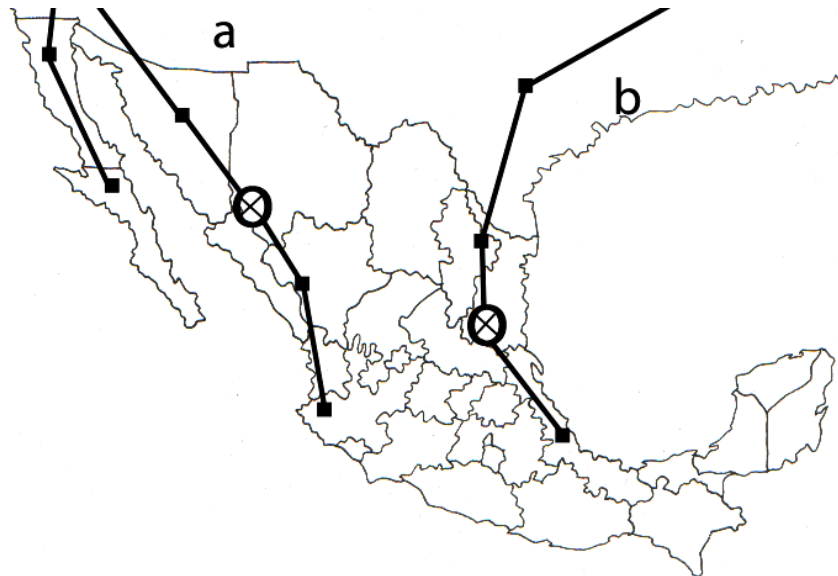


Fig.24 Trazos generalizados del género *Isonychia* para la República Mexicana.

Esto debido a que la parte continental de nuestro país se mantuvo unida, conformando con los países del norte una placa continental que perduró todo el Cenozoico, de esta conexión proviene su relación histórica. Sin embargo, algunos eventos como la presencia de un mar epicontinental en América del Norte a finales de la era Mesozoica, provocaron que las relaciones entre México y el resto de América del Norte sean diferentes, reconociéndose afinidades con el este por una parte y con el oeste de América del Norte por otra (Morrone, 2004).

La **Zona de Transición Mexicana**. Halffter (1978, 1987, 2003) definió esta zona como el área donde superponen elementos neárticos y neotropicales en el suroeste de los Estados Unidos, México y la mayor parte de América Central. Halffter analizó los patrones de distribución de Scarabaeidae (Coleoptera) de montaña, estableciendo tres patrones de distribución. El patrón Mesoamericano incluye taxones que se diversificaron en el Oligoceno en hábitats montañosos húmedos, cuya mayor diversidad se encuentra en América Central y sus afinidades son sudamericanas. El patrón Paleoamericano incluye taxones que se diversificaron en el Plioceno, antes del cierre del istmo de Tehuantepec, los cuales se restringen a áreas montañosas de México, con preferencia por desiertos, pastizales y selvas lluviosas; pueden poseer algunas especies en América Central. El patrón Neártico incluye taxones que se diversificaron en las montañas de México durante el Plioceno y Pleistoceno, constituyendo el istmo de Tehuantepec su límite de distribución austral; aunque pueden poseer algunas especies en América Central; se encuentran en bosques de coníferas y pastizales por encima de los 1700 m de altitud y sus taxones más afines se encuentran en los Estados Unidos y Canadá (Morrone, *op. cit.*).

Conclusión

El esfuerzo en las recolecciones fue desigual y los puntos que forman estos trazos son sólo lugares donde se han encontrado algunas especies de la Familia Isonychiidae, lo que puede influir directamente en los datos obtenidos (trazos).

La familia Isonychiidae se considera tiene un origen Holártico.

En América el género *Isonychia* sigue dos patrones de distribución: Norteamericano Occidental: conformado por *Isonychia sicca*, *Isonychia intermedia*, *Isonychia campestris*. Norteamericano Oriental: con *Isonychia sicca* e *Isonychia campestris*.

En México el género *Isonychia*, prácticamente sigue dos patrones de distribución: uno por las tierras bajas hasta los 600 m snm, ligadas estrechamente al bosque tropical perennifolio, el cual se puede considerar similar al “patrón de dispersión Neotropical típico, de penetraciones mínima y media” de Halffter (1978). El segundo denominado Norteamericano Occidental, que se extiende desde el sureste de Alaska al noroeste de México. En la parte norte de Baja California se presenta una bifurcación, la cual extiende una de sus ramas a la península y otra rama hacia la parte continental.

En México se ha representado el límite entre dos unidades biogeográficas, ya que desde las primeras propuestas para hacer una clasificación biogeográfica de la Tierra a las más recientes, el país ha sido reconocido como un área de transición o limítrofe entre dos de las grandes regiones biogeográficas del mundo que son la Neártica y la Neotropical, lo cual refleja en cierta forma, el origen compuesto de la biota mexicana.

Los resultados nos permiten reconocer que el territorio nacional ha sido un escenario dinámico de integración biogeográfica, donde biotas de otras regiones confluyeron, lo cual se refleja en la biota actual de México.

Sugerencias

El método panbiogeográfico es quizá el más accesible de los métodos biogeográficos, ya que la implementación de atlas panbiogeográficos y la identificación de nodos parecen ser las medidas más apropiadas, con la finalidad de identificar zonas bióticamente complejas prioritarias para su conservación, a falta de suficientes análisis filogenéticos (Morrone y Espinosa, 1998; Morrone, 2000).

Además, los resultados de este estudio sobre *Isonychia*, ofrecen solo una hipótesis. Pero de antemano no se puede establecer si los trazos fueran modificados por un esfuerzo de recolección mayor en el Continente Americano, principalmente en las áreas de montañas las cuales se han destacado por contener un gran número de especies endémicas en otros estudios.

LITERATURA CITADA

- Allen, R. K.** 1990a. The distribution of Southwest North American mayfly genera (Ephemeroptera) in the Mexican transition zone. Kluwer Academic Publishers, USA.
- Allen, R. K.** 1990b. Distribution patterns of North and Central American mayflies (Ephemeroptera). Kluwer Academic Publishers, USA.
- Allen, R. K. & R. C. Brusca.** 1978. The known geographic distribution of the mexican mayfly genera in North America (insecta : Ephemeroptera). En: Proceedings of the first International Conference on Ephemeroptera, California State College, Los Angeles, California.
- Allen, R. K. & S. D. Cohen.** 1977. Mayflies (Ephemeroptera) of Mexico and Central America: new species, description, and records. Canada Entomology. 109: 399-414.
- Andersson, L.** 1996. An ontological dilemma: Epistemology and methodology of historical biogeography. Journal of Biogeography 23: 269-277.
- Britain, J. E.** 1982. Biology of Mayflies. Ann. Rev. Entomol. (27): 119-147
- Burks, B. D.** 1953. The mayflies, or Ephemeroptera, of Illinois. Bulletin III. Natural History Survive 26: 1-216
- Contreras, R. y H. Eliosa.** 2003. Una visión panbiogeografica preeliminar de México. En: Llorente, J. y J. J. Morrone 2003. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Ciencias, UNAM.
- Contreras, R., I. Luna y J. J. Morrone.** 2001. Conceptos Biogeográficos. Revista. Elementos 41, pp 33-37.
- Coscarón, S., Ibáñez-Bernal y C. L. Coscarón-Arias.** 1996. Revisión de *Similium* (Psilopelmia) Enderlein en la región Naotropical y análisis cladístico de sus especies (Diptera: Simuliidae). Acta Zoológica Mexicana, 69: 37-104.
- Craw, R. C.** 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radicalview. Systematic Zoology, 31: 304-316.
- Craw, R. C.** 1983. Panbiogeography and vicariance biogeography: Are they truly different? Systematic Zoology, 32: 431-438.
- Craw, R. C.** 1984. Leon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation. Tuatara, 27: 8-13.
- Craw, R. C.** 1988. Continuing the sintesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. Systematic Zoology, 37: 291-310.
- Craw, R. C.** 1989. Continuing the sintesis between panbiogeography, philogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zeland and the

Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37: 291-310.

Craw R. C. & M. J. Heads. 1988. Reading Croizat: On the edge of biology. *Review Biology – Biology Forum*, 81: 499-532.

Craw, R. C. & R. Page. 1988. Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography. En: *Evolutionary processes and metaphors*. M W Ho y S W Fox (eds), John Wiley and Sons, New York. pp. 163-169

Craw R. C., J. R. Grehan & M. J. Heads. 1999. Panbiogeography: Tracking the history of life. Oxford Biogeography series 11, New York y Oxford. 229 pp.

Crisci J. V. y J. J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, núm. especial 6, pp. 87-97

Crisci, J. V., S. Freire; G. Sancho & L. Katinas. 2001. Historical biogeography of the Asteraceae Tandilia and Ventania mountainranges (Buenos Aires, Argentina). *Caldasia* 23: 21-41.

Croizat, L. 1958. Panbiogeography : Vols. 1 y 2. Publicado por el autor, Caracas. 1731 pp.

Croizat, L. 1964. Space, time, form: The biological síntesis. Publicado por el autor, Caracas. 889pp.

Croizat, L., G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology*, 23: 265-287

Domínguez, E. 1992. Claves para las náyades y adultos de las familias y géneros de Ephemeroptera (Insecta) Sudamericanos. *Revista Biología Acuática*. Ed. Instituto de Limnología "Dr. Raúl A. Ringuelet". La Plata, Argentina. 16:43pp.

Edmunds, G. F., Jr. 1975. Phylogenetic biogeography of mayflies. *Annual Missouri Botany Garden, USA*. 62: 251-263

Espinosa, D. N. y J. Llorente. 1993. Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas. Facultad de Ciencias UNAM, México. 133pp.

Fa, J. E. y L. M. Morales. 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México. pp. 315-352. En Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.

Grehan, J. R. 1991. Panbiogeography 1981-91: Development of an earth/life síntesis. *Progress in physical Geography* 15: 331-363.

Grehan, J. R. 2001. Panbiogeografía y la geografía de la vida, p.181-195. In: J. Llorente Bousquets & J. J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. México, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.

Grehan, J. R. & I. Henderson. 1988. Panbiogeography. In *Vertébrate Zoogeography and Evolution*

in Australasia (eds M. Archer, G. Clayton and J. Long), Hesperian Press, Marrickville, Australia.

Heads, M. J. 1987. Biogeography and taxonomy of some New Zeland plants. Tesis doctoral, Universidad de Otago, Dunedin.

Halffter, G. 1978. Un patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomológica Mexicana.*, 39-40: 210-222

Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review Entomology*, 32: 93-114

Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central, p. 87-97. En: J. J. Morrone y J. Llorente (eds.). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía . México, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM.

Howell, V. D. 1978. Introduction to insect biology and diversity. Ed. McGraw Hill, USA. pp.564.

Ibarra-González M. P. 1992. Contribución al estudio de las náyades de Ephemeroptera de algunos arroyos del Noroeste del estado de Michoacán. Tesis de Licenciatura. ENEP-Iztacala. UNAM. México. pp.79

Kondratieff, B. C. & Voshell JR, Jr. 1983. The North and Central American species of *Isonychia* (Ephemeroptera : Oligoneuriidae). *Transactions of the American Entomological Society*, Vol. 110

Leonard, J. W. & F. A. Leonard. 1962. Mayflies of Michigan trout streams. Cranbrook Institute of Science, Bloomfield Hills. Michigan Bulletin. 43. 139p.

Lewis, P. A. 1974. Taxonomy and ecology of *Stenonema* mayflies (Heptageniidae: Ephemeroptera). U. S. E. P. A. Environment. Monitoring. Service. Report. EPA-670/4-74-006: 1-81

Llorente, J. y A. Bueno. 1989. Historia de la biogeografía: Centros de origen y vicarianza. Ciencias, UNAM. pp. 96.

Llorente, J. y D. Espinosa. 1991. Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencias*, 42(3): 295-312.

Llorente, J. y J. J. Morrone. 2003. Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, conceptos, métodos y aplicaciones. Ciencias, UNAM.

Lugo-Ortiz, C. R. & W. P. McCafferty. 1996. New Central American and Mexican records of Ephemeroptera species. *Entomology News*, Vol. 107(5) 303-310.

Margalef, R. 1983. Limnología. Ed. Omega. Barcelona, España. pp.1010.

Mauritis, J. W. 1994. Los Recursos Hídricos Amenazados. *Investigación y Ciencia*. pp.54-62.

- McCafferty, P. W.** 1968. The mayfly genus *Hexagenia* in México (Ephemeroptera: Ephemeridae) Proceedings of the Entomological Society Washington. 70; 358-59.
- McCafferty, P. W.** 1981. Aquatic Entomology, Science Book International, Bostón, Massachusetts, 445 pp.
- McCafferty, P. W.** 1991. Toward a phylogenetic classification of the Ephemeroptera (Insecta): a comentary on systematics. Annual Entomology Society American. 84, 343-360.
- McCafferty, P. W.** 2006a. The Mayflies of North America: Higher Classification.
<http://www.entm.purdue.edu/entomology/research/mayfly/class.html>(consultado23/02/2006)
- McCafferty, P. W.** 2006b. The Mayflies of North America: Higher Classification.
<http://www.entm.purdue.edu/entomology/research/mayfly/species.html>(consultado23/02/2006)
- McCafferty, P. W. & G. F. Edmunds, Jr.** 1979. The higher classification of the Ephemeroptera and its evolutionary basis. Annual Entomology Society American 72: 5-12
- McCafferty, P. W. & Lugo-Ortiz C.** 1996. Ephemeroptera en Jorge Llórente, García Alfonso, González Enrique, (eds.), Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento. p. 133-145.
- Morrone, J. J.** 2000. Entre el escarnio y el escornio: León Croizat y la panbiogeografía. Interciencia, 25(1): 41-47.
- Morrone, J. J.** 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. Revista Brasileira de Entomología 48(2): 149-162.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1990a. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. Evolución Biológica, 6: 53-66.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1990b. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. Evolución Biológica, 4: 119-140.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. Annual Review Ecology Systematic 26: 373-401.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente.** 1996. Manual de biogeografía histórica. México, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa.** 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. Ciencia (México), 49: 12-16
- Myers, A. A. & P. S. Giller.** 1988. Analytical biogeography-an integrated approach to the estudy of animal and plant distributions. Chapman & Hall, Londres and New York.
- Nelson, G.** 1985. A decade of challenge the future of biogeography. Journal of the History of Earth Sciences Society. 4: 187-196.

- Nelson, G. & N. Platnick.** 1981. Systematics and Biogeography: cladistic and vicariance. New York: Columbia University Press.
- Page, R. D. M.** 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. Systematic Zoology. 36: 1-17.
- Rick, E. F.** 1973. The clasification of the Ephemeroptera, pp. 160-178. In W. L.Peters & J. G. Peters (eds.), Proceedings of the first international conference on Ephemeroptera. Brill, Leiden.
- Ross, H.** 1982. Introducción a la Entomología general y aplicada. 5^a. Ed. Omega. Barcelona, España.536 p.
- Rzedowski, J.** 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. Mexico
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana, 14: 3-21
- Sober, E.** 1988. The conceptual relationships of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. Systematic zoology 37: 245-253.
- Usinger, R.L.** 1956. Aquatic insect of California. University California Press. Berkeley, USA. pp.508.
- Vargas, J. M.** 2002. Proyecto docente de zoogeografía. Málaga. Presentación para concurso de plaza de Catedrático, Universidad de Málaga.
- Ville, C. A.** 1981. Biología. Nueva Editorial Interamericana, México. pp. 35
- Vuilleumier, E.** 1999. Biogeography on the eve of the twenty-firs century: Towards an epistemology of biogeography. Ostrich 70 : 89-103.
- Wiley, E. O.** 1988. Vicariance biogeography. Annual Review Ecology Systematic, 19: 513-542